

N° d'ordre : 2005-25
N° de série : H-63

THÈSE

présentée devant

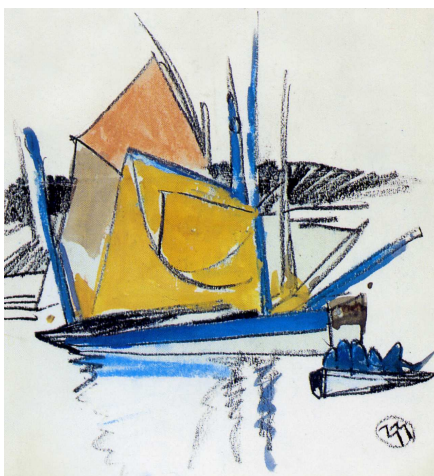
l'École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes

pour obtenir le titre de Docteur de l'ENSAR
mention : Halieutique

par Emmanuel CHASSOT

Approche Écosystémique des Pêches :

De l'utilisation d'indicateurs à la simulation théorique ; vers un modèle
couplé écologie/économie appliqué au Finistère



Soutenue le 10 Novembre 2005 devant le jury composé de :

Mme Marie-Joëlle Rochet	Rapporteur	Cadre de recherche Ifremer, Nantes
M. Philippe Cury	Rapporteur	Directeur de recherche IRD, Sète
M. Philippe Gros	Examineur	Cadre de recherche Ifremer, Brest
M. Éric Feunteun	Examineur	Professeur LBEM, La Rochelle
M. François Gauthiez	Examineur	Sous-directeur DPMA, Paris
M. Pierre Failler	Invité	Cadre de recherche CEMARE, Portsmouth
M. Didier Gascuel	Directeur de thèse	Professeur ENSAR, Rennes

Agrocampus Rennes – Département Halieutique
UPR Méthodes d'Études des Systèmes Halieutiques

Remerciements

La thèse a été réalisée au sein du Département Halieutique de l'ENSAR, aujourd'hui Laboratoire d'Écologie Halieutique d'Agrocampus Rennes, par un financement européen de la DG Développement.

Je tiens à remercier en premier lieu Didier Gascuel pour la confiance qu'il a su me témoigner au cours de toute la durée de la thèse et pour sa disponibilité et sa patience, ne serait-ce que lors de la relecture de mes rapports, articles, etc., parfois pendant ses week-ends ou le soir à une heure avancée de la nuit. Je rends ici hommage à ses qualités pédagogiques et scientifiques, sa franchise, son bon sens et la pertinence de ses jugements qui contribuent à ce que chaque réunion ou discussion avec lui se révèle toujours utile voire déterminante. Au delà de ces qualités professionnelles, ses qualités humaines d'écoute, de gentillesse et de générosité rendent le travail à ses côtés toujours agréable et décontracté. À titre d'illustration, j'ai remarqué (et vous pourrez faire le test) qu'il est rarissime qu'une réunion avec Didier ait lieu sans que ses éclats de rire ne retentissent au moins une fois. J'en profite également pour renouveler mes remerciements aux membres de sa famille qui m'ont accueilli dans le chalet familial au fond de la vallée de Chamonix pour un week-end d'initiation à l'escalade et de découverte des joies du ski de randonnée, sans que j'ai auparavant acquis les bases nécessaires pour dévaler une piste verte correctement...

Mes plus vifs remerciements s'adressent à Pierre Failler, tout d'abord pour avoir monté le projet Pechdev sans lequel cette thèse n'aurait pu avoir lieu, mais également pour la confiance qu'il a su m'accorder. Sa culture scientifique et générale ainsi que sa curiosité et son ouverture d'esprit lui permettent de renouveler sans cesse ses idées et de les exprimer au travers de projets innovants et novateurs. J'ai énormément appris à son contact et j'éprouve beaucoup de respect pour son travail et sa vision de la recherche.

Je remercie les membres du jury d'avoir accepté d'évaluer ce travail en dépit des différentes responsabilités qui leur incombent et pour l'attention qu'ils ont portée au manuscrit de thèse : Marie-Joëlle Rochet pour son exigence, ses critiques pertinentes et sa rigueur scientifique, Philippe Gros pour son expérience et son esprit de synthèse, Philippe Cury pour ses connaissances approfondies sur l'approche écosystémique des pêches, Eric Feunteun et François Gauthiez pour leurs regards extérieurs et leur grande compétence dans leurs domaines respectifs.

Olivier Maury a suivi d'assez loin l'évolution de cette thèse mais le stage que j'ai effectué sous sa direction au sein du centre IRD/Ifremer de Sète en 2001 a été le point de départ de cette aventure. J'ai énormément de respect et d'admiration pour lui et il faut avouer beaucoup d'humilité par rapport à sa rapidité de pensée, ses compétences en modélisation et l'originalité de ses travaux. Je le remercie sincèrement de m'avoir encouragé et soutenu pour que je fasse une thèse à l'ENSAR. Qu'il trouve ici l'expression de ma plus profonde sympathie. Mille merci également à Yunne-Jai Shin pour ses encouragements ainsi que son soutien et ses conseils pour la publication d'un article à l'issue de l'AFH.

Parce que les pensées et idées avancées dans un manuscrit de thèse ne sont évidemment pas le

fruit d'une seule personne, je veux également remercier toutes les personnes qui de près ou de loin ont contribué à nourrir ma réflexion sur les vastes (inépuisables ?) sujets que constituent l'halieutique, l'écologie marine et l'approche écosystémique des pêches. Ces sujets ne se limitent pas à des domaines de recherches théoriques et/ou finalisées mais soulèvent un grand nombre de questions d'ordre social, économique, politique, éthique voire philosophique. Ma gratitude s'adresse en particulier à mes compagnons de thèse, autant pour nos discussions scientifiques ou non que pour nos soirées rennaises : Martial car sa passion du monde de la Mer est communicative et sa gentillesse et sa gaieté font de lui un partenaire de bureau idéal, Yves-Marie le spécialiste des photos de récifs coralliens qui font rêver les étudiant(e)s et des captures de bars entre 3h00 et 5h00 du matin à l'île aux Moines et Audrey, la colombe Marseillaise pour nos goûts (presque) communs en matière de BD et de musique et pour son sourire et sa bonne humeur contagieuse.

Des remerciements spéciaux à Tristan le rugbyman poète, gentleman chercheur et membre cofondateur de la division TRASH, seule personne au monde à écouter du métal opéra en faisant des mots croisés. En dépit de notre désaccord sur la qualité des baguettes de pain selon leur origine, je te salue bien bas pour le gros coup de main en fin de thèse sur les GAM, pour le partage de tes connaissances en programmation et pour tes encouragements constants. Notre séjour à Tinos chez Alexandre Sofianos et nos virées nocturnes à Vigo et Mikonos resteront parmi les grands moments de cette thèse. Merci.

Jérôme Guitton a toujours été présent dès qu'un problème technique et informatique s'est posé au cours de ces années passées à l'ENSAR. Sa disponibilité, son sens pédagogique et son intérêt pour la recherche en halieutique constituent un appui précieux aux thésards et à l'ensemble du labo. Je le remercie sincèrement pour cela et pour les méchantes leçons de squash qu'il m'inflige depuis bientôt quatre ans. Merci également du fond du coeur à Catherine Le Penven, à la fois pour son efficacité et pour maintenir cette ambiance conviviale qui rend le travail au sein du département toujours agréable. Je crois que les apéros du vendredi soir, les galettes des rois par dizaines et les repas de labo en témoignent largement. Mon travail a par conséquent été réalisé dans des conditions parfaites en terme d'ambiance et d'environnement scientifique, et je remercie l'ensemble des personnes du département qui y ont participé de près ou de loin, à savoir Béatrice, Cati, Guy, Richard, Meriem, Marie, Magali, Carole, Jean-Pierre, Stéphane et Fanny, et plus récemment Etienne, Olivier, Hervé, Sylvain et Aurore ainsi que les stagiaires, thésards et ingénieurs de passage au département : Pablo, Corentin, Abou, Théo, Mamy, Vincent, Loïc le Norvégien Bénodetois, Coraline, Mahfoud et Kane. J'exprime aussi ma gratitude envers Emmanuel Périnel et Sébastien Lê pour les coups de main en statistiques et pour les heures passées ensemble au dojo de l'ENSAR.

Au passage et bien qu'ils ne liront jamais cette thèse écrite en français, je remercie chaleureusement tous les partenaires de Pechdev avec qui les groupes de travail se sont toujours passés dans une ambiance amicale et détendue. Merci en particulier à Loretta Malvarosa pour sa bonne humeur et son enthousiasme au travail et Vincenzo Placenti pour sa grande érudition et le partage de ses expériences aux quatre coins du monde.

Enfin, il ne nous est pas souvent donnée l'occasion de remercier les personnes qui nous sont chères et qui ont une influence sur nos pensées et plus généralement sur notre vie. Je tiens donc à adresser ici mes salutations sincères à tous mes amis et aux membres de ma famille

qui ne liront sans doute jamais cette thèse (peut-être les remerciements) mais qui m'ont tous encouragé à un moment ou un autre et qui y ont participé chacun à leur manière : Martin, François, Mathieu, Thomas et Laure les thésards de la mer, Ronan, Sophie, JB, Jérémy et Céline les bobos parisiens-artistes, Marie et Ben expatriés à Bruxelles, Christy, Marie-Pier, Ivan et Maca malgré la distance qui nous séparait, Mathieu, Liz, Arni, Lyff et Romain en souvenir des galères de Chatô et parce qu'on a toujours plaisir à se retrouver, Tom, Mick, Pepito et Romain ex-fêtards de Villejean, Ted et Virginie pour les bons moments qu'on a pu passer ensemble, Thomas, Zdenka, Erwan, Damien, Wahn, Jérôme et Mathilde les clubbers rennais, Tommy, Pauline, Bébert, Guillaume et Bérén les Maugeois adeptes des apéros tardifs. Je finis par un gros merci à la famille de Julie qui m'a soutenu et avec qui j'ai passé des week-end merveilleux de Drennec à Chausey, ainsi qu'à ma famille qui s'agrandit progressivement, à Eric, Nath et Alexandre, à Olivier, Aude et leur fils qui ne saurait tarder, à Laurent mon jumeau exilé dans le Pacifique et à mes parents.

Merci surtout à toi, Julie, parce que tu as tout fait pour me faciliter la tâche pendant les moments difficiles de doute, de fatigue ou d'exaspération, pour ta patience, ta générosité, ton pragmatisme et ton efficacité. Merci de ton soutien et de tes encouragements permanents et d'avoir été tout simplement là, chaque fois que j'en avais besoin.

À Julie

Table des matières

Introduction Générale	1
1 L'approche écosystémique des pêches : principes, méthodes et intérêt pour la gestion	9
1.1 Introduction	11
1.2 Évolution progressive ou révolution inéluctable de la gestion des pêches ?	11
1.2.1 Un tryptique vieux comme le monde : pêcheurs, poissons et protéines	12
1.2.2 Émergence de l'aménagement des pêcheries	15
1.2.3 Un bilan noir de la planète bleue	19
1.2.4 De la problématique écologique à la décision politique	23
1.2.5 L'approche écosystémique des pêches	27
1.2.5.1 Des origines conservationnistes	27
1.2.5.2 Définir un cadre de gouvernance	28
1.2.5.3 Un projet ambitieux	29
1.2.6 Conclusion	30
1.3 De la population à l'écosystème, modèles usuels en halieutique	31
1.3.1 L'évaluation de stock au cœur de la gestion monospécifique	32
1.3.1.1 Une unique variable d'intérêt, la biomasse exploitée	32
1.3.1.2 Structurer le stock en âge : les approches analytiques	38
1.3.2 Modèles multispécifiques et prédation : retour aux processus	43
1.3.2.1 Hypothèses et principes de la MSVPA	44
1.3.2.2 Apports et limites des modèles multispécifiques	45
1.3.3 Transferts énergétiques au sein du réseau trophique	49
1.3.3.1 Ecopath : bilan à l'équilibre du réseau trophique	50
1.3.3.2 Ecosim, vers une vision dynamique des transferts	53
1.3.3.3 Modéliser le flux de biomasse entre niveaux trophiques	55
1.3.4 Vers une modélisation des écosystèmes dans leur intégralité	59

1.3.5	Conclusion	63
1.4	Les indicateurs au service de l'approche écosystémique des pêches	64
1.4.1	Deux indicateurs essentiels : biomasse et mortalité par pêche . . .	65
1.4.1.1	Points de référence cibles et MSY	65
1.4.1.2	Changement de paradigme : de la cible à la limite	66
1.4.1.3	Approches courantes en gestion des pêches	67
1.4.1.4	Limites et perspectives	71
1.4.2	Étendre le champ des indicateurs à l'écosystème	73
1.4.2.1	Comment évaluer « l'état » des écosystèmes ?	74
1.4.2.2	Définir un cadre général de sélection des indicateurs . . .	82
1.4.3	De l'indication d'un état aux mesures de gestion	84
1.4.3.1	Spécifier des valeurs de référence	84
1.4.3.2	Synthétiser l'information	86
1.4.3.3	Instaurer des règles de décision	87
1.4.4	Conclusion	89
1.5	Conclusion du chapitre	90
	Synthèse - Chapitre 1	92
2	De la Terre à la Mer : une région dépendante de la pêche, le Finistère	93
2.1	Introduction	94
2.2	Le Finistère, tradition et identité maritime	95
2.2.1	Une place essentielle de l'activité de pêche	95
2.2.1.1	Le Finistère en quelques chiffres	95
2.2.1.2	Une filière importante	97
2.2.1.3	Des défis à relever	98
2.2.2	Définition d'une typologie des flottilles	100
2.2.2.1	Genres de navigation	100
2.2.2.2	Des contrastes nord/sud	101
2.2.3	Espèces et principaux stocks exploités	102
2.2.3.1	Données utilisées de qualité variable	103
2.2.3.2	Sélection des espèces principales	104
2.2.3.3	Identification des stocks à modéliser	106
2.2.4	Conclusion	110
2.3	Modéliser les populations exploitées par approche globale	110
2.3.1	Matériel et Méthodes	111

2.3.1.1	Deux types de modèles globaux	111
2.3.1.2	Conversion en valeur	116
2.3.1.3	Fonction de production locale	117
2.3.1.4	Diagnostic plurispécifique	117
2.3.2	Résultats	118
2.3.2.1	Modèles globaux	118
2.3.2.2	Fonction de production locale	120
2.3.2.3	Diagnostic plurispécifique	120
2.3.3	Discussion	122
2.3.3.1	Des données hétérogènes	122
2.3.3.2	Choix de modélisation	123
2.3.3.3	Un modèle de production locale	125
2.3.4	Conclusion	126
2.4	Dynamiques globales et régionales : approche par simulations	126
2.4.1	Matériel et Méthodes	127
2.4.1.1	Le modèle de production	127
2.4.1.2	Équations du modèle de simulation	127
2.4.1.3	Scénarii de simulation	129
2.4.2	Résultats	129
2.4.2.1	Multiplicateurs d'efforts	129
2.4.2.2	Importance des captures régionales	130
2.4.2.3	Réactivité de la flotte extérieure	131
2.4.2.4	Expression de la biomasse dans le MEGC	132
2.4.3	Discussion	133
2.4.3.1	Contribution régionale à l'effort total	133
2.4.3.2	Réactivité de la flotte extérieure	133
2.4.4	Conclusion	134
2.5	Conclusion du chapitre	135
	Synthèse - Chapitre 2	137

3 Décrire et comparer les grandes zones de pêche européennes via des indicateurs 139

3.1	Introduction	141
3.2	Définir des « zones de pêche écosystémiques »	142
3.2.1	Matériel et méthodes	142

3.2.1.1	Profils de captures	143
3.2.1.2	Analyse factorielle des correspondances	144
3.2.2	Résultats	144
3.2.3	Discussion	145
3.2.3.1	Des données de captures	145
3.2.3.2	Associer écologie et gestion	147
3.2.3.3	Intérêt des ZPE	147
3.2.3.4	Les ZPE exploitées par les flottilles finistériennes	149
3.2.4	Conclusion	150
3.3	Décrire les ZPE par des indicateurs écosystémiques	150
3.3.1	Matériel et méthodes	151
3.3.1.1	Données de captures et niveaux trophiques	151
3.3.1.2	Les spectres trophiques	151
3.3.2	Résultats	153
3.3.2.1	Variabilité spatiale	153
3.3.2.2	Évolution temporelle	155
3.3.3	Discussion	157
3.3.3.1	Spectres et niveaux trophiques	157
3.3.3.2	Potentiels d'exploitation dans les bas TL	159
3.3.3.3	Des signes de surexploitation	160
3.3.3.4	Caractéristiques des « ZPE du Finistère »	161
3.3.4	Conclusion	162
3.4	Spécifier une direction de surexploitation par analyse multivariée	163
3.4.1	Matériel et méthodes	163
3.4.1.1	Données de captures et de production primaire	163
3.4.1.2	Une sélection d'indicateurs	164
3.4.1.3	Analyse en composantes principales	166
3.4.2	Résultats	167
3.4.2.1	Caractériser les ZPE par des indicateurs estimés à partir de données de captures	167
3.4.2.2	Des constrates spatiaux importants	169
3.4.2.3	Variabilité temporelle	172
3.4.3	Discussion	173
3.4.3.1	Données de captures et de production primaire	173
3.4.3.2	Patrons d'exploitation	175

3.4.3.3	Directions de référence	177
3.4.3.4	Quel diagnostic pour les pêcheries du Finistère ?	178
3.4.4	Conclusion	179
3.5	Analyse de la variabilité du niveau trophique et de l'omnivorie	179
3.5.1	Matériel et méthodes	181
3.5.1.1	Données de contenus stomacaux	181
3.5.1.2	Niveau trophique des proies	182
3.5.1.3	Calcul des indices	183
3.5.1.4	Modèles additifs généralisés	184
3.5.2	Résultats	185
3.5.2.1	Description des données	185
3.5.2.2	Effets de la taille	186
3.5.2.3	Résultats de GAM	188
3.5.3	Discussion	188
3.5.3.1	Données de contenus stomacaux	188
3.5.3.2	Caractérisation du régime alimentaire	191
3.5.3.3	Variabilité du niveau trophique	192
3.5.3.4	Quantifier l'omnivorie	193
3.5.3.5	Améliorer les estimations des indicateurs	195
3.5.4	Conclusion	196
3.6	Conclusion du chapitre	197
	Synthèse - Chapitre 3	199
4	Modéliser la réponse des écosystèmes à la pêche : approche par simulations	201
4.1	Introduction	203
4.2	Hypothèses et principes du simulateur	204
4.2.1	Description du modèle	204
4.2.1.1	Croissance individuelle	205
4.2.1.2	Survie	206
4.2.1.3	Préférence trophique	207
4.2.1.4	Mortalité par prédation	208
4.2.1.5	Captures	209
4.2.1.6	Recrutement	210
4.2.2	Scénarii de simulation	211

4.2.2.1	Effets de la pêche - Simulation de référence	211
4.2.2.2	Contrôle top-down	211
4.2.2.3	Contrôle bottom-up	212
4.2.2.4	Omnivorie	213
4.2.2.5	Modéliser des effets de structure d'âge	213
4.3	Résultats de simulation	214
4.3.1	Effets de la pêche	214
4.3.1.1	Impact sur l'écosystème	214
4.3.1.2	Impact sur les captures	215
4.3.1.3	Sensibilité à la pêche	215
4.3.2	Contrôle top-down	216
4.3.2.1	Variabilité des fonctions de production	216
4.3.2.2	Réponse de l'écosystème	218
4.3.3	Contrôle bottom-up	220
4.3.3.1	Variabilité des fonctions de production	220
4.3.3.2	Réponse de l'écosystème	221
4.3.3.3	Variations de production primaire	222
4.3.4	Omnivorie	223
4.3.4.1	Variabilité des fonctions de production	223
4.3.4.2	Réponse de l'écosystème	224
4.3.5	Effets de structure d'âge	225
4.4	Discussion	226
4.4.1	Modéliser les effets de la pêche	226
4.4.2	Effets de la pêche	228
4.4.3	Contrôle top-down et prédation	228
4.4.4	Contrôle bottom-up et croissance	229
4.4.5	Omnivorie et cascades trophiques	231
4.4.6	Indicateurs : quels enseignements du modèle?	233
4.4.7	Éléments de réflexion pour les fonctions de production du Finistère	235
4.5	Conclusion du chapitre	236
	Synthèse - Chapitre 4	238

5 Coupler économie et biologie – Développement d'un MEGC pour le secteur pêche du Finistère 239

5.1	Introduction	241
-----	------------------------	-----

5.2	Données du MEGC : la matrice de comptabilité sociale	242
5.2.1	Analyses en termes d'input/output	242
5.2.1.1	Origine et principes	242
5.2.1.2	Calcul de multiplicateurs	245
5.2.1.3	Limites de l'approche	245
5.2.2	Construire la matrice de comptabilité sociale	246
5.2.2.1	Extension des matrices input/output	246
5.2.2.2	La MCS comme outil d'analyse de politiques	248
5.3	Un modèle d'équilibre général calculable appliqué au secteur des pêches .	250
5.3.1	Modélisation en équilibre général	250
5.3.1.1	Équilibres partiels et généraux	250
5.3.1.2	Principes du modèle	251
5.3.1.3	Comportement des agents économiques	252
5.3.1.4	Un modèle régional	253
5.3.2	Le modèle PECHDEV	253
5.3.2.1	Module économique : MCS et choix des fonctions	253
5.3.2.2	Coupler biologie et économie	255
5.4	Scénarii de simulations envisagés	257
5.4.1	Analyser des politiques de gestion	258
5.4.2	Variabilité des fonctions de production biologique	259
5.5	Discussion	261
5.5.1	Une difficulté majeure : les données	261
5.5.2	Politique des pêches	262
5.5.3	Scénarii écologiques	264
5.5.4	MEGC et AEP	264
5.6	Conclusion du chapitre	265
	Synthèse - Chapitre 5	267
	Conclusion générale	269
	Bibliographie	279

Introduction générale : Intégrer des considérations écosystémiques en gestion des pêches

Les approches conventionnelles en gestion des pêches se focalisent essentiellement sur les espèces d'intérêt commercial, en considérant chaque stock de manière indépendante. Leur objectif général est de concilier l'exploitation halieutique et la conservation des ressources. À partir de modèles décrivant la dynamique des populations, le travail des scientifiques en charge des évaluations consiste à recommander aux décideurs des valeurs de référence pour des indicateurs de biomasse et de mortalité par pêche. Bien que les modèles, et les indicateurs qui leur sont associés, aient considérablement évolué au cours du temps et en parallèle à l'expansion des pêcheries, les modes de gestion des pêches actuellement en vigueur sont apparus insuffisants pour empêcher la surcapacité des flottilles de pêche constatée au niveau mondial (Gréboval, 1999). Cette surcapacité a progressivement conduit à la surexploitation, voire l'extinction d'un grand nombre de stocks de poissons (p. ex. Dulvy et al., 2003 ; Mullon et al., 2005), ainsi qu'à la dégradation des écosystèmes où ils sont pêchés (p. ex. Kaiser et al., 2002). L'échec de l'aménagement des pêcheries est aujourd'hui largement reconnu par la communauté scientifique (Botsford et al., 1997 ; Pikitch et al., 2003) et les institutions internationales (UE, 2001 ; FAO, 2002 ; OCDE, 2003), et appelle à une extension de la perception des effets de la pêche sur les écosystèmes marins.

Une crise mondiale des pêches

Suivant les statistiques de captures déclarées, la production halieutique mondiale est passée de 19 millions de tonnes en 1950 à environ 80 millions au milieu des années 1980, représentant environ 70% de la production totale lorsque l'aquaculture est prise en compte (FAO, 2002). Ces niveaux de production, en incluant les rejets de pêche qui pourraient avoisiner 8% des captures à l'échelle mondiale (FAO, 2004), ont souvent été considérés comme proches des potentiels de production maximaux estimés (Pauly, 1996). Par ailleurs, la relative stabilité de la production observée depuis lors serait principalement liée à des sur-déclarations de la Chine ainsi qu'à la forte variabilité interannuelle des captures d'anchois du Pérou (*Engraulis ringens*), dont la biomasse est affectée par les phénomènes ENSO (El Niño Southern Oscillation) (Watson et Pauly, 2001). Lorsque les déclarations chinoises sont corrigées (voir Watson et Pauly, 2001) et les captures d'anchois non considérées, la production mondiale présente alors un déclin de 0,66 millions de tonnes par an depuis 1988 (Fig. 1).

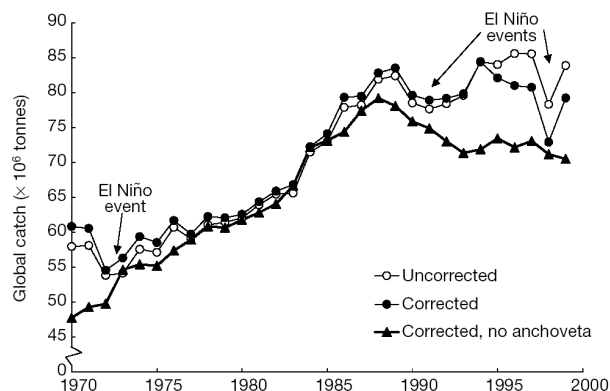


Fig. 1 – Série temporelle des captures des pêcheries maritimes mondiales avec et sans l'anchois du Pérou. Les valeurs non corrigées sont issues de la FAO et les valeurs corrigées correspondent aux prévisions d'un modèle statistique expliquant les captures mondiales en fonction de différents facteurs physiques et biologiques caractérisant chaque zone de pêche (extrait de Watson et Pauly, 2001).

Le plateau de production observé, voire dépassé, au niveau mondial masque de grandes hétérogénéités entre zones et s'explique essentiellement par deux processus. D'une part, l'expansion des pêcheries sur tous les océans, à toutes les profondeurs (Pauly et al., 2003), et toujours plus bas dans la chaîne trophique (Pauly et al., 1998a) a progressivement atteint ses limites, notamment pour des raisons techniques et commerciales. D'autre part, la majorité des stocks commerciaux dans le monde sont aujourd'hui en état de surexploitation biologique. En 1999, sur les 441 stocks pour lesquels l'information était disponible, la FAO estimait que 25% était sous ou modérément exploité, 47% pleinement exploité et 28% surexploité ou en reconstitution (Garcia et De Leiva Moreno, 2003). Par définition, ceci implique pour les stocks surexploités que leur production ac-

tuelle est inférieure à leur production maximale équilibrée (ou Maximum Sustainable Yield). Ce bilan global questionne l'efficacité des modes de gestion en place depuis plusieurs décennies, et souligne la nécessité de modifier en profondeur l'aménagement des pêcheries.

Une dimension écosystémique

La prise en compte d'une dimension écosystémique en aménagement des pêcheries a deux objectifs principaux : (i) améliorer notre compréhension des dynamiques des populations et des écosystèmes en ayant une vision globale des différents facteurs impliqués (ii) mieux quantifier les impacts de la pêche qui ne se limitent pas aux espèces exploitées mais affectent la structure et le fonctionnement des écosystèmes.

Les phénomènes prenant place au sein des écosystèmes restent mal connus du fait de leur extrême complexité et de leur caractère changeant, générant une grande incertitude sur leurs réponses à différents types de perturbations et rendant difficile toute prévision (Christensen et al., 1996). Les analyses monospécifiques couramment employées dans les approches conventionnelles de gestion focalisent essentiellement sur les effets de la pêche et s'avèrent parfois incapables de prendre en compte des processus physiques ou biologiques pouvant affecter les ressources marines. L'évolution du climat peut notamment modifier la composition et la distribution des communautés écologiques, et ainsi avoir des répercussions importantes sur le recrutement des espèces (p. ex. McGowan et al., 1998 ; Begg et Marteinsdottir, 2002 ; Beaugrand et al., 2003). Les variations du recrutement des populations peuvent également être liées aux processus de prédation, extrêmement importants dans les écosystèmes marins (Bax, 1998). Dans le cas d'un « cultivation effect » par exemple, les adultes d'une espèce se nourrissent sur une espèce fourrage, dont les individus sont des compétiteurs/prédateurs des juvéniles de cette espèce. Lorsque l'abondance du stock est réduite, l'augmentation de ses proies impliquerait une réduction des taux de survie de ses juvéniles et empêcherait le stock de se reconstituer (Walters et Kitchell, 2001).

La pêche a un impact direct sur les populations ciblées, particulièrement les espèces à durée de vie longue et faible taux de reproduction (p. ex. Jennings et al., 1999). Elle a également des effets indirects pouvant être très importants sur la structure des communautés, les interactions trophiques, la faune benthique et l'habitat (Jennings et Kaiser, 1998 ; Hall, 1999 ; Gislason, 2003). À titre d'illustration, la surexploitation d'espèces de poissons consommatrices d'oursins herbivores dans les écosystèmes coralliens de Jamaïque a conduit à une explosion de l'abondance des oursins, et a eu pour conséquence une diminution drastique des macroalgues (Hughes, 1994). Les effets indi-

rects de la pêche peuvent ainsi avoir des impacts plus importants sur la structure et la dynamique des écosystèmes marins que la suppression des poissons eux-mêmes (Botsford et al., 1997).

Une dimension économique et sociale

Les approches monospécifiques se sont très tôt intéressées à la dimension économique de la pêche, et ont permis de mettre en évidence certains des processus économiques responsables de la surexploitation (Gordon, 1954). En particulier, le libre accès à la ressource, les subventions des gouvernements au secteur des pêches (Munro et Sumaila, 2002), ainsi que la vision à court terme des pêcheurs au regard des bénéfices escomptés, sont des facteurs essentiels permettant d'expliquer la surcapacité des flottilles de pêche constatée au niveau mondial. Au sein de l'Union Européenne, la récente réforme de la Politique Commune des Pêches (PCP) de 2003 vise notamment à diminuer les subventions accordées au secteur des pêches, de manière à « faire correspondre la capacité de pêche aux possibilités de pêche ». Par ailleurs, la nouvelle PCP envisage également des plans de reconstitution pour plusieurs stocks surexploités, associés à des diminutions drastiques de l'effort de pêche. Dans ce contexte, l'estimation des conséquences économiques et sociales liées aux mesures prises dans le cadre de la PCP, constitue une question clé pour les gestionnaires. Plus généralement, l'analyse de l'impact de différentes politiques de gestion et/ou de scénarii écologiques pouvant affecter les ressources exploitées, sur les activités économiques d'une région, apparaît indispensable pour disposer d'une vision holistique des effets de la pêche sur les écosystèmes dont l'Homme fait partie.

L'Approche Écosystémique des Pêches

L'Approche Écosystémique des Pêches (AEP) englobe donc un vaste ensemble de principes et d'objectifs conceptuels, dont la prise en compte doit permettre d'agrandir notre perception des relations entre le bien-être de l'Homme et la santé des écosystèmes (Sinclair et al., 2002 ; Garcia et al., 2003). Les fondements de l'AEP émergent principalement de l'adoption par la FAO du Code de Conduite pour une pêche responsable (FAO, 1995), qui définit « des principes et des normes internationales de comportement pour garantir des pratiques responsables en vue d'assurer effectivement la conservation, la gestion et le développement des ressources bioaquatiques, dans le respect des écosystèmes et de la biodiversité ». L'étape finale du processus d'acceptation formelle et générale de l'AEP a été franchie lors de la conférence de Reykjavik en 2001, dont l'objectif était de définir les phases nécessaires pour passer du cadre actuel de gestion des pêches à une ges-

tion centrée sur l'écosystème. À l'issue de cette conférence, la déclaration de Reykjavik a été adoptée par l'ensemble des pays signataires :

« Nous déclarons que, pour renforcer la gestion responsable et durable de la pêche dans l'écosystème marin, nous nous efforcerons individuellement et collectivement d'incorporer les considérations relatives à l'écosystème dans cette gestion ».

En dépit de la reconnaissance officielle de l'AEP et de son intégration explicite dans le plan de mise en œuvre du sommet mondial sur le développement durable de 2002 (WSSD, 2002), peu d'expériences concrètes d'une AEP ont pour l'instant été menées. La traduction des concepts et principes de l'approche en termes opérationnels constitue notamment une des difficultés majeures à sa mise en place (Garcia et al., 2003). Une condition nécessaire au développement et à la réussite du défi majeur que représente la modification des fondements de la gestion des pêches, résidera principalement dans sa capacité à s'appuyer sur, et à compléter les approches conventionnelles d'aménagement actuellement en vigueur.

Contexte et présentation de la thèse

La thèse s'inscrit dans le contexte scientifique de l'AEP et a eu pour cadre un projet européen (« PECHDEV » QLRT-2000-02277), dont l'objectif principal était « de développer un nouveau modèle rendant compte de la contribution des activités de la pêche et l'aquaculture au développement des régions côtières, ainsi que des interrelations que ces activités maritimes entretiennent avec les composantes des autres secteurs économiques de la région concernée ». L'approche de modélisation fait appel à un modèle d'équilibre général calculable (MEGC), dont l'utilisation dans les domaines de l'énergie, de la pollution et des ressources naturelles, a démontré la pertinence pour analyser les conséquences de politiques de gestion (p. ex. Shoven et Whalley 1992). Bien que le projet ait une vocation principalement économique, une de ses caractéristiques majeures réside dans sa dimension interdisciplinaire, associant biologie, écologie et économie. Le but de PECHDEV est de parvenir à faire le lien entre l'état des écosystèmes, la dynamique des populations marines qui y sont exploitées, et les différents secteurs économiques de la région d'où les flottilles sont originaires. Le cadre du projet apparaît ainsi en adéquation avec les principes de l'AEP et la volonté d'étendre la vision de la pêche à une échelle plus globale, intégrant des considérations écosystémiques.

Cette démarche de couplage écologie/économie s'est appuyée sur des études de cas. En Europe, le secteur des pêches représente généralement une faible part du produit

intérieur brut (PIB), mais peut constituer dans certaines régions une activité économique essentielle, générant un grand nombre d'emplois via des effets induits (DG Fisheries, 1992 ; Cofrepêche, 2000). Par conséquent, les régions caractérisées par un fort degré de dépendance vis-à-vis des activités de pêche et/ou d'aquaculture constituent des cas d'études appropriés pour l'application du modèle (MEGC), afin d'étudier les effets de la pêche sur les économies régionales. L'échelle géographique retenue pour le modèle économique correspond au niveau NUTS III de la nomenclature des unités territoriales statistiques utilisée par l'Union Européenne. Cette échelle permet de concilier une dimension administrative afin de disposer de statistiques économiques, et une dimension géographique devant favoriser la détection d'effets économiques liés à l'activité de pêche. Parmi les cinq cas d'étude choisis en Europe, la thèse focalise sur l'exemple du Finistère (Fig. 2), département français identifié comme le plus dépendant de la pêche (DG Fisheries 1992). À cette échelle géographique terrestre sont associés les écosystèmes marins exploités. Dans le cas du Finistère, ils concernent principalement la mer d'Irlande et le Golfe de Gascogne, mais également et dans une moindre mesure, la Manche et le nord-ouest de l'Écosse. C'est donc cette double échelle terrestre et marine que le projet doit intégrer dans le cadre d'une AEP.



Fig. 2 – Localisation du département du Finistère et des principales zones de pêche où opèrent les flottilles finistériennes.

Pour des raisons indépendantes de ma volonté, le modèle calculable d'équilibre général reliant les activités économiques régionales entre elles, et auquel devaient être couplés les modèles de production biologique, n'a pas pu être mené à terme. Le présent document vise néanmoins à présenter les résultats obtenus pour ce qui concerne la partie relative

aux écosystèmes et aux modèles de dynamiques des populations. Bien que le MEGC n'ait finalement pas été appliqué au Finistère, les hypothèses et principes du modèle sont également présentés ainsi que les scénarii envisagés et les résultats attendus.

La démarche adoptée tout au long du travail consistera donc à s'appuyer sur l'exemple du Finistère et des ressources et écosystèmes exploités par ses flottilles, pour apporter des réponses aux questions suivantes :

- Comment peut-on faire le lien entre ressources marines et économie régionale, afin d'intégrer les dimensions biologiques et écologiques dans l'évaluation des impacts économiques et sociaux de différentes mesures de gestion ?
- Dans quelle mesure les fonctions de production biologique des populations ciblées peuvent-elles être modifiées au sein des écosystèmes ?
- Dispose-t-on d'outils pour quantifier l'état des écosystèmes et éventuellement définir des phénomènes de surexploitation écosystémique ?

Le document se compose de cinq chapitres :

- ◇ Le premier chapitre introduit le cadre général de recherche et de gestion dans lequel s'inscrit l'AEP. Une synthèse des principaux modèles et indicateurs, sur lesquels va s'appuyer la majeure partie du travail, est réalisée. Nous insistons en particulier sur la relation dialectique existant entre l'évolution de ces « outils » en halieutique, et le passage de la population exploitée à l'ensemble de l'écosystème comme objet d'étude, recommandé par l'AEP.
- ◇ En se basant sur le cas d'étude du Finistère, le deuxième chapitre propose une méthodologie permettant de définir des modèles de production pour les stocks exploités, pouvant être intégrés dans un modèle économique reliant les différents secteurs économiques du département (cf. Chapitre 5). Un modèle de simulation est également développé, de manière à réaliser un transfert d'échelle entre la zone terrestre pour laquelle on dispose d'information sur l'effort de pêche, et l'aire géographique marine de distribution de la population, où peuvent opérer d'autres flottilles de pêche.
- ◇ Le troisième chapitre décrit les grandes zones de pêche européennes, dont le « plateau celtico-gascon » où la majorité des stocks finistériens sont exploités, à partir d'un ensemble d'indicateurs écosystémiques. Nous chercherons notamment à comparer les zones entre elles afin de mettre en évidence de possibles phénomènes de surexploitation des écosystèmes.
- ◇ Le quatrième chapitre est consacré au développement d'un modèle de simulation multipécifique dans l'optique d'explorer de façon théorique la manière dont la pêche modifie les fonctions de production des composantes du réseau trophique, en fonction de grandes caractéristiques du fonctionnement de l'écosystème. Les réponses de

l'écosystème à la pêche, émergentes des fonctions de production individuelles, sont également analysées.

- ◇ Le cinquième chapitre présente les principes de couplage entre les fonctions de production définies pour les stocks exploités par le Finistère (cf. Chapitre 2), et un modèle économique calculable d'équilibre général (MEGC) appliqué au secteur des pêches. Le modèle a notamment pour objectif d'analyser les conséquences pour la région d'intérêt, en termes économiques et sociaux, de scénarii de politiques de gestion (taxes, quotas, moratoire...) ou écologiques.

Enfin, une conclusion générale et les perspectives suite à ce travail terminent ce manuscrit de thèse.

Chapitre 1

L'approche écosystémique des pêches : principes, méthodes et intérêt pour la gestion

En 17, Lénine et ses camarades ne disaient pas : « Nous allons faire la révolution parce que nous voulons la révolution », ils disaient : « toutes les conditions de la révolution sont réunies, la révolution est inéluctable ». Ils ont fait la révolution qui n'aurait jamais eu lieu s'ils ne l'avaient pas faite et qu'ils n'auraient pas faite s'ils n'avaient pas pensé qu'elle était inéluctable uniquement parce qu'ils la voulaient.

Jean-Pierre Léaud

Sommaire

1.1	Introduction	11
1.2	Évolution progressive ou révolution inéluctable de la gestion des pêches ?	11
1.2.1	Un tryptique vieux comme le monde : pêcheurs, poissons et protéines	12
1.2.2	Émergence de l'aménagement des pêcheries	15
1.2.3	Un bilan noir de la planète bleue	19
1.2.4	De la problématique écologique à la décision politique	23
1.2.5	L'approche écosystémique des pêches	27
1.2.6	Conclusion	30
1.3	De la population à l'écosystème, modèles usuels en halieutique	31
1.3.1	L'évaluation de stock au cœur de la gestion monospécifique	32
1.3.2	Modèles multispécifiques et prédation : retour aux processus	43
1.3.3	Transferts énergétiques au sein du réseau trophique	49

1.3.4	Vers une modélisation des écosystèmes dans leur intégralité .	59
1.3.5	Conclusion	63
1.4	Les indicateurs au service de l'approche écosystémique des pêches	64
1.4.1	Deux indicateurs essentiels : biomasse et mortalité par pêche	65
1.4.2	Étendre le champ des indicateurs à l'écosystème	73
1.4.3	De l'indication d'un état aux mesures de gestion	84
1.4.4	Conclusion	89
1.5	Conclusion du chapitre	90
	Synthèse - Chapitre 1	92

1.1 Introduction

Cette synthèse bibliographique vise à situer le contexte de recherche scientifique halieutique et de gestion des ressources marines, dans lequel s'inscrivent ces travaux de thèse. Nous nous attacherons dans une première partie à rappeler les traits majeurs des pêcheries maritimes mondiales en insistant sur les différents rôles occupés par l'activité de pêche, qui ont conduit à l'émergence de l'aménagement des pêcheries dès le début du XX^e siècle. En présentant les caractéristiques générales de la gestion en vigueur aujourd'hui et en dressant un état des lieux à l'échelle globale, nous nous efforcerons de donner les raisons majeures expliquant les évolutions en faveur d'une approche écosystémique des pêches (AEP). Dans un deuxième temps, nous décrirons les différents types de modèles utilisés afin d'évaluer l'état des stocks exploités et analyser les dynamiques des ressources marines. L'évolution de la gestion des pêches dans un cadre holistique requiert notamment le développement de modèles toujours plus complets des écosystèmes, afin de dégager *in fine* les fondements théoriques des mécanismes qui régissent leur fonctionnement. Bien que les approches de modélisation abordées dans cette revue ne soient pas toutes directement employées dans la suite du travail, l'objectif est de présenter les modèles les plus courants en halieutique, afin de replacer les démarches de modélisation adoptées au cours de la thèse (cf. Chapitres 2 et 4). En parallèle à ces méthodes de modélisation, de nombreux travaux ont été développés, portant sur la spécification d'indicateurs, susceptibles de décrire certaines propriétés ou caractéristiques des écosystèmes marins et de leur exploitation. Cette approche « indicateurs » s'inscrit logiquement dans l'AEP et fait l'objet de la troisième partie de ce chapitre. Elle permet d'introduire un certain nombre de concepts à partir desquels un ensemble d'indicateurs basés sur des données de captures et de production primaire seront utilisés pour décrire les grandes zones de pêche européennes (cf. Chapitre 3).

1.2 Évolution progressive ou révolution inéluctable de la gestion des pêches ?

Afin d'appréhender les nombreux facteurs ayant conduit à l'émergence et à la reconnaissance sur le plan international de l'AEP, il semble important de rappeler succinctement les différents rôles que l'activité de pêche peut avoir dans le monde et nécessaire de présenter les arguments justifiant une modification en profondeur de la gestion actuelle des pêches.

1.2.1 Un tryptique vieux comme le monde : pêcheurs, poissons et protéines

L'activité de pêche est aussi ancienne que la chasse et la cueillette et remonterait au paléolithique (-300 000 ans). L'économie était alors principalement fondée sur l'exploitation naturelle des ressources, basée sur le développement d'outils toujours plus sophistiqués au cours du temps (Cleyet-Merle, 1990). La découverte sur les côtes Érythréennes de la Mer Rouge d'harpons vieux de 125 000 ans suggère l'adaptation des hommes à un environnement marin côtier dès la dernière période interglaciaire (Walter et al., 2000) (Fig. 1.1). L'analyse de sédiments marins a confirmé que les premières traces de l'activité de pêche remonteraient à cette époque, correspondant à l'apparition des lignées d'*Homo sapiens* (p. ex. Jackson et al., 2001).



Fig. 1.1 – Harpons en pierre provenant des côtes érythréennes et vieux de 125 000 ans (extrait de Yellen et al., 1995).

La pêche est ainsi considérée aujourd'hui comme la première activité humaine ayant eu un impact sur les écosystèmes côtiers (Jackson et al., 2001). À cette époque, elle avait pour objectif de nourrir les membres du clan en fournissant les protéines nécessaires à leur survie. De nos jours, cette dépendance alimentaire vis-à-vis des ressources marines existe toujours dans de nombreuses parties du monde, où la pêche contribue dans une large mesure à l'alimentation des populations côtières (FAO, 2002). Cette dépendance directe vis-à-vis de la production halieutique est surtout marquée pour les pêcheries artisanales des pays en voie de développement (PVD), bien qu'elle soit difficile à évaluer précisément. Dans les pêcheries du Pacifique, Dalzell et al. (1996) considèrent ainsi que 80% de la production totale de poisson serait issue de la pêche de subsistance. Ce type de pêche est également encore en usage dans certains pays développés où l'alimentation de populations autochtones dépend de leurs approvisionnements en poisson. Les Micmacs, indiens natifs du Canada, sont ainsi parvenus à obtenir certains droits d'accès spécifiques

à des ressources halieutiques, de par leur antériorité dans l'exploitation et l'importance culturelle et alimentaire de l'activité de pêche considérée comme pêche de subsistance.

Au niveau mondial, 75% de la production issue de la pêche et de l'aquaculture, soit environ 100 millions de tonnes, ont été destinés à la consommation humaine en 2001, le reste étant majoritairement utilisé comme aliments pour les élevages aquacoles et agricoles (FAO, 2002). Cette production correspond à une consommation moyenne d'un peu plus de 16 kg de poisson par habitant et par an, caractérisée par une grande hétérogénéité spatiale (Fig. 1.2).

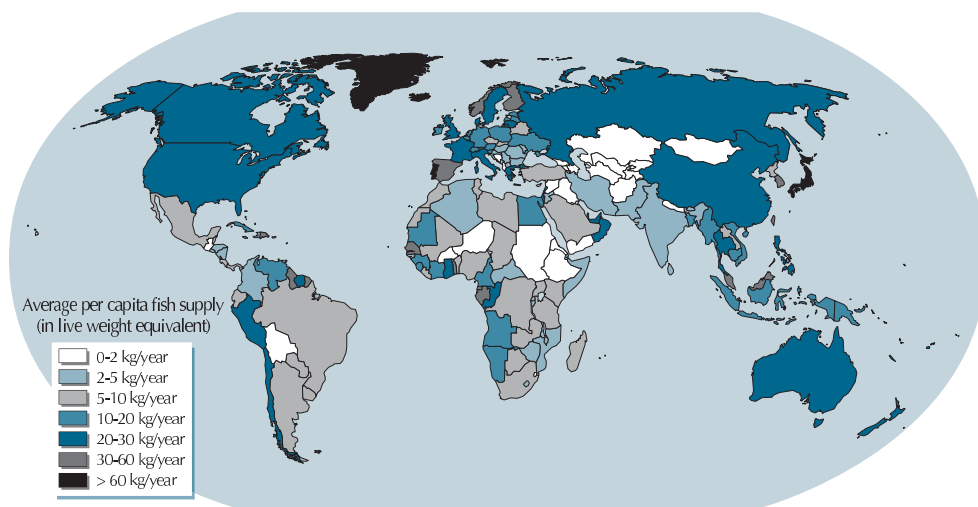


Fig. 1.2 – Carte mondiale montrant l'hétérogénéité spatiale de la consommation moyenne par an et par habitant (extrait de FAO, 2002).

La consommation de poisson est généralement plus élevée dans les zones côtières qu'à l'intérieur des terres et varie en fonction de la disponibilité en ressource, de la culture culinaire ainsi que des revenus des populations. Selon l'organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (Food and Agricultural Organisation) (FAO, 2002), plus d'un milliard de personnes dépendaient en 2001 du poisson comme source de protéine animale, c'est à dire qu'il représentait au moins 30% de leurs apports protéiques journaliers. L'article 1 du plan d'action du sommet mondial de l'alimentation stipule que la sécurité alimentaire existe lorsque tous les êtres humains ont, à tout moment, un accès physique et économique à une nourriture suffisante, saine et nutritive leur permettant de satisfaire leurs besoins énergétiques et leurs préférences alimentaires pour être en bonne santé et mener une vie active (WFS, 1996). Cette reconnaissance sur le plan international du droit à la sécurité alimentaire associée à la dépendance en apports de protéines de millions de personnes met en évidence le rôle essentiel de la pêche face à une demande croissante en produits de la mer. Dès lors, la nécessité de gérer au mieux et de préserver les ressources marines renouvelables apparaît comme une condition indispensable pour répondre à ces problèmes de sécurité alimentaire.

Parallèlement à son importance pour la consommation humaine, l'activité de pêche joue également un rôle social très important, à la fois en terme d'emploi et d'organisation au sein des communautés de pêcheurs. Selon la FAO (2002), environ 35 millions de personnes dans le monde étaient directement employées dans la pêche et l'aquaculture en 2000 contre 28 millions en 1990. 95% de ces pêcheurs exercent leur activité artisanalement. En ajoutant à ces producteurs les emplois secondaires et les personnes à charge correspondantes, l'emploi de plus de 200 millions de personnes dans le monde dépendrait de l'activité de pêche (McGoodwin, 2003). Selon cet auteur, la pêche n'est pas simplement vue comme un moyen de gagner sa vie mais est généralement perçue comme un véritable mode de vie, nourri de valeurs professionnelles importantes et de symboles reflétant des aspects essentiels de l'identité culturelle des communautés de pêcheurs. L'organisation au sein de ces communautés se traduit par des normes et des comportements sociaux liés à des besoins pratiques immédiats mais pouvant également dépendre de traditions anciennes (McGoodwin, 2003). L'analyse sociologique des différents niveaux structurant la communauté semble fondamentale dans l'optique d'une meilleure compréhension des modes de communication et perceptions culturelles qui la caractérisent, notamment dans la perspective de mise en place d'une stratégie de gestion des ressources (Townsend, 1998).

Le rôle social de la pêche est intimement lié à sa dimension économique, au travers des revenus financiers générés par les activités économiques de la filière. En 2000, le marché mondial des produits de la mer a ainsi correspondu à une valeur exportée de 55.2 milliards de dollars, en augmentation de 8% par rapport à 1998 (FAO, 2002). Au cours des dernières décennies, la production et les échanges extérieurs entre pays ont augmenté de manière significative grâce aux évolutions dans les secteurs de la technologie, du transport et des communications. Une grande part de la production mondiale de poisson rejoint ainsi les filières des marchés internationaux puisque 37% de la production était exporté en 2000, dont plus de la moitié provenant des pays en voie de développement (FAO, 2002). Dans ces pays, les quantités de poisson exportées représentent ainsi une source importante de devises et peuvent dépasser les produits agricoles courants d'exportation tels que le café, le riz ou le thé (Fig. 1.3).

Les ressources halieutiques peuvent représenter une manne financière essentielle également pour certains pays du Nord comme l'Islande dont 70% des exportations sont issues de l'industrie de pêche (The World Factbook 2005¹). Les échanges au niveau mondial des produits de la mer sont variables dans le temps et dans l'espace et sont régulés par la mécanique complexe de l'offre et de la demande. Ils dépendent de multiples facteurs tels que le prix du pétrole, les prix des produits de substitution, la conjoncture économique... La production est évidemment tributaire de l'état de la ressource et de sa

¹<http://www.cia.gov/cia/publications/factbook/>

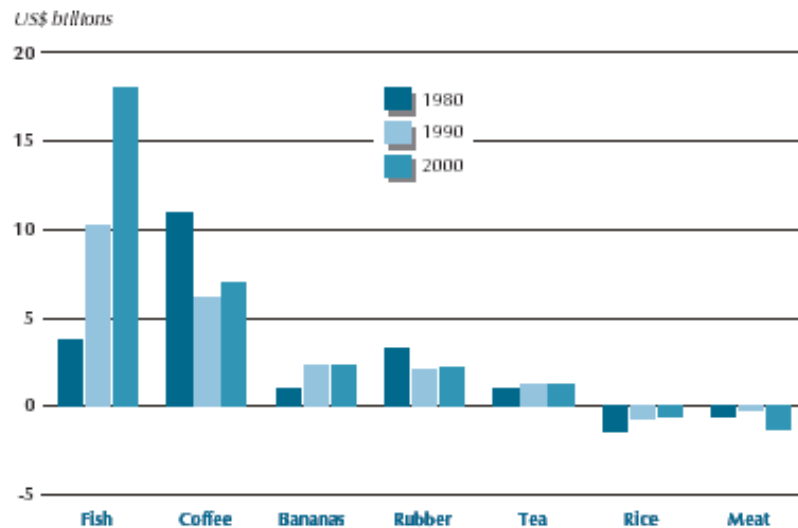


Fig. 1.3 – Importance des exportations des produits de la mer par rapport aux autres produits agricoles d'exportation des pays en voie de développement (extrait de FAO, 2004).

variabilité naturelle (Watson et Pauly, 2001), qui peut engendrer des variations importantes de l'offre, la demande lui étant toujours supérieure (FAO, 2004).

1.2.2 Émergence de l'aménagement des pêcheries

Dans le contexte actuel où la pêche occupe une place importante, tant à travers son rôle économique et social qu'à travers la sécurité alimentaire qu'elle peut assurer pour de nombreuses populations, des changements significatifs de la manière d'appréhender la gestion des pêches sont en train d'apparaître depuis quelques années. Ces modifications peuvent être perçues comme la continuité logique d'une évolution progressive de la gestion des pêches qui a réellement débuté avec la création du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM) en 1901. Les objectifs annoncés de cette institution internationale étaient alors de promouvoir la coopération entre biologistes marins et océanographes afin de mieux comprendre les changements d'abondance des stocks de poissons. Ils faisaient suite à l'accumulation d'indices prouvant que les ressources marines peuvent être surexploitées (Cleghorn (1854) cité par Marchal (1996)). Cette question essentielle de la surexploitation avait à la fin du XIX^{ème} siècle suscité de vifs débats au sein de la communauté scientifique anglaise entre les tenants de l'impossibilité d'affecter les ressources marines menés par Thomas Huxley et les défenseurs de l'idée d'un lien entre biomasse féconde et recrutement soutenus par Ray Lankester. Suite à la création du CIEM et en parallèle aux travaux pionniers établissant les bases théoriques des sciences halieutiques modernes (Schaefer, 1954 ; Ricker, 1954 ; Beverton et Holt,

1957), un grand nombre d'organisations internationales ont successivement vu le jour pour s'étendre géographiquement sur tous les océans et concerner un nombre croissant d'espèces. Malgré la mise en place de ces grandes organisations internationales au cours du temps (Fig. 1.4) et les progrès scientifiques réalisés des années 1950 à la fin des 1970 dans le domaine halieutique, peu d'actions de gestion furent réellement entreprises durant cette période.

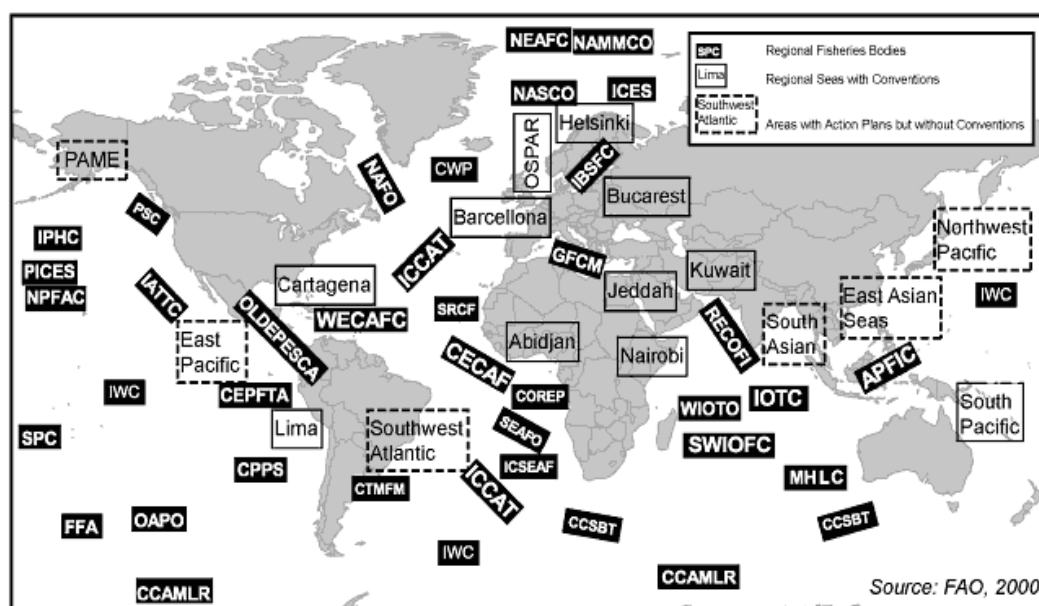


Fig. 1.4 – Répartition géographique des différentes organisations régionales des pêches de nos jours (Source : http://www.fao.org/fi/body/rfb/Big_RF_Bmap.htm).

L'objectif principal était alors le développement des activités de pêche via la technologie et la découverte de nouvelles ressources afin de maximiser les captures et de pouvoir satisfaire la demande mondiale en poisson (Townsend, 1998). Le concept de MSY (Maximum Sustainable Yield en anglais ou prise maximale équilibrée) apparaît ainsi clairement dans l'article 2 de la Convention des Nations Unies sur le droit de la Mer (UNCLOS I, 1958) comme référence pour une exploitation optimale :

« As employed in this Convention, the expression 'conservation of the living resources of the high seas' means that aggregate of the measures rendering possible the optimum sustainable yield from those resources so as to secure a maximum supply of food and other marine products. Conservation programmes should be formulated with a view to securing in the first place a supply of food for human consumption. »

Au début des années 1980, la troisième version de la Convention sur le droit de la Mer (UNCLOS III, 1982), devenue loi internationale en 1994, a eu un impact très fort sur

la législation internationale en matière de pêche en redéfinissant la notion de droit de propriété des ressources et a engendré une modification des objectifs de gestion tels que définis précédemment (Kurien, 2001). Avec la promulgation des zones économiques exclusives (ZEE) étendues jusqu'à 200 milles marins des côtes, les États ont ainsi affirmé leur souveraineté sur ces espaces et les richesses qu'ils contiennent mais ils se sont par ailleurs engagés à respecter les différents articles constituant cette nouvelle Convention et incluant la préservation des ressources marines. De manière plus générale en gestion des ressources, les objectifs principaux sont ainsi passés de la notion de capture équilibrée à la notion de durabilité. Alors qu'un objectif de capture équilibrée s'intéresse à la production et voit l'état de la ressource comme une contrainte à la maximisation de la production, la durabilité fait de l'état de la ressource le but de la gestion et une condition nécessaire à la satisfaction des besoins humains (Cortner et Moote, 1999). À partir de cette époque, de réelles mesures de gestion des stocks se mettent progressivement en place, avec une grande variété de modes d'application adaptés à la nature de la ressource, aux types d'exploitation et aux objectifs mêmes de gestion. En Europe, la politique commune des pêches (PCP) instaurée en 1983 constitue l'instrument de l'Union Européenne pour la conservation et la gestion des pêcheries, les règles communes étant adoptées au niveau communautaire et appliquées par chaque État membre. La gestion est principalement basée sur l'attribution de taux autorisés de captures (TAC), la limitation des flottilles au travers de plans d'orientation pluri-annuels (POP), et sur des mesures techniques (régulation des engins, tailles minimales des poissons débarqués, saisons et zones de fermeture), bien que d'autres instruments de régulation existent (Tab. 1.1).

TAB. 1.1 – Typologie des instruments de régulation de l'accès; transf. = transférable; ind. = individuel (d'après Troadec et Boncœur, 2003).

Méthodes de contrôle		Variables de contrôle	
		Effort de pêche	Captures
Administratives		Licences non transf.	Quotas ind. non transf.
Économiques	Taxes	Inputs	Débarquement
	A base de droits	Licences transf.	Quotas ind. transf.

Les TAC, partagés entre les États membres selon les droits d'antériorité et le principe de stabilité relative, correspondent à la capture maximale autorisée sur un stock pendant un an. Le processus de fixation des TAC se fait en plusieurs étapes. Dans un premier temps et suite à la réunion de groupes de travail du CIEM, un avis sur le TAC est rendu par des experts scientifiques réunis au sein du comité d'avis du CIEM (Advisory Committee on Fishery Management). Ces recommandations de TAC sont par la suite évaluées par le comité scientifique, technique et économique de la pêche (CSTEP). Sur la base de ces recommandations scientifiques et de considérations socio-économiques, les TAC sont ensuite fixés lors du Conseil des ministres des pêches (Fig. 1.5). Cette

structure décisionnelle se retrouve de manière similaire dans un très grand nombre de pêcheries dans le monde bien que la décision finale ne soit pas toujours prise par les mêmes instances.

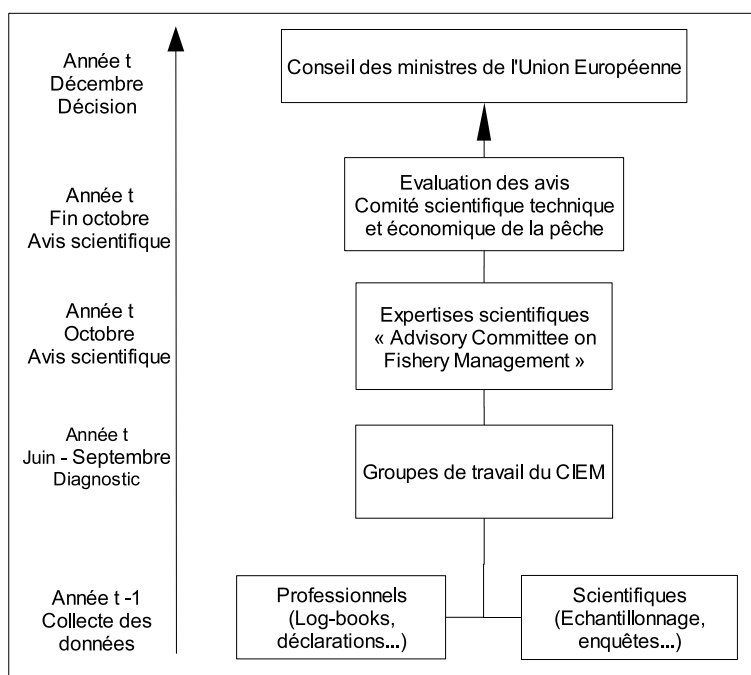


Fig. 1.5 – Schéma décisionnel en Europe (Source : Ph. Gros, Ifremer).

En dépit de leur statut communautaire, de nombreuses ressources ne sont pas concernées par le volet « TAC et quotas » de la PCP. Elles peuvent cependant représenter une part très importante des débarquements (Forest, 2001). Il existe souvent peu de données fines sur les captures et/ou la distribution géographique de ces espèces, ce qui rend difficile leur évaluation (cf. Chapitre 2). L'exploitation de ces ressources se fait généralement suivant un ensemble de lois et de règles permettant de contrôler l'accès à la ressource.

Malgré la mise en place et l'évolution de ces différents modes de gestion en Europe depuis 1978 et le passage progressif d'une approche de maximisation des captures à une approche centrée sur la préservation du potentiel reproducteur des populations exploitées (Section 1.4.1), ce type de gestion a progressivement montré ses limites, notamment illustrées par l'importante réforme de la PCP en 2003. Les raisons de cette réforme et plus généralement de la remise en cause de la vision monospécifique et réductionniste de la gestion des pêches sont nombreuses et bien connues aujourd'hui.

1.2.3 Un bilan noir de la planète bleue

Le constat d'échec de la gestion des pêches au niveau mondial est aujourd'hui reconnu par une grande partie de la communauté scientifique (p. ex. Botsford et al., 1997 ; Jackson et al., 2001 ; Laubier, 2003) et repris par de nombreuses institutions, instances gouvernementales, organisations non gouvernementales et intergouvernementales (p. ex. UE, 2001 ; FAO, 2002 ; OCDE, 2003). Ce constat est relativement aisé puisqu'il se base sur le bilan des différents modes de gestion mis en place depuis plus de vingt ans. Ceux-ci se traduisent par une surexploitation de la majorité des ressources exploitées, une dégradation croissante des écosystèmes marins, des capacités de production fortement excédentaires et une récurrence des conflits d'usage entre les acteurs du monde de la pêche (Laubier, 2003). Pour reprendre la typologie de Cochrane (2000), l'échec de la gestion peut être caractérisé par quatre niveaux ou crises : biologique, écologique, économique et sociale. Cury et Cayré (2001) ajoutent une cinquième dimension relative à la perception négative de l'activité de pêche pouvant exister aujourd'hui.

- Une crise « biologique »

L'évolution des captures mondiales des années 1950 aux années 1990 a été caractérisée par une augmentation constante, favorisée par les développements technologiques et permise par l'expansion géographique de la pêche en surface et en profondeur (Pauly et al., 2002, 2003). Elle s'est aussi caractérisée par l'exploitation d'espèces toujours plus bas dans les réseaux trophiques (Pauly et al., 1998a). Depuis le début des années 1990, le niveau de production mondiale, en prenant en compte les rejets (Alverson et al., 1994), les captures non reportées et la surestimation de la production chinoise (Watson et Pauly, 2001), atteindrait sa limite maximale (Garcia et De Leiva Moreno, 2003), bien que les estimations de cette limite puissent grandement varier selon les études (Pauly, 1996). Au delà de ce constat de stagnation de la production, l'échec de la gestion au niveau biologique est principalement mis en exergue par le nombre croissant de stocks surexploités dans le monde. Parallèlement à l'effondrement spectaculaire de plusieurs pêcheries comme la pêcherie de morue au Canada (Hutchings et Myers, 1994 ; Myers et al., 1997), la dernière synthèse de la FAO sur la situation mondiale des pêches et de l'aquaculture (FAO, 2004) confirme les tendances observées depuis quelques années, indiquant une diminution progressive du nombre de stocks sous et modérément exploités, une stabilité des stocks pleinement exploités et une augmentation du nombre de stocks surexploités (Fig. 1.6).

Cette surexploitation concerne la majorité des compartiments exploités des réseaux trophiques. Elle a entraîné des diminutions significatives de la biomasse d'espèces démersales (p. ex. Cook et al., 1997 ; Christensen et al., 2003), pélagiques (p. ex. Beverton, 1990),

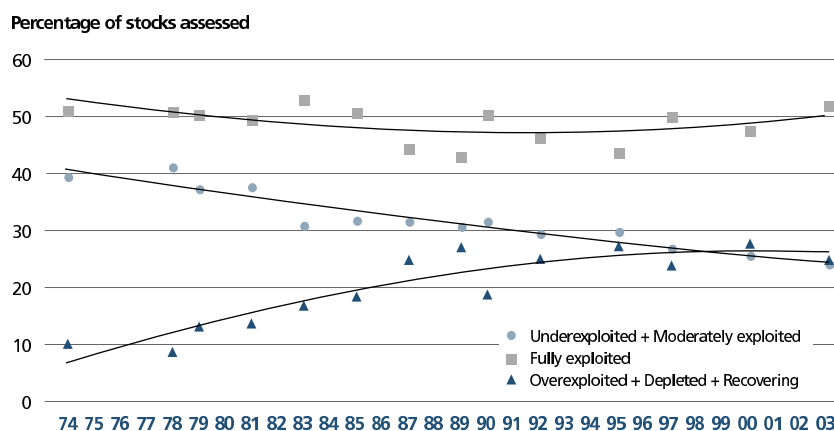


Fig. 1.6 – Évolution temporelle du nombre de stocks sur, sous, modérément et pleinement exploités (extrait de FAO, 2004). Les stocks sous et modérément exploités sont supposés permettre des captures plus importantes lors d'une augmentation de l'effort de pêche. Les stocks pleinement exploités sont considérés proches du MSY, et peuvent se situer légèrement en-dessous ou au-dessus de ce niveau de capture, du fait d'incertitudes dans les données et les évaluations de stocks. Les stocks surexploités et épuisés sont clairement exploités au-delà du MSY. Les stocks en voie de reconstitution sont généralement très bas par rapport aux niveaux historiques (Garcia et De Leiva Moreno, 2003).

de grands fonds (p. ex. Koslow et al., 2000), de grands pélagiques (p. ex. Myers et Worm, 2003, 2004), de requins (p. ex. Baum et al., 2003), de raies (p. ex. Brander, 1981 ; Casey et Myers, 1998) et de certains mollusques (p. ex. Tegner et al., 1996). Selon une récente revue de Dulvy et al. (2003), la pêche serait responsable, sur un total de 133 populations et espèces marines étudiées, de plus de la moitié des extinctions observées au niveau local, régional ou global. Ces effets de la pêche sur les populations ciblées et non ciblées semblent particulièrement ressentis par les espèces à durée de vie longue et à faible taux de reproduction (p. ex. Roberts et Hawkins, 1999 ; Jennings et al., 1998, 1999). De plus, les extinctions ne se cantonnent pas uniquement aux pêcheries industrialisées du Nord mais peuvent également avoir lieu dans certaines pêcheries artisanales (Dulvy et al., 2003).

● Une crise « écologique »

En complément à cette crise halieutique, il est unanimement reconnu aujourd'hui que l'exploitation peut par ailleurs avoir un impact écologique très important sur les écosystèmes marins (Goñi, 1998 ; Jennings et Kaiser, 1998 ; Hall, 1999). L'abondance d'espèces d'oiseaux, de cétacés, de poissons et de reptiles est affectée par les prises accessoires dues aux pêcheries multispécifiques et à la pêche fantôme, ceci pouvant conduire dans certains cas à l'extinction de populations (Dulvy et al., 2003). De plus, en ciblant particulièrement les individus de grande taille, l'exploitation modifie la structure en taille des communautés et conduit progressivement à une faune globalement dominée par des organismes de petite taille (voir la synthèse de Shin et al., 2005). Il a été récemment

démontré que ce ciblage pouvait être à l'origine d'une modification et d'une sélection génétique de traits d'histoire de vie, tels que l'âge à maturité des populations (p. ex. Olsen et al., 2004). De plus, les diminutions d'abondance et les changements de structure de taille liés à la pêche entraînent souvent des changements d'abondance d'autres espèces via les relations prédateurs-proies et peuvent profondément modifier la structure trophique des écosystèmes marins (p. ex. Goñi, 1998 ; Gislason, 2003). Ces effets d'interaction varient d'un écosystème à l'autre, notamment selon le degré des contrôles « top-down » ou « bottom-up » (Cury et al., 2003 ; Gascuel, 2005). Ils peuvent parfois entraîner des cascades trophiques (Carpenter et Kitchell, 1988), bien qu'elles semblent plus rares dans les océans que dans les lacs (Sala et al., 1998 ; Pinnegar et al., 2000). Ces changements au sein des réseaux trophiques dépendent par ailleurs de l'intensité des relations interspécifiques et de la présence d'espèces dites clés de voûte, parfois responsables de changements majeurs au sein des écosystèmes (Paine (1969) Mills et al. (1993)). Enfin, en marge de ces effets, l'impact de l'exploitation sur les habitats commence à être bien connu malgré les difficultés inhérentes à la collecte de données sur de longues périodes et au manque de zones témoins (p. ex. Kaiser, 1998). De nombreuses études portant majoritairement sur le chalutage et le dragage ont montré une réduction de la complexité de l'habitat, une remise en suspension des sédiments de surface et une altération de la structure des communautés benthiques (Collie et al., 2000 ; Kaiser et al., 2000, 2002), pouvant notamment entraîner des variations des processus de production (Jennings et al., 2001a). Bien que tous ces effets « écologiques » commencent à être progressivement décrits et analysés, la complexité des écosystèmes marins et le manque de bases théoriques sur leur fonctionnement soulèvent de nombreuses interrogations sur les conséquences possibles de ces effets, leur degré de réversibilité et la résilience des écosystèmes aux perturbations (Cury et al., 2003). Quoiqu'il en soit et malgré la difficulté de distinguer la part de ces changements pouvant être imputée à la pêche ou à des phénomènes naturels tel que le réchauffement climatique, la gestion actuelle basée sur des évaluations monospécifiques semble insuffisante pour considérer l'ensemble des effets de l'exploitation sur les écosystèmes marins.

- Une crise « économique »

Ces crises biologiques et écologiques sont complétées par des problèmes économiques dont la surcapacité de production, identifiée comme un facteur clé des limites de la gestion actuelle des pêches (p. ex. FAO, 1995). La surcapacité en équipements et main d'œuvre considérée en partie responsable de la surexploitation génère notamment des surcoûts d'usage liés à l'usure progressive des moyens de production et des coûts d'opportunité (Troader et al., 2003). Cette surcapitalisation au niveau mondial serait principalement due au système de droits de propriété basé sur le libre accès à la ressource de la plupart des pêcheries, le manque de coopération entre pêcheries partageant des stocks communs, le remplacement des bateaux de la pêche artisanale par des navires plus grands et l'ac-

cord d'aides publiques permettant de générer des profits bien que les stocks ciblés soient surexploités (Pauly et al., 2002). Christy (1997) cité par Cochrane (2000) a ainsi mis en évidence pour la flotte de pêche mondiale au début des années 1990 un déficit d'exploitation de plus de 40 milliards de dollars (en excluant l'ex-URSS) et une rente dissipée de l'ordre de 20 milliards de dollars, le tout conduisant à une perte d'environ 60 milliards de dollars par an.

- Une crise « sociale »

À cette crise économique se superposent des conséquences sociales négatives, notamment en termes de diminution d'emplois dans les secteurs de la pêche. La modernisation des flottilles, associée à la mondialisation des marchés, a mené à une industrialisation et une urbanisation des pêcheries, entraînant un passage de pouvoir des producteurs aux mareyeurs (Cochrane, 2000). Cette transition associée à la surexploitation de la ressource a eu des effets négatifs sur l'emploi dans les pêcheries et également des répercussions sur les autres secteurs de la filière (FAO, 2002). En Europe, les mesures de sortie de flotte instaurées par la PCP visant à la diminution de la surcapacité ont soulevé des questions essentielles relatives au déplacement et à la reconversion des navires et des pêcheurs (FAO, 2002). En France, le nombre de marins embarqués a continuellement diminué au cours des années 1990 pour passer d'environ 20 000 en 1988 à un peu moins de 15 000 en 2000, la longueur des carrières diminuant également au cours du temps et reflétant le marasme de la profession (Podevin et Checcaglini, 2003). La problématique des impacts sociaux inhérents à la mise en place de politiques de gestion est complexe et souvent abordée de manière restrictive. Elle nécessiterait cependant d'être élargie et de traiter explicitement les objectifs de gestion liés au bien-être de la société (Rey et Cunningham, 2003). Ainsi, l'intégration d'une dimension sociologique et anthropologique dans l'aménagement des pêcheries semble une composante indispensable de la gestion, dans le contexte actuel de crise du secteur des pêches (Townesley, 1998). Elle devrait de plus permettre d'accroître l'efficacité de ces mesures.

- Une crise « scientifique »

Enfin, il semble intéressant d'ajouter à ce bilan l'existence d'une crise scientifique observable à plusieurs niveaux. D'une part, la fracture entre scientifiques et professionnels en Europe s'est accentuée au cours de la dernière décennie, notamment du fait de diminutions significatives des TAC de certains stocks d'importance commerciale majeure. La remise en question de la capacité des scientifiques à évaluer avec précision l'état des stocks et les niveaux d'exploitation appropriés a atteint une dimension politique en décembre 2002 avec l'intervention du Président français Jacques Chirac réclamant une « vraie étude de fond » sur les questions d'évaluation. Ce lien très fort pouvant exister entre avis scientifique caractérisé par un certain degré d'incertitude, dimension

économique et sociale de l'activité de pêche et décision politique constitue l'une des caractéristiques de la gestion actuelle sur laquelle nous reviendrons un peu plus loin. Le rôle grandissant au niveau international de lobbys écologistes envers les problématiques environnementales a également soulevé des oppositions assez nettes avec le point de vue des scientifiques défendant la gestion conventionnelle des pêcheries, bien que les objectifs généraux puissent converger sur de nombreux points.

Finalement, de vifs débats existent au sein même de la communauté scientifique entre les partisans d'une nouvelle approche de l'aménagement des pêcheries plus centrée sur l'écosystème et les défenseurs des approches classiques de dynamique des populations (Browman et Stergiou, 2004). Ces derniers se refusent à voir dans l'échec actuel de la gestion la responsabilité des approches monospécifiques, considérant que ces méthodes sont pertinentes mais qu'elles ont rarement été totalement appliquées par les politiques (Hilborn, 2004 ; Mace, 2001, 2004). De plus, ils demeurent sceptiques quant à l'efficacité d'une approche holistique menée sur des systèmes complexes quand la gestion a montré ses limites dans des cas simples et bien documentés de stocks surexploités (Mace, 2004) :

« Given the record of fisheries management to date, it is difficult to understand the reasoning that leads to the conclusion that ecosystem-based approaches will succeed where single-species approaches have failed. If one of the major failings of single-species management has been the lack of political will to curtail allowable catches, what is the basis for thinking that there will be greater political will to implement probably-even-more restrictive limits on catches, in addition to other management measures ? »

Malgré les débats pouvant exister sur l'ampleur exacte des effets de la pêche et les solutions à apporter dans le futur (Browman et Stergiou, 2004), il est aujourd'hui majoritairement admis par l'ensemble des acteurs du monde de la pêche que les modalités de gestion en vigueur depuis plus de 20 ans ne sont pas parvenues à concilier les objectifs de production et de conservation des ressources marines. La vision négative de l'état général des ressources marines mondiales et les conséquences économiques, sociales et alimentaires qui lui sont liées soulèvent la question essentielle des raisons de ce bilan. Un grand nombre de facteurs y ont contribué à différents degrés et ce, malgré la mise en place précoce de structures de suivi scientifique.

1.2.4 De la problématique écologique à la décision politique

Toujours en se basant sur l'analyse de Cochrane (2000), les défaillances de l'aménagement des pêcheries peuvent se résumer en quatre points : l'incertitude biologique, les priorités

sociales et économiques, l'imprécision des objectifs et la faiblesse des systèmes de gouvernance.

Les problèmes d'incertitude sur les observations et les dynamiques des populations marines sont l'une des caractéristiques fondamentales des sciences halieutiques et sont liés à une variabilité naturelle très importante pouvant cacher les effets de la pêche, la surexploitation étant généralement détectable une fois que le stock est déjà sévèrement et souvent irréversiblement surexploité (Hilborn et Walters, 1992 ; Ludwig et al., 1993). Plusieurs sources d'incertitude se superposent : au niveau des observations, des paramètres des modèles, de la structure des modèles et des processus physiques et biologiques affectant les stocks (Francis et Shotton, 1997 ; Hilborn et Mangel, 1997). La part variable de ces composantes concourt aux difficultés qu'ont les scientifiques à évaluer l'état des stocks et à estimer avec précision des TAC pour l'année suivante. L'incertitude peut ainsi mener à définir des niveaux de « risque » acceptables en fixant parfois des TAC plus bas qu'ils ne pourraient l'être si plus d'information était disponible (Cochrane et al., 1998). La prise en compte de l'incertitude en gestion des pêches est inévitable mais se doit d'être exprimée explicitement et de manière transparente de la part des scientifiques. L'émergence depuis quelques années des statistiques Bayésiennes et leur utilisation en halieutique afin de formaliser mathématiquement l'incertitude semble une approche prometteuse dans cette perspective de communication plus transparente avec les gestionnaires (Punt et Hilborn, 1997 ; McAllister et Kirkwood, 1998).

Le décalage pouvant exister entre les avis scientifiques et les décisions politiques apparaît comme le deuxième facteur clé des carences de la gestion (Fig. 1.7). La priorité est souvent donnée par les gestionnaires à des questions économiques et sociales sur le court terme au détriment des objectifs de durabilité de l'exploitation et de la conservation des ressources marines (Corten, 1996 ; Cochrane et al., 1998). Au niveau de l'Union Européenne, le caractère limité et renouvelable des mandats politiques et la nécessité de considérer un ensemble de problématiques peut générer des rapports de force lors des conseils des ministres et conduire à des négociations souvent longues et difficiles. De fait, des diminutions importantes de TAC d'une année sur l'autre soulèvent généralement de vives réactions de la part de la profession (manifestations, grèves, etc.), compte tenu du manque de flexibilité des activités économiques en jeu et des emplois qui en dépendent.

Ainsi et bien qu'elle puisse apparaître en contradiction avec les avis scientifiques, une surexploitation des stocks peut être désirable du point de vue politique afin de maintenir à la fois les activités de la filière pêche et une relative paix sociale (Corten, 1996). Ces décisions politiques peuvent être de plus influencées par la présence de nombreux groupes de pression à Bruxelles dont le but avoué est de défendre soit les intérêts de la profession, soit au contraire la conservation de l'environnement. Ces grandes orientations des choix politiques ont mené en 2002 à une scission au sein des pays de l'Union Européenne entre

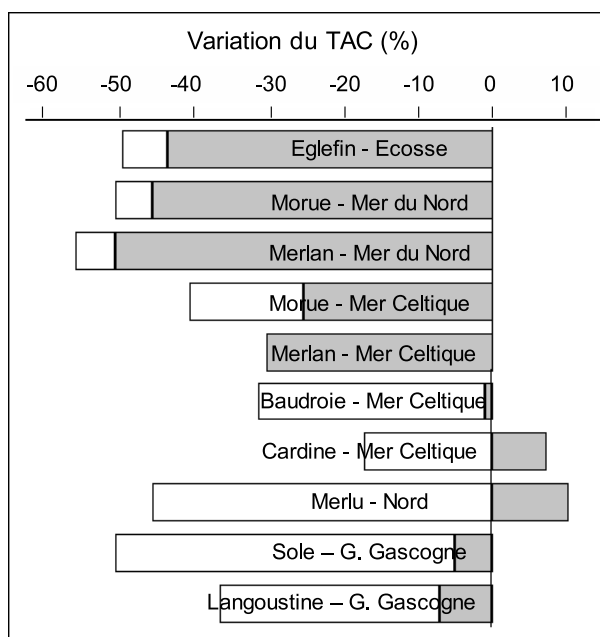


Fig. 1.7 – Exemple de décalage entre recommandation scientifique (blanc) et décision politique (gris) au travers de l'évolution des TAC pour quelques stocks européens de 2002 à 2003. On voit par exemple pour le merlu Nord que le CIEM a recommandé une diminution TAC de près de 50% et qu'une augmentation de 10% a été décidée à l'issue du Conseil des ministres.

« les amis de la pêche » estimant que les pêcheurs ne sont pas une variable d'ajustement et « les amis du poisson », considérés comme plus soucieux de la raréfaction des ressources halieutiques. Le manque de cohérence entre évaluations scientifiques et mesures appliquées provient également de l'imprécision existant sur les objectifs de gestion quand ils sont définis et de leur absence de dimension opérationnelle (Francis et Shotton, 1997 ; Cochrane, 2000). À titre d'illustration, une gestion basée sur la préservation de la biomasse féconde de chaque stock semble inadaptée, voire impossible, lorsque les relations interspécifiques sont prises en compte (Gislason, 1999). De plus, la difficulté de définir des objectifs communs augmente souvent avec le nombre d'acteurs en présence. Ce qui explique les difficultés rencontrées par les partenaires de la PCP pour parvenir à un consensus.

En dernier lieu, un facteur considéré comme responsable de l'inefficacité de la gestion réside dans le caractère d'accès libre de la ressource et dans l'approche « top-down » des gouvernements en matière de gestion. Les problèmes inhérents à l'accès libre déjà mentionnés auparavant sont connus depuis longtemps et conduisent à une dissipation de la rente économique et à une surexploitation inévitable. La régulation de l'accès individuel aux ressources, basée sur des variables (effort, captures) et des méthodes de contrôle (normes administratives ou méthodes incitatives), constitue alors une des questions clés de l'aménagement des pêcheries (Troadec et Boncœur, 2003). Bien qu'elle

puisse diminuer les coûts de consultation, l'approche « top-down » et la centralisation de la gestion conduisent généralement à une faible communication, des décisions peu efficaces et une non-acceptation des règles et des lois par les acteurs de la profession (Cochrane, 2000). Ce manque de légitimité des processus de gestion pour les pêcheurs entraîne des comportements de fraude, braconnage, marché noir et sous-déclaration des captures et soulève le problème des coûts de contrôle. De plus, l'aspect technique et peu transparent des avis scientifiques et la montée des groupes écologistes aboutissent dans un nombre croissant de situations à des demandes de contre-expertise des évaluations scientifiques et à des recours devant les tribunaux. Le développement d'approches participatives ayant pour objectif d'intégrer les différents acteurs de la zone côtière au cœur des processus d'aménagement fait aujourd'hui partie des revendications des institutions en charge des politiques publiques (p. ex. CEL, 2002). La mise en œuvre de démarches de gestion concertée peut dans certains cas favoriser la communication entre acteurs et conduire à une meilleure acceptation des décisions et modes de gestion en vigueur (Pennanguer, 2005). Au niveau communautaire, la mise en place actuelle des comités consultatifs régionaux (CCR) décentralisés apparaît comme une avancée afin de faire face au déficit de concertation existant et reconnu par la Commission européenne dans son livre vert (UE, 2001).

Un ensemble de facteurs ont contribué à l'inefficacité de l'aménagement des pêcheries tel qu'il a été conçu depuis une trentaine d'années, et ce malgré ses évolutions au cours de cette période. Globalement, il est tout de même nécessaire de relativiser ce constat (Hilborn, 2004) et de se demander quel serait le bilan actuel en l'absence totale de gestion au cours de cette période. Néanmoins, l'état des ressources marines offre aujourd'hui une vision pessimiste des perspectives de pêche et de conservation pour l'avenir. L'augmentation de la population mondiale qui devrait atteindre 8.9 milliards d'habitants en 2050 (UN, 2004), la demande croissante en produits de la mer (Failler et al., 2003), associées aux limites d'expansion des pêcheries (Pauly et al., 2003) et aux questions sur le rétablissement possible des stocks surexploités (Hutchings, 2000 ; Dulvy et al., 2004 ; Myers et Worm, 2004) font peser de funestes présages sur le futur des pêcheries (Cury et Cayré, 2001). Une telle évolution pourrait notamment entraîner une augmentation des prix et une concentration progressive du marché entre les mains de quelques riches nantis, au détriment de populations directement dépendantes des protéines du poisson qu'elles pêchent (Kent, 1997 ; Delgado et al., 2003). À titre d'illustration, citons le cas du thiof (*Epinephelus aenus*) qui formait il y a encore quelques années la base du plat traditionnel Sénégalais, le « thiboudien », et qui a été progressivement remplacé par la sardinelle (*Sardinella spp.*) car il est devenu un produit majoritairement destiné à l'exportation vers l'Europe.

1.2.5 L'approche écosystémique des pêches

Depuis une dizaine d'années, un nombre croissant d'articles (p. ex. Botsford et al., 1997 ; Pitcher, 2000 ; Pauly et al., 2002 ; Pikitch et al., 2004), d'ouvrages (p. ex. Hall, 1999) et de conférences (Hollingworth, 2000 ; Sinclair et Valdimarsson, 2003 ; Daan et al., 2005a) revendiquent la mise en place d'une gestion écosystémique des pêches en réponse à l'échec des approches conventionnelles. Selon Sherman (1991), les origines de cette approche remonteraient à une conférence du CIEM organisée en 1975 sur les changements d'abondance des stocks de mer du Nord. Le cadre légal dans lequel elle s'inscrit aurait ensuite été défini en grande partie par la Convention du droit de la mer de 1982. L'approche écosystémique des pêches implique un transfert de l'objet d'étude, en passant de la population exploitée à l'ensemble de l'écosystème marin. Elle s'inscrit dans le courant récent de gestion écosystémique, mis en place en 1992 dans le domaine de la foresterie aux États Unis, qui implique une vision holistique et philosophiquement novatrice de la gestion des ressources.

1.2.5.1 Des origines conservationnistes

Bien que la gestion écosystémique ait émergé au cours des années 1990, ses racines sont plus anciennes et remonteraient aux années 1930 aux États Unis, avec l'apparition des pionniers des approches conservationnistes : Georges Perkins Marsh, John Muir et Aldo Leopold. Selon Cortner et Moote (1999), la gestion écosystémique serait issue d'un changement des valeurs sociétales, d'un accroissement important de la connaissance scientifique sur les écosystèmes et du gain d'expérience et d'apprentissage lié aux efforts réalisés pour mettre en place de nouvelles approches de gestion des ressources. Le concept de gestion écosystémique constitue une étape dans l'évolution continue des valeurs et priorités de la société (Lackey, 1998). Malgré la diversité de sens et définitions possibles du concept (Christensen et al., 1996), Lackey (1998) propose une définition :

« The application of ecological and social information, options, and constraints to achieve desired social benefits within a defined geographic area and over a specified period. »

La gestion écosystémique se base donc avant tout sur l'écosystème, concept défini formellement par Tansley (1935) qu'il considère comme l'unité de base de la nature, y incluant à la fois les organismes et l'environnement physique dans lequel ils vivent. L'écosystème constitue donc le paradigme standard pour étudier les systèmes écologiques. En même temps, il est maintenant reconnu que ces systèmes sont métastables et adaptatifs, généralement loin de l'équilibre (O'Neill, 2001). En d'autres termes, les écosystèmes

varient continuellement le long de gradients complexes spatiaux et sont constamment modifiés au cours du temps (Christensen et al., 1996). La spécification de leurs limites se fait donc de manière opérationnelle afin de pouvoir les échantillonner, les étudier et comprendre les processus propres à leur fonctionnement (Christensen et al., 1996).

1.2.5.2 Définir un cadre de gouvernance

Le transfert des concepts de gestion écosystémique au domaine des pêches dans la perspective de modifier les approches d'aménagement s'inscrit dans la continuité d'un processus d'évolution des institutions en charge des pêcheries. Toutes les modalités relatives à la mise en place d'une approche écosystémique au secteur des pêches sont présentées en détail dans un rapport technique publié en 2003 par la FAO (Garcia et al., 2003). Bien qu'elle soit proche des principes de la gestion écosystémique, l'AEP se définit comme un cadre de gouvernance des pêcheries et a pour objectif d'aborder une plus large gamme de sujets que la simple gestion, d'où le terme retenu d'approche. La spécification des différents principes de cette approche s'est principalement faite lors d'une consultation d'experts à Reykjavik en 2002, reconnaissant que :

« The purpose of an ecosystem approach to fisheries is to plan, develop and manage fisheries in a manner that addresses the multiplicity of societal needs and desires, without jeopardizing the options for future generations to benefit from a full range of goods and services provided by marine ecosystems. »

On retrouve les notions essentielles de reconnaissance des biens et des services fournis par les systèmes naturels et de durabilité mentionnées auparavant comme caractéristiques fondamentales de la gestion écosystémique. L'émergence de l'AEP est à replacer dans le contexte actuel de crise du secteur des pêches (Section 1.2.3) mais s'appuie sur un certain nombre d'instruments internationaux adoptés au cours des 30 dernières années, principalement sous la forme de conventions internationales (p. ex. Convention de 1973 sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction) et de conférences (p. ex. Conférence des Nations Unies de 1992 sur le développement et l'environnement) formant les bases du développement durable (Garcia et Cochrane, 2005). Le code de conduite pour une pêche responsable (FAO, 1995) vise à intégrer les différents objectifs conceptuels et principes fondateurs définis par ces instruments internationaux afin de fournir un cadre de référence pour une exploitation durable des ressources bio-aquatiques dans le respect de l'environnement. Il se compose de 12 articles qui traitent globalement de la majorité des aspects de l'AEP : respect de l'écosystème, prise en compte de l'environnement, maintien de la biodiversité, considération des relations interspécifiques, évaluation des effets de la pêche, reconnaissance de l'impact

d'autres activités anthropiques, minimisation des rejets et du gaspillage, amélioration de la gouvernance, application de l'approche de précaution et mise en place d'une approche intégrée dans la gestion de la zone côtière (Garcia et al., 2003). L'AEP constitue une étape supplémentaire dans cette modification de l'aménagement des pêcheries puisqu'elle aborde de manière plus complète la mise en œuvre des principes édictés par le code de conduite. Les concepts liés à l'AEP sont résumés en 17 principes par Garcia et al. (2003) : 1) reconnaître l'interdépendance existant entre le bien-être de l'Homme et de l'écosystème 2) reconnaître le caractère épuisable des ressources 3) contrôler l'activité de pêche en termes de capacité, d'engins et de pratiques 4) établir le MSY comme une limite à éviter et non comme une cible à atteindre 5) ne pas surexploiter de manière irréversible les ressources 6) minimiser les impacts sur les espèces capturées accessoirement et les espèces protégées ou en voie d'extinction 7) rétablir les stocks surexploités 8) maintenir la biodiversité et les processus écologiques qui permettent cette biodiversité et la productivité des ressources 9) prendre en compte les relations interspécifiques 10) assurer un cadre politique, légal et institutionnel pour permettre une utilisation durable et intégrée des ressources 11) reconnaître et prendre en considération l'incertitude et les risques liés au caractère complexe et difficilement prévisible des écosystèmes marins 12) assurer une cohérence des mesures de gestion entre zones juridiques distinctes 13) appliquer le principe du pollueur-payeur 14) appliquer le principe de l'utilisateur-payeur 15) appliquer le principe et l'approche de précaution 16) augmenter la participation directe des acteurs à la prise de décision 17) assurer et préserver l'équité dans toutes ses formes.

1.2.5.3 Un projet ambitieux

Au travers de ces différents principes inter reliés et des multiples objectifs sous-jacents, l'AEP apparaît ainsi comme un ambitieux projet qui aborde un grand nombre de thématiques dans les domaines scientifiques, économiques, politiques, juridiques et sociaux. Cette vision holistique des problématiques liées à la pêche constitue le cœur de l'AEP et apparaît logique et souhaitable compte tenu des différents rôles que peuvent jouer les activités de pêche au niveau mondial (Section 1.2.1). Le caractère protéiforme de l'AEP appelle explicitement à la nécessité de changer les échelles de perception actuelles de la gestion. Ce passage du stock à l'écosystème, du court terme au long-terme, des acteurs de la pêche à la société entière, pose un ensemble de questions et de problématiques scientifiques qui vont certainement nécessiter du temps et des moyens avant de parvenir à atteindre les multiples objectifs définis par l'AEP.

Une des difficultés majeures réside ainsi dans la transposition des instructions et propositions politiquement et éthiquement correctes de l'AEP en termes opérationnels (Garcia et Cochrane, 2005). Ceci nécessite du point de vue scientifique de définir les objectifs

à long-terme, de déterminer les indicateurs pertinents et les valeurs de référence qui sont associées aux états désirés et non désirés de l'écosystème et de mettre en place des procédures de collecte des données et de développement d'outils d'analyse et de modèles adaptés (Cury et al., 2005a). La vision à long-terme de cette approche peut sembler difficile compte tenu de l'aspect complexe et imprévisible des écosystèmes qui limite le caractère prédictif des modèles (Mace, 2001). Afin de tenir compte du manque de compréhension des dynamiques des systèmes naturels, des approches scientifiques innovantes telles que l'application de la théorie de la viabilité au domaine des pêches semblent prometteuses malgré certaines difficultés techniques pouvant exister (Mullon et al., 2004 ; Cury et al., 2005a).

De par sa dimension holistique, l'AEP appelle également à une augmentation importante des échanges scientifiques entre les différents domaines concernés. La nécessité d'interdisciplinarité se traduit ainsi par le développement récent d'approches de couplage entre modèles physiques et biologiques pour mieux comprendre les facteurs responsables de la variabilité des ressources marines (p. ex. Allain et al., 2001). De même, considérer les effets économiques et sociaux au sein d'une région suivant la mise en place de différentes options d'aménagement possibles, en promouvant des travaux communs entre biologistes, écologues et économistes, apparaît comme une approche pertinente dans le contexte global de l'AEP (cf. chapitre 5).

1.2.6 Conclusion

L'AEP constitue une étape importante dans l'évolution de la gestion des pêches en s'appuyant sur un certain nombre de principes de la gestion écosystémique et en tentant de leur attribuer une dimension opérationnelle (Garcia et al., 2003). Elle s'inscrit dans une démarche adaptative pour pouvoir ajuster les objectifs de gestion à l'évolution de l'état des écosystèmes. Cependant, cette approche en est aux tout premiers stades de sa mise en œuvre et un long travail de la part de tous les acteurs reste à entreprendre pour progressivement changer de paradigme de gestion (Garcia et Cochrane, 2005). Cette transition devrait engendrer des coûts importants liés à la nécessité d'accroître les connaissances scientifiques sur les écosystèmes et au transfert de système de gouvernance (Cury et al., 2005a). La mise en place de cette approche dépendra notamment de la capacité de ses défenseurs à mobiliser l'ensemble des scientifiques, pêcheurs et décideurs vis-à-vis de la nécessité de ce changement, mais surtout à convaincre de son efficacité par rapport aux pratiques actuelles en gestion des pêches. L'AEP ne constitue pas une révolution en soi mais une évolution puisqu'elle reconnaît tout comme l'approche conventionnelle des pêches que l'échec actuel de la gestion est principalement lié à des taux de mortalité par pêche excessifs, une surcapacité des flottilles, un manque de connaissance sur les

écosystèmes et une inefficacité des systèmes de gouvernance (Mace, 2004). Elle devra ainsi s'appuyer en partie sur l'héritage important et disponible de l'évaluation des stocks pour passer d'une phase de réflexion et de grands principes à une phase opérationnelle et adaptative.

1.3 De la population à l'écosystème, modèles usuels en halieutique

Afin de développer, planifier et gérer les pêcheries, pour reprendre les termes de l'AEP, il est au préalable nécessaire de comprendre, au moins partiellement, les dynamiques des ressources marines et d'évaluer leur état pour pouvoir adapter l'effort de pêche et mettre en place les mesures permettant de répondre au mieux aux objectifs de gestion. Pour ce faire, les sciences halieutiques ont fait très tôt appel à des approches de modélisation dans le but de générer et tester des hypothèses sur des phénomènes observés et mesurés au sein des écosystèmes marins. Selon Hollowed et al. (2000), l'objectif final de tous les modèles développés en halieutique est de comprendre et d'informer les gestionnaires des conséquences possibles des activités de pêche. Un modèle est une abstraction qui simplifie le système réel étudié en ignorant une partie de ses caractéristiques pour s'intéresser uniquement aux aspects qui définissent la problématique du modèle et qui intéressent le modélisateur (Coquillard et Hill, 1997). Il existe ainsi un parallèle évident entre l'évolution de l'aménagement des pêcheries d'un cadre monospécifique à une vision holistique, et le caractère toujours plus global des modèles utilisés en halieutique pour évaluer l'état des ressources et comprendre les effets de la pêche et de l'environnement sur les écosystèmes.

Les modèles ont évolué et se sont diversifiés depuis plus d'un siècle, notamment du fait de l'émergence de calculateurs toujours plus puissants devenus disponibles via l'essor de la micro-informatique. Il en existe une large gamme dont la classification peut se faire par dichotomies successives entre déterministes/stochastiques, fonctionnels/statistiques, statiques/dynamiques, analytiques/de simulation et quantitatifs/qualitatifs (Millischer, 2000). Nous présenterons dans cette section les modèles les plus courants en halieutique en insistant tout particulièrement sur le continuum entre les approches monospécifiques, centrées sur la population exploitée comme objet d'étude, et la modélisation de l'écosystème entier, qui ne va pas sans poser de nombreuses difficultés sur les plans théoriques et techniques. Les modèles globaux et analytiques forment en particulier le corpus théorique à partir duquel sera développée une méthodologie d'estimation des fonctions de production des stocks d'intérêt majeur pour le département du Finistère (cf. Chapitre 2). La revue des modèles multispécifiques et de réseau trophique vise à intro-

duire les concepts écologiques sous-jacents au simulateur multispécifique du Chapitre 4. Nous n'aborderons pas en revanche les approches établissant le lien entre dynamiques des ressources et des flottilles (p. ex. Mahévas et Pelletier, 2004). Certains de ces modèles seront cependant discutés dans le cinquième chapitre de cette thèse présentant le couplage entre biologie et économie dans un modèle d'équilibre général calculable (MEGC) appliqué au secteur des pêches.

1.3.1 L'évaluation de stock au cœur de la gestion monospécifique

Les modèles classiques de dynamique des populations exploitées se distinguent en deux grandes catégories : les modèles globaux (ou modèles de production) qui considèrent le stock comme une boîte noire et en décrivent les entrées et les sorties, et les modèles analytiques qui s'intéressent aux processus affectant le stock (Laurec et Le Guen, 1981). À ces deux types d'approches s'ajoutent les modèles reliant le succès du recrutement à la taille du stock parental. Ces grands types d'approches monospécifiques ont évolué progressivement et plus ou moins en parallèle au cours du siècle pour conduire de nos jours à des méthodes performantes et statistiquement robustes appliquées en routine pour l'évaluation de stock (Fig. 1.8 ; Caddy, 1999).

1.3.1.1 Une unique variable d'intérêt, la biomasse exploitée

Les modèles globaux sont les modèles les plus simples utilisés en halieutique et ont constitué pendant une longue période les outils majeurs d'évaluation pour de nombreuses pêcheries. Par rapport à la typologie précédente, Hilborn et Walters (1992) considèrent qu'ils forment le noyau central des modèles utilisés en halieutique à partir duquel peuvent être envisagées des extensions dans quatre directions : 1) structure en âge 2) relations multispécifiques et environnementales 3) dimension spatiale 4) dynamiques des flottilles. Ces modèles ne prennent en compte qu'une seule variable explicative, l'effort de pêche exercé sur le stock et décrivent la population totale par une unique variable d'état, la biomasse exploitée. Ils se sont développés à partir du modèle de base linéaire de Graham-Schaefer (Graham, 1935 ; Schaefer, 1954) d'où sont dérivés le modèle exponentiel (Garrod, 1969 ; Fox, 1970) et le modèle généralisé de Pella et Tomlinson (1969). Les modèles globaux sont généralement critiqués du fait de leur simplicité et des résultats absurdes auxquels leur utilisation a parfois conduit, les modèles structurés en âge leur étant généralement préférés (Hilborn et Walters, 1992). Cependant, des études comparatives entre les deux types d'approches ont permis de réhabiliter les modèles globaux en montrant leur intérêt et leur cohérence en terme d'évaluation de stock par rapport

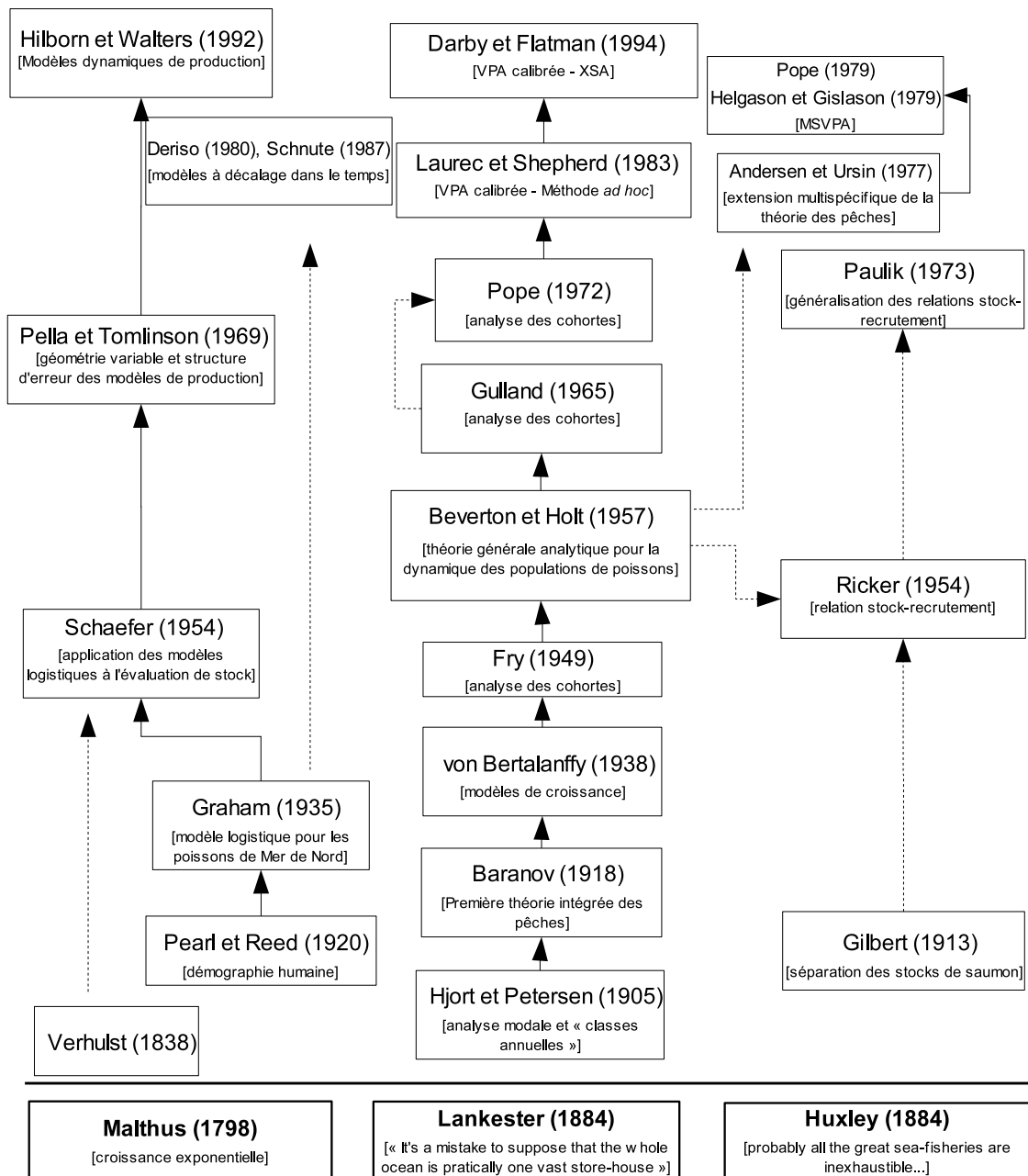


Fig. 1.8 – Origine des trois écoles de pensée en évaluation des stocks. À gauche, modèles globaux des populations soumises à une pression de pêche. Au milieu : modèles d'analyses de cohortes établis à partir de données aux tailles et aux âges. À droite : modèles exprimant la relation entre le succès du recrutement et la taille du stock reproducteur (adapté de Caddy, 1999).

aux approches analytiques (Ludwig et Walters, 1985). De plus, ces modèles sont toujours utilisés, notamment au sein de la majorité des commissions thonières, du fait des difficultés inhérentes à l'âgeage et à la collecte des données dans de nombreuses pêcheries tropicales (Hilborn et Walters, 1992).

L'approche globale correspond à une vision très simplifiée des dynamiques des populations exploitées. L'hypothèse principale est que le stock à l'état vierge tend vers une situation d'équilibre. Ceci suppose l'existence de mécanismes de régulation et de compensation internes au stock impliquant que toute diminution d'abondance, notamment celles induites par la pêche, conduise à une augmentation de la productivité du stock. Les mécanismes permettant ces réactions ne sont pas modélisés de manière explicite mais suggèrent des phénomènes de densité-dépendance qui impliquent que la croissance de la population n'est pas simplement liée à la biomasse (cas d'une croissance exponentielle de type Malthusien), mais qu'elle dépend également de la capacité biotique, représentant la taille de la niche écologique au sein de laquelle vit la population. La densité-dépendance suggère une augmentation de la compétition intraspécifique pour la nourriture ou l'habitat lorsque la biomasse augmente, générant une diminution de productivité sous la forme d'une « fonction de freinage ». La forme de cette fonction dépend de la capacité biotique mais également du modèle global retenu. Les modèles globaux supposent également que le stock est un système fermé et qu'aucun processus d'immigration et d'émigration ne se produit au cours du temps. Seules la production biologique, permettant une augmentation de biomasse, et la mortalité par pêche, entraînant une diminution de biomasse, sont modélisées. Le terme de production biologique inclut implicitement à la fois les processus de croissance individuelle, de recrutement liés à la reproduction et de mortalité naturelle (correspondant à une production négative). Cette mortalité naturelle inclut tous les processus « naturels » pouvant être responsables d'une diminution de biomasse (prédation, maladies, manque de nourriture...).

Les trois modèles globaux (respectivement Schaefer (1954), Fox (1970) et Pella et Tomlinson (1969)) peuvent être décrits par l'évolution du taux d'accroissement relatif instantané de la biomasse exploitée :

$$\frac{1}{B} \frac{dB}{dt} = r \left(1 - \left(\frac{B}{K} \right) \right) - F \quad (1.1)$$

$$\frac{1}{B} \frac{dB}{dt} = r \left(1 - \left(\frac{\ln B}{\ln K} \right) \right) - F \quad (1.2)$$

$$\frac{1}{B} \frac{dB}{dt} = r \left(1 - \left(\frac{B}{K} \right)^{(m-1)} \right) - F \quad (1.3)$$

où B est la biomasse du stock à un instant donné, r le taux intrinsèque d'accroissement de la biomasse, K la capacité biotique, m le paramètre de forme et F le coefficient instantané de mortalité par pêche.

Le modèle généralisé a été développé comme extension du modèle de Schaefer (1954) afin d'éviter notamment le caractère symétrique de la fonction de production, rarement

observé dans des pêcheries réelles (Hilborn et Walters, 1992). Le paramètre de forme (m) donne une grande flexibilité à ce modèle qui fonctionne comme un « pool possible de courbes de production », le modèle correspondant à la courbe de production de Schaefer (1954) lorsque m prend une valeur de 2 et à un modèle de Fox (1970) lorsque m tend vers 1 (Fig. 1.9). En considérant que le taux d'accroissement relatif instantané de la biomasse est nul à l'équilibre, c'est à dire que la production biologique est égale aux captures, les courbes de production équilibrée pour les trois modèles globaux cités précédemment s'expriment :

$$Y = F \times K \times \left(1 - \frac{F}{r}\right) \quad (1.4)$$

$$Y = F \times K \times \exp\left(-\frac{\ln K}{r} \times F\right) \quad (1.5)$$

$$Y = F \times K \times \left(1 - \frac{F}{r}\right)^{\frac{1}{m-1}} \quad (1.6)$$

où Y représente les captures, F le coefficient instantané de mortalité par pêche, r le taux intrinsèque d'accroissement de la biomasse, K la capacité biotique et m le paramètre de forme.

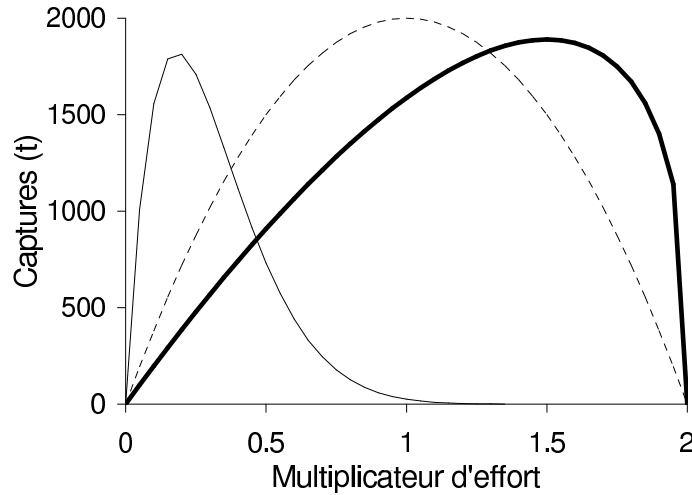


Fig. 1.9 – Exemples de formes de courbes de production à l'équilibre suivant le modèle généralisé de Pella et Tomlinson (1969) pour trois valeurs du paramètre de forme (m). $m = 1,1$: proche du modèle exponentiel de Fox (trait fin continu); $m = 2$: modèle de Schaefer (trait pointillé); $m = 4$ (trait gras continu).

Les modèles globaux sont relativement simples à appréhender, en revanche, l'estimation de leurs paramètres peut poser certaines difficultés par manque d'information dans les données, principalement dans le cas des approches dynamiques. Selon la nature des

données disponibles, plusieurs méthodes d'estimation existent. Dans les cas extrêmes d'absence de données d'efforts et d'indices d'abondance, des méthodes empiriques reposant sur l'avis d'experts ayant une bonne connaissance des pêcheries peuvent permettre d'avoir une idée générale sur l'état du stock. À partir de ces expertises scientifiques et de relations empiriques, il est alors possible de spécifier des modèles globaux relativement approximatifs pour les populations d'intérêt (cf. Chapitre 2). Plus généralement, il existe trois méthodes d'estimation des paramètres des modèles globaux lorsque l'on dispose d'indices d'abondance : 1) hypothèse de conditions d'équilibre 2) linéarisation des équations 3) ajustement à des séries chronologiques. Hilborn et Walters (1992) réproouvent la première méthode du fait de la quasi-impossibilité d'observer des situations d'équilibre dans des pêcheries dans lesquelles l'effort de pêche évolue au cours du temps. La critique de ces auteurs est en réalité infondée car elle ignore la méthode d'estimation de Fox (1975), dont l'application est le plus souvent basée sur des méthodes de pseudo-équilibre, c.-à-d. qui ne supposent pas le stock à l'équilibre mais s'appuient sur le calcul d'un effort tenant compte des années antérieures. Ces méthodes opérationnelles sont notamment utilisées en routine dans les commissions thonnières et dans les groupes d'évaluation d'Afrique de l'Ouest (p. ex. Laurans et al., 2003) (Fig. 1.10). De plus, les techniques de pseudo-équilibre sont généralement appliquées comme étape préliminaire aux méthodes dynamiques, les deux approches étant alors complémentaires.

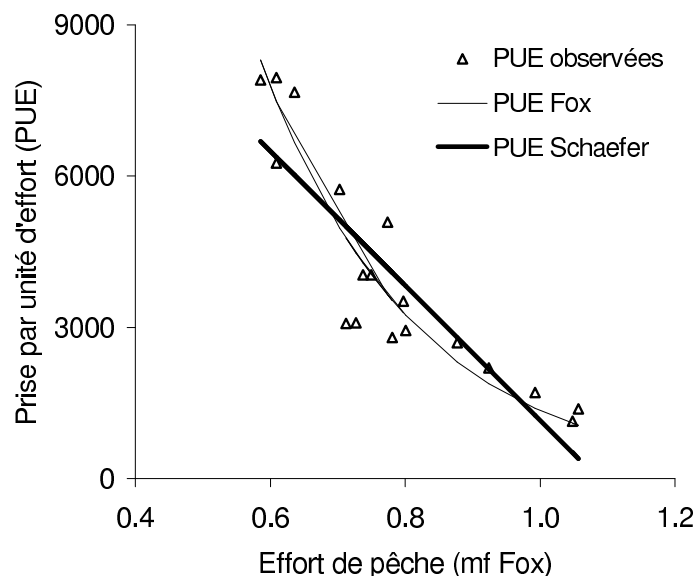


Fig. 1.10 – Exemple d'ajustement des modèles globaux de Schaefer (1954) et Fox (1970) par méthode de pseudo-équilibre à une série d'indices d'abondance de la pêche artisanale Sénégalaise pour le thiof (*Epinephelus aenus*) (d'après Laurans, 2005).

La méthode reposant sur une linéarisation des équations permet de se ramener à un modèle linéaire de régression multiple pour estimer les valeurs des paramètres. Bien que la technique soit conceptuellement élégante, elle nécessite pour permettre l'estimation des paramètres des données très informatives, c.-à-d. qui présentent d'importants

contrastes dans les séries d'efforts et de captures (Ludwig et Walters, 1985). Or, ces données ne sont généralement pas disponibles. Les mêmes difficultés apparaissent pour les méthodes d'ajustements à des séries temporelles. Le modèle connu sous l'appellation de « modèle dynamique de production » est alors exprimé sous une forme discrète, de la manière suivante :

$$\begin{cases} B(t+1) = B(t) + r \times B(t) \times \left(1 - \left(\frac{B(t)}{K}\right)^{(m-1)}\right) - Y(t) \\ U(t) = q \times \frac{B(t) + B(t+1)}{2} \end{cases} \quad (1.7)$$

où $B(t)$ est la biomasse au temps t , r est le taux intrinsèque de croissance, Y représente les captures, U est un indice d'abondance et q est la capturabilité.

Bien souvent, des problèmes de surparamétrage empêchent d'estimer avec précision les valeurs des cinq paramètres (biomasse initiale (B_0), coefficient de capturabilité (q), capacité biotique (K), taux intrinsèque de croissance (r) et paramètre de forme (m)). Ceci est notamment attribué à l'existence de minima locaux dans les ensembles multi-dimensionnels de solutions possibles, et ce malgré l'avènement de solveurs non-linéaires très puissants reposant, par exemple, sur les techniques de Monte Carlo par chaînes de Markov (MCMC). Les corrélations entre les paramètres peuvent également conduire au calcul de solutions « statistiquement optimales mais biologiquement absurdes ». Le développement de ce type de modèle dans un contexte de statistiques Bayésiennes pourrait permettre d'apporter de l'information non contenue dans les données via les distributions *a priori* sur les paramètres (Maury, 2000). La spécification de ces distributions reste cependant la difficulté majeure des approches Bayésiennes (Punt et Hilborn, 1997 ; McAllister et Kirkwood, 1998).

Les modèles globaux ont constitué et constituent toujours l'un des outils majeurs accessibles aux scientifiques pour l'évaluation de stocks. Leur simplicité et leur utilisation depuis des décennies en font des méthodes efficaces, robustes, dont les avantages et inconvénients sont bien connus. Du point de vue pédagogique et didactique, ils permettent de décrire et comprendre l'évolution d'une pêcherie au cours du temps, de l'état vierge à la surexploitation, et offrent également un intérêt particulier dans la communication avec les gestionnaires et les professionnels, car les indicateurs d'exploitation auxquels ils font référence (MSY, mortalité par pêche au MSY) sont relativement aisés à comprendre. Ainsi, et bien qu'ils ne considèrent pas explicitement les processus biologiques et écologiques sous-jacents et qu'il est dangereux d'attribuer une valeur biologique aux paramètres qui les décrivent, ces modèles globaux s'avèrent utiles pour extraire de l'information de jeux de données décrivant l'évolution de pêcheries (Laloë, 1995). Selon Laurec

et Le Guen (1981), la limite principale des modèles globaux réside dans leur incapacité à prendre en compte une variation du diagramme d'exploitation. Ces modèles, tout comme les modèles analytiques usuels, omettent également de considérer la structure spatiale des stocks, les échanges avec l'extérieur, les relations avec leur environnement biotique et abiotique. Pour faire face à ces limites potentielles et améliorer les ajustements aux données de captures et d'efforts, les modèles globaux ont été modifiés. De nouvelles versions de ces modèles tiennent ainsi compte de la surface exploitée (Laloë, 1989 ; Die et Fox, 1990 ; Maury, 2000), des migrations (Beverton et Holt, 1957) et de certains facteurs climatiques essentiels (Fréon, 1991). En dépit de ces modifications *ad hoc*, les modèles globaux se révèlent le plus souvent inappropriés et inapplicables dans le contexte actuel de pleine exploitation des stocks. En effet, alors que la biomasse et les captures d'un stock dépendant principalement de l'effort de pêche dans une pêcherie en développement, elles deviennent particulièrement sensibles aux variations du recrutement dans les pêcheries fortement exploitées depuis plusieurs décennies.

1.3.1.2 Structurer le stock en âge : les approches analytiques

Parallèlement aux approches globales et se basant principalement sur les travaux pionniers de Baranov (1918) et Beverton et Holt (1957), les approches analytiques se sont développées depuis les années 1960 pour devenir les principaux outils utilisés en évaluation des stocks. L'ouvrage de référence de Beverton et Holt (1957) a permis de poser les bases théoriques et de définir la majorité des concepts des sciences halieutiques modernes à partir desquels se sont notamment développées les méthodes d'analyse des cohortes² (ou analyse séquentielle) et les techniques d'étalonnage (ou calibration) qui leur sont associées. L'approche structurale peut se décomposer en trois étapes (Gascuel, 1994) (Fig. 1.11) :

- l'estimation des paramètres démographiques du stock et la modélisation du passé par analyse des cohortes,
- le diagnostic du présent et la prévision à long terme par calcul des rendements par recrue,
- la prédiction des captures et effectifs à court terme par simulations.

• L'analyse des cohortes

L'analyse des cohortes (Gulland, 1965) est une méthode d'estimation des taux instantanés de mortalité par pêche (F) ayant affecté le stock au cours du temps et des effectifs (N) passés du stock, à partir de données de captures aux âges (Fig. 1.11 ; Tab. 1.2). Elle

²Les anglophones utilisent l'acronyme de VPA pour « Virtual Population Analysis »

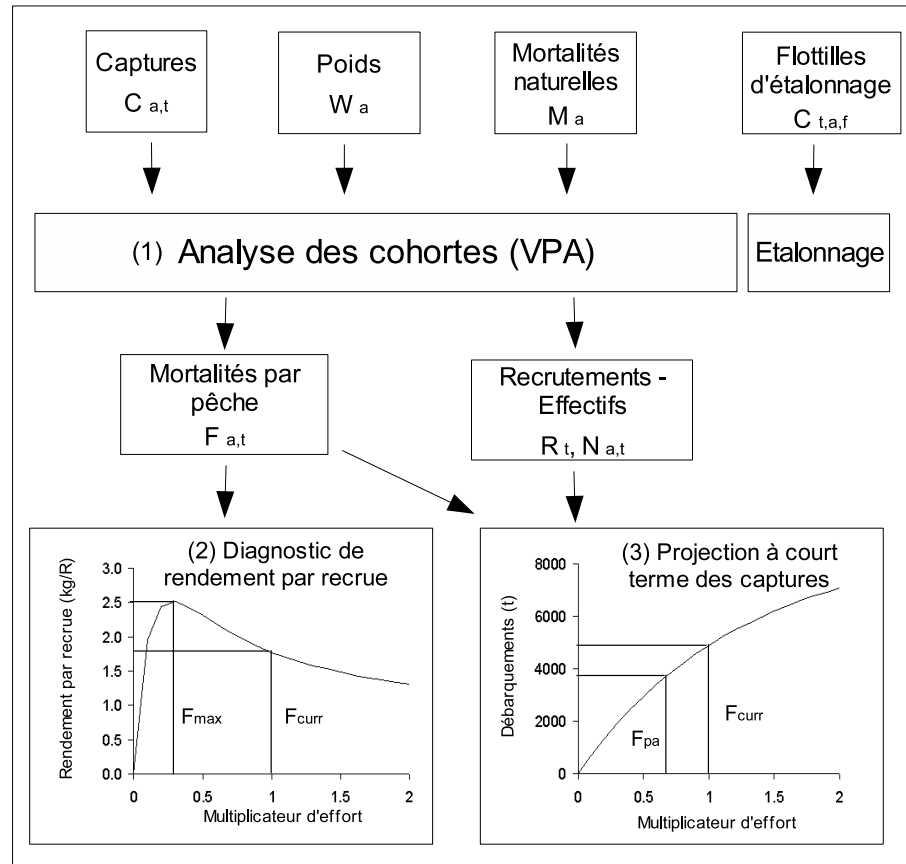


Fig. 1.11 – Schéma conceptuel représentant les trois phases des méthodes analytiques. Les notations sont les mêmes que dans le texte. F_{curr} = Mortalité par pêche actuelle ; F_{max} = Mortalité par pêche maximisant le rendement par recrue ; F_{pa} = Mortalité par pêche suivant l'approche de précaution.

pose comme unique hypothèse que les taux instantanés de mortalité totale (naturelle et par pêche) d'une cohorte donnée peuvent être représentés par une valeur constante au cours d'un intervalle de temps donné (Gascuel, 1994). Le pas de temps le plus souvent utilisé est l'année bien que l'utilisation d'un autre pas de temps et l'identification de plusieurs périodes de reproduction au cours de ce pas de temps modifient peu le formalisme retenu (Laurec, 1993). L'analyse des cohortes se base sur 2 formules essentielles : l'équation de survie (1.8) et l'équation des captures (1.9). Ces équations établissent une relation (1.10) permettant de déduire les effectifs du stock par groupe d'âge (N_a) et les mortalités par pêche (F_a) de la connaissance des captures (C_a) et des mortalités naturelles (M_a). Le système d'équations correspondant présente cependant plus d'inconnues que d'équations. Un paramètre supplémentaire doit être précisé : soit l'effectif au recrutement et on parle alors d'analyse descendante ou de calcul en mode direct, soit la mortalité du groupe d'âge terminal et l'analyse est qualifiée d'ascendante ou de calcul en mode inverse. L'analyse des cohortes est le plus souvent conduite en mode inverse car elle a l'avantage d'intégrer une propriété fondamentale de convergence (Jones (1961) cité

par Mesnil (1980)) : l'erreur relative liée aux procédures d'estimation d'une valeur de F terminale (choix arbitraire ou calibration sur des données externes) tend à s'estomper lorsqu'on estime les paramètres démographiques (effectif et mortalité) des groupes d'âges les plus jeunes de la population recrutée. Pour les âges les plus élevés, la convergence ne joue guère mais les conséquences de ces incertitudes sont d'autant plus réduites que le stock est intensément exploité, les groupes d'âges les plus âgés ayant alors peu de poids dans les captures (Laurec, 1993).

TAB. 1.2 – Équations, notations, et définitions des variables et paramètres utilisés en analyse des cohortes.

$N_{a+1,t+1} = N_{a,t} \exp(-(F_{a,t} + M_{a,t})) \quad (1.8)$	
$C_{a,t} = N_{a,t} \frac{F_{a,t}}{F_{a,t} + M_{a,t}} [1 - \exp(-(F_{a,t} + M_{a,t}))] \quad (1.9)$	
$N_{a+1,t+1} = C_{a,t} \frac{(F_{a,t} + M_{a,t}) \exp(-(F_{a,t} + M_{a,t}))}{F_{a,t} (1 - \exp(-(F_{a,t} + M_{a,t})))} \quad (1.10)$	
Notations	Définition
N	Effectif de poissons
a	Âge
t	Temps
F	Taux de mortalité par pêche
M	Taux de mortalité naturelle
C	Captures

Pour les années récentes, l'initialisation des calculs (par un F terminal dit de « dernière année ») pose un problème particulier, notamment en terme de convergence puisque les cohortes ne sont que partiellement exploitées. Ce problème est d'autant plus important que ces cohortes vont constituer la majorité des captures des années à venir ; il soulève donc des difficultés pour effectuer des projections fiables pour la gestion. Le recours aux techniques d'étalonnage est alors nécessaire afin d'estimer le vecteur des mortalités par pêche de la dernière année. Ces méthodes visent principalement à réduire les problèmes de surparamétrage et intégrer de l'information supplémentaire via des séries d'indices d'abondance, issues de campagnes scientifiques ou de flottilles commerciales. Elles se répartissent entre les « méthodes *ad hoc* » et les méthodes intégrées (Laurec, 1993). Les « méthodes *ad hoc* » (p. ex. Laurec et Shepherd, 1983) ont pour objectif d'estimer les mortalités par pêche « les plus cohérentes possibles » avec l'information supplémentaire apportée par les flottilles. Elles reposent sur un ensemble de techniques et de choix empiriques souvent cautionnés par la pratique mais insatisfaisants du point de vue statistique

(Laurec, 1993 ; Cotter et al., 2004). De plus, ces approches considèrent comme exacts les indices d'abondance de l'année finale et ne tiennent pas compte de toute l'information apportée par les flottilles d'étalonnage (Darby et Flatman, 1994 ; Shepherd, 1999). Les méthodes statistiques intégrées (Gavaris (1988) cité par Shepherd (1999)) répondent en revanche à ces difficultés et se basent sur des critères d'adéquation à maximiser pour l'estimation des paramètres. Leur formalisme statistique requiert cependant des hypothèses généralement contraignantes et des calculs lourds limitant leur utilisation (Laurec, 1993 ; Shepherd, 1999). Entre ces deux types d'approches, la méthode semi-intégrée XSA pour « Extended Survivor Analysis » (Darby et Flatman, 1994 ; Shepherd, 1999) est devenue de nos jours la méthode la plus répandue au sein des groupes d'évaluation du CIEM et repose sur des techniques de maximum de vraisemblance. Par rapport à la méthode de Laurec et Shepherd (1983), XSA peut fournir des erreurs standards sur les mortalités par pêche de la dernière année et utiliser toute l'information disponible apportée par les flottilles d'étalonnage. Elle permet également de modéliser des relations plus compliquées de type non-linéaire entre captures par unité d'effort (CPUE) et abondance pour les groupes d'âge les plus jeunes (Darby et Flatman, 1994). XSA apparaît ainsi comme un bon compromis pour pallier aux principaux défauts des « méthodes *ad hoc* » tout en conservant un formalisme statistique simple et raisonnable (Shepherd, 1999).

- Diagnostic et prévisions

Une fois les paramètres démographiques estimés par analyse des cohortes, un diagnostic de rendement par recrue peut être établi (Fig. 1.11). Même si le recrutement d'une population est très difficile, voire impossible à prévoir (p. ex. Cushing, 1982), on s'intéresse ainsi à la façon dont on peut utiliser au mieux le recrutement disponible, quel qu'il soit. Le concept de rendement par recrue correspond donc à la capture moyenne que permettra une recrue (Laurec et Le Guen, 1981). Ce calcul ne pose aucune difficulté méthodologique et ne requiert aucune hypothèse supplémentaire, notamment en terme d'équilibre, par rapport à l'analyse séquentielle (Gascuel, 1994). Il permet d'établir un diagnostic de la situation actuelle afin de savoir si le régime d'exploitation en place permet de tirer le meilleur parti de chaque poisson entrant dans la pêcherie. Ce diagnostic peut être complété par des prévisions à long terme en termes de production totale en considérant un recrutement moyen, généralement la moyenne géométrique des recrutements des années précédentes. Cette prévision basée sur un recrutement constant est cependant périlleuse, en particulier dans le cas de ressources instables.

Afin d'appréhender quelle sera la production à court terme et les effectifs correspondants, des simulations peuvent être conduites (Fig. 1.11). Ces techniques consistent également à recourir à l'équation de survie (1.8) pour calculer les vecteurs des captures et effectifs, pour une année donnée, connaissant les effectifs de l'année précédente et les mortalités naturelle et par pêche de l'année simulée (Gascuel, 1994). Elles supposent que le dia-

gramme d'exploitation évolue peu entre les années de référence et simulées et que l'on dispose d'une estimation du recrutement conduisant aux classes d'âge exploitées dans les simulations. Ces estimations constituent une des difficultés des projections à court terme et recourent à l'utilisation d'indices de recrutement lorsqu'ils sont disponibles (campagnes scientifiques) ou à des procédures statistiques relativement empiriques notamment basées sur l'utilisation d'un simple recrutement moyen. Le recours à des techniques plus complexes comme le bootstrap dans les recrutements passés est généralement employé par les groupes de travail. Les simulations à court terme permettent notamment d'estimer les captures sous l'hypothèse de *statu quo* et pour différents multiplicateurs du vecteur de mortalité par pêche. Elles sont à la base de l'estimation des taux autorisés de captures (TAC) qui représentent souvent un des résultats principaux des évaluations de stocks en termes de recommandations pour les gestionnaires.

- Limites de l'approche analytique

Par rapport aux approches globales, les modèles analytiques décrivent de manière beaucoup plus précise les relations entre les caractéristiques du stock (structure démographique, abondance,...) et les caractéristiques de son exploitation (diagramme d'exploitation, mortalités par pêche,...). En particulier, l'analyse des cohortes est une méthode statistiquement robuste, de définition analytique simple et dont les hypothèses sont peu restrictives (Mesnil, 1980). Sa propriété de convergence permet d'estimer de manière fiable les paramètres démographiques du passé, permettant d'analyser l'histoire du stock et de son exploitation (Gascuel, 1994). Largement appliquées depuis plus d'une vingtaine d'années au sein des groupes d'évaluation, ces approches présentent pourtant un certain nombre de limites détaillées dans une synthèse récente de Cotter et al. (2004). La majorité des difficultés réside dans l'estimation des variables d'entrée, c.-à-d. la matrice des données de débarquements et captures aux âges généralement affectée par les difficultés de collecte statistique et les comportements de fraude (Larkin, 1996), les rejets difficiles à quantifier et variables dans le temps et l'espace (p. ex. Borges et al., 2004), les coefficients de mortalité naturelle également supposés constants bien que dépendants des populations de prédateurs (p. ex. Gislason et Helgason, 1985) et les séries d'indices d'abondance biaisées par des dérives des puissances de pêche (p. ex. Marchal et al., 2002). À ces problèmes de qualité des données disponibles s'ajoutent des limites relatives au caractère parfois empirique et opaque des techniques de calibration qui reposent en partie sur l'expertise scientifique. Ceci tend à rendre les évaluations difficiles à reproduire et critiquables du point de vue des professionnels, encourageant progressivement la demande d'évaluation et de contre-expertise des comptes rendus des groupes de travail.

Le développement de modèles statistiques permettant d'intégrer de manière explicite les erreurs de processus et d'observation en faisant appel aux filtres de Kalman et aux approches Bayésiennes est une approche alternative de modélisation des dynamiques

des stocks exploités (p. ex. Rivot, 2003). Ces méthodes plus élaborées nécessitent cependant de faire des hypothèses fortes sur les mortalités naturelles, matrices de covariance et distributions des erreurs qui peuvent avoir des effets importants sur les sorties des modèles (Cotter et al., 2004). La complexification des modèles afin de diminuer les biais des évaluations constitue un challenge essentiel dans le futur mais nécessite en parallèle d'améliorer la qualité des données d'entrée des modèles qui demeure un des problèmes majeurs en halieutique (Mesnil, 2003). Bien que considérés comme « explicatifs » car ils permettent d'estimer les évolutions passées des stocks et de faire le distinguo entre mortalité par pêche et naturelle, les modèles usuels d'évaluation sont des modèles statistiques déterministes reposant exclusivement sur la relation poissons-pêcheurs. Ils occultent l'environnement biotique et abiotique dans lequel évoluent les individus. Modéliser ces environnements pour revenir aux processus biologiques et écologiques sous-jacents apparaît ainsi nécessaire pour mieux comprendre les facteurs contrôlant la dynamique des populations.

1.3.2 Modèles multispécifiques et prédation : retour aux processus

La majorité des modèles d'évaluation structurés en âge ou en taille supposent une valeur constante de mortalité naturelle dans le temps à partir de la phase recrutée. Ces modèles monospécifiques ne considèrent pas les relations inter et intraspécifiques de prédation et de compétition qui constituent cependant des processus majeurs au sein des écosystèmes marins (p. ex. Polis et Winemiller, 1996). Considérer une mortalité naturelle constante peut avoir des conséquences en gestion des pêches en générant de l'incertitude et des biais dans les évaluations monospécifiques et en négligeant l'impact d'autres populations sur la productivité des stocks (p. ex. May et al., 1979 ; Daan, 1987 ; Kerr et Ryder, 1989). L'importance de ces relations en halieutique a été reconnue dès les années 1960 (Larkin, 1963) et a généré rapidement des travaux portant sur la modélisation de ces processus (Lett et Kohler, 1976 ; Andersen et Ursin, 1977). Par la suite, les approches se sont diversifiées pour englober une large gamme de modèles allant des modèles dynamiques multispécifiques (p. ex. May et al., 1979) s'appuyant sur les travaux pionniers de Lotka (1924) et Volterra (1926), aux couplages de modèles monospécifiques (p. ex. Ströbele et Wacker, 1991) et au recours à des modèles individus-centrés (p. ex. Shin et Cury, 2001). Une synthèse des approches multispécifiques en halieutique est disponible dans Shin (2000).

1.3.2.1 Hypothèses et principes de la MSVPA

Dans cette section, nous nous intéressons à l'analyse multispécifique des cohortes (« MultiSpecies Virtual Population Analysis » ; MSVPA) proposée initialement et en parallèle par Pope (1979) et Helgason et Gislason (1979) (Fig. 1.12). Une synthèse de la MSVPA étant disponible (Magnusson, 1995), on se limitera ici à la présentation des principaux fondements, avantages et limites du modèle. Ceci nous permet de présenter certains des concepts écologiques qui constituent les fondements du modèle de simulation développé dans le quatrième chapitre du manuscrit. La MSVPA est un modèle dynamique quantitatif permettant d'explicitier les processus de prédation entre plusieurs populations modélisées. Elle combine à la fois les bases théoriques d'interactions multispécifiques définies par Andersen et Ursin (1977) et la méthodologie d'analyse des cohortes présentée au paragraphe précédent (Section 1.3.1). L'approche peut ainsi se résumer essentiellement à une série d'analyses de cohortes monospécifiques reliées entre elles par un modèle de nutrition, permettant de calculer les taux de mortalité naturelle (Garrison et Link, 2003).

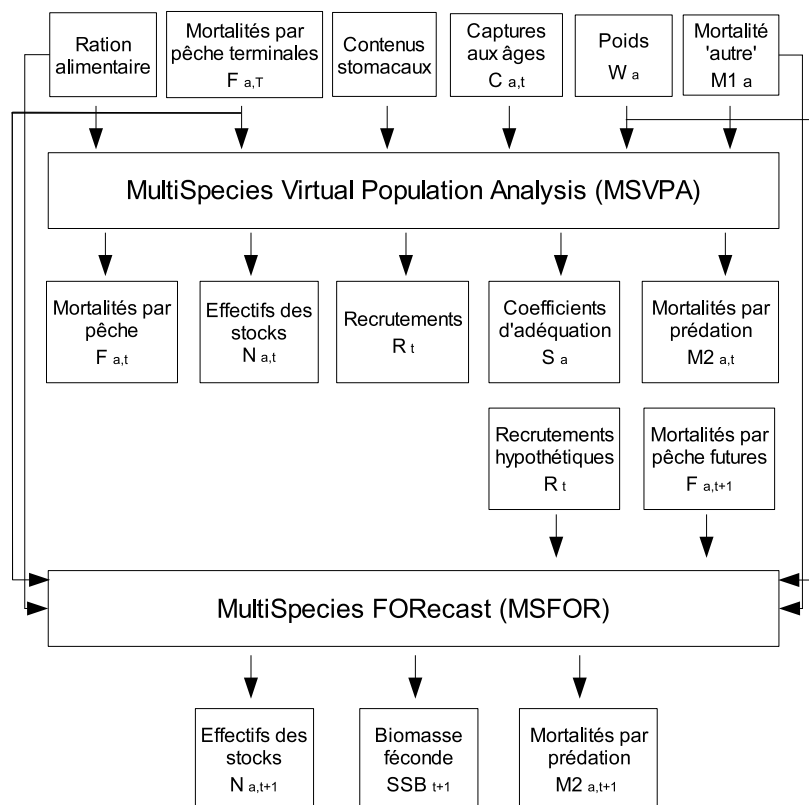


Fig. 1.12 – Entrées et sorties de la MSVPA et de la MSFOR. Les notations sont les mêmes que dans les équations (d'après Jurado-Molina et Livingston, 2002).

La MSVPA repose sur les équations de survie (Éq. 1.8) et de capture (Éq. 1.9) présentées auparavant mais décompose la mortalité naturelle totale à chaque âge de l'espèce entre

une mortalité par prédation et les autres sources de mortalité (Éq. 1.11). Les taux de mortalité par prédation sont calculés suivant un modèle de nutrition développé à partir des travaux d'Andersen et Ursin (1977), définissant les relations proies-prédateurs au sein du système étudié, c.-à-d. permettant de répondre à la fameuse question « qui mange qui ? ». Ce modèle fait notamment le lien entre la quantité totale de nourriture du système et la proportion disponible pour chaque prédateur, à partir de coefficients d'adéquation entre proies et prédateurs (Éq. 1.12). Ces coefficients intègrent une grande variété de facteurs tels que les préférences, la vulnérabilité des proies, le recouvrement géographique et vertical. Ils reflètent ainsi à la fois ce que le prédateur préfère manger et ce qu'il peut manger. Ces coefficients sont supposés constants, c.-à-d. ils ne dépendent pas de la biomasse des proies ni d'autres variables. En plus des proies appartenant aux populations modélisées de manière explicite par les analyses monospécifiques, un groupe « autre » représentant une biomasse externe de nourriture est pris en compte dans le modèle (Éq. 1.12). Le modèle de nutrition suppose par ailleurs que le taux de consommation par gramme de prédateur est constant dans le temps et indépendant de l'abondance des proies. Il néglige ainsi les effets de disponibilité en nourriture sur les taux de digestion ou les effets de température sur le métabolisme des prédateurs (Garrison et Link, 2003).

Selon Garrison et Link (2003), une source majeure d'incertitude de la MSVPA provient des indices de sélectivité considérés constants et indépendants des abondances de proies, pour lesquels peu de données sont généralement disponibles, et dont le choix demeure le plus souvent arbitraire. De l'information supplémentaire à partir de données de contenus stomacaux peut cependant être intégrée dans le modèle afin d'estimer les coefficients d'adéquation en faisant l'hypothèse que la fraction de proie observée dans les estomacs est égale à la fraction de biomasse disponible de proie sur la biomasse totale disponible pour le prédateur (Magnusson, 1995). La résolution numérique de la MSVPA requiert alors trois boucles itératives imbriquées les unes dans les autres : 1) calculer les coefficients d'adéquation 2) à l'intérieur de chaque boucle de cette itération, itérer pour calculer les M2 3) à l'intérieur de chaque boucle de l'itération en 2, itérer pour calculer les effectifs et mortalités par pêche. Bien que le modèle soit surparamétré et qu'aucune démonstration rigoureuse n'ait permis de démontrer l'existence d'une solution unique, les différentes applications et simulations faites par les groupes de travail du CIEM n'ont jamais soulevé de difficultés à ce propos (Magnusson, 1995).

1.3.2.2 Apports et limites des modèles multispécifiques

Le développement de la MSVPA et ses applications à différents écosystèmes marins ont permis de mettre en évidence l'importance de la prédation et de sa variabilité tempo-

TAB. 1.3 – Équations, notations et définitions des variables et paramètres utilisés pour la MSVPA.

$Z_{ia} = F_{ia} + M1_{ia} + M2_{ia} \quad (1.11)$	
$SB^{ia} = \sum_x S_x^{ia} B_x + \sum_j \sum_b S_{jb}^{ia} w_{jb} \bar{N}_{jb} \quad (1.12)$	
$M2_{jb} = \sum_i \sum_a \frac{S_{jb}^{ia} Q_{ia} \bar{N}_{ia}}{SB^{ia}} \quad (1.13)$	
$\bar{N}_{jb} = \frac{\exp(Z_{jb} - 1) N_{jb}(1)}{Z_{jb}} \quad (1.14)$	
$C_{jb} = F_{jb} \bar{N}_{jb} \quad (1.15)$	
Notations	Définition
i, j	Indices du prédateur et de la proie resp.
a, b	Âges du prédateur et de la proie resp.
$M1$	Mortalité autre que la prédation
$M2$	Mortalité par prédation
F	Mortalité par pêche
C	Captures
Z	Mortalité totale
Q	Taux de consommation annuel de nourriture
w	Poids moyen d'un individu
S	Coefficient d'adéquation (compris entre 0 et 1)
SB	Quantité totale de nourriture disponible
$N(1)$	Effectif à la fin de l'année
$\bar{N}$	Effectif moyen de la classe au cours de l'année

relle généralement sous-estimées, particulièrement pour les jeunes classes d'âge (Gislason et Helgason, 1985 ; Livingston et Jurado-Molina, 2000 ; Tsou et Collie, 2001). Ceci a logiquement conduit à des estimations de recrutement supérieures à celles issues des analyses monospécifiques. Pour ce qui concerne les classes d'âge exploitées, les résultats sont le plus souvent en cohérence avec les évaluations monospécifiques et les prévisions de captures à court terme sont généralement similaires (Daan, 1987). Cette méthode a également montré que des augmentations de taille des mailles des engins de pêche n'entraînent pas systématiquement des gains de captures à long terme, l'augmentation des abondances des prédateurs favorisant une prédation accrue sur les juvéniles (Magnusson, 1995). Enfin, Sparholt (1995) a utilisé la MSVPA comme outil exploratoire pour émettre des hypothèses sur les facteurs explicatifs à l'origine de la relation stock-recrutement pour la morue (*Gadus morhua*) de Mer Baltique. L'un des intérêts majeurs

de cette approche est de s'appuyer sur les modèles classiques d'évaluation de stock dont les avantages et les inconvénients sont bien identifiés (Whipple et al., 2000). Les coefficients de mortalité naturelle issus de la MSVPA peuvent ensuite être réintroduits dans les analyses monospécifiques afin de les corriger ou de comparer les prévisions en terme de gestion. La MSFOR (« MultiSpecies FORecast ») correspond à la version de la MSVPA en mode descendant et est utilisée par les groupes de travail³ du CIEM qui portent sur les évaluations multispécifiques, pour effectuer des simulations de captures à court ou long terme (Fig. 1.12). Comme pour les analyses monospécifiques, ces projections nécessitent des hypothèses fortes sur les recrutements futurs car les interactions ayant lieu au niveau des stades larvaires et juvéniles ne sont pas modélisées. La MSVPA ne permet ainsi pas d'identifier les mécanismes responsables des variations du recrutement (Daan, 1987).

Les principales limites de la MSVPA se situent à la fois sur les plans théorique et pratique. Sur le plan théorique, le modèle de nutrition adopté recourt à des relations *ad hoc* empiriques et ne s'appuie pas sur des théories écologiques existantes (Magnusson, 1995). Le modèle suppose que les coefficients d'adéquation entre proies et prédateurs estimés à partir des données de contenus stomacaux sont constants dans le temps. Ceci implique notamment une réponse fonctionnelle⁴ des prédateurs de type II (*sensu* Holling, 1959) (Fig. 1.13b), ignorant à la fois les difficultés d'alimentation liées à une diminution d'abondance des proies, et la capacité des prédateurs à changer de proie selon leur abondance relative dans le milieu (p. ex. Trenkel et al., 2005). Cependant, l'intégration d'une réponse de type III (*sensu* Holling, 1959) (Fig. 1.13c) est techniquement difficile et conduirait à des schémas de résolution entraînant plusieurs solutions (Garrison et Link, 2003).

De plus et contrairement à Yodzis (1994), Walters et al. (2000) considèrent que la question de la forme des réponses fonctionnelles pour modéliser les interactions de prédation est purement théorique et ne se pose pas dans la réalité. Fulton et al. (2003b) ont comparé à partir d'un modèle biogéochimique plusieurs types de réponses fonctionnelles et ont montré en particulier que les réponses de type II et III conduisaient généralement à des résultats similaires. Rice et al. (1991) cités par Magnusson (1995) ont montré que les fonctions de sélectivité de prédateurs de mer du Nord semblaient plutôt stables dans le temps et que leur modification avait peu d'impact sur les sorties du modèle. La MSVPA fait par ailleurs l'hypothèse simpliste que les taux d'alimentation par gramme de prédateur sont constants dans le temps. Garrison et Link (2003) proposent dans leur

³Study Group on Multispecies Assessment in the North Sea (SGMNS) et Study Group on Multispecies Assessment in the Baltic (SGMAB).

⁴La réponse fonctionnelle correspond au nombre de proies consommées par prédateur et par unité de temps (Begon et al., 1996). Une revue des différents types de réponses est disponible dans Jost (1998) et Shin (2000).

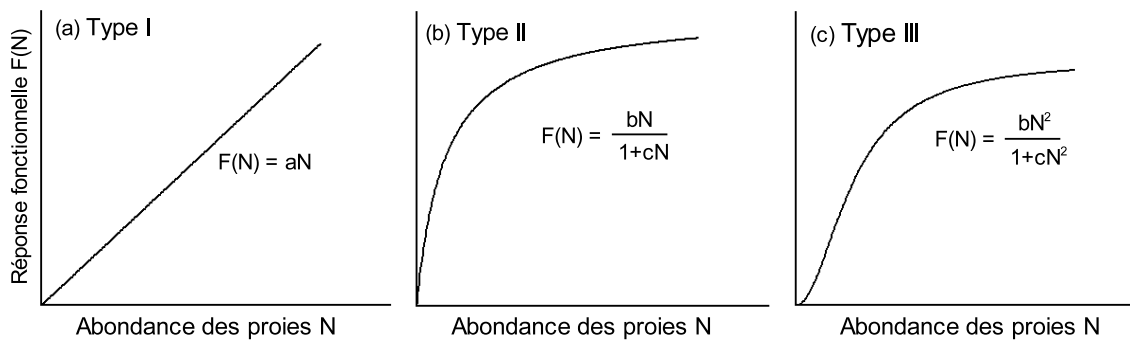


Fig. 1.13 – Exemples de réponses fonctionnelles (nombre de proies consommées par prédateur et par unité de temps) de type (a) Holling I (ou Lotka-Volterra) (b) Holling II (c) Holling III (repris de Shin, 2000). La réponse de type II représente un phénomène de satiété de la part du prédateur à partir d'une certaine densité de proies. La réponse de type III représente la diminution d'efficacité de prédation des prédateurs lorsque la densité des proies diminue, pouvant être liée à la difficulté de les rencontrer et de les capturer.

version approfondie de la MSVPA (MSVPA-X) d'intégrer une dépendance de ces taux en fonction de l'état métabolique des individus et en prenant en compte des aspects saisonniers pouvant affecter la demande énergétique. Les fonctions de préférence du prédateur sont ajustées par des lois lognormales sur les ratios de poids bien qu'elles présentent souvent des distributions de fréquence différentes de ces lois présumées. Plusieurs auteurs proposent des ajustements à partir de lois de distribution plus flexibles telles que les lois gamma ou beta (Tsou et Collie, 2001 ; Garrison et Link, 2003 ; Lewy et Vinther, 2004).

En termes pratiques, la MSVPA nécessite d'importants jeux de données difficiles à collecter et restreignant son application à un nombre limité d'écosystèmes (Daan, 1987). En particulier, le modèle de sélectivité de la MSVPA requiert des données de contenus stomacaux pour toutes les classes d'âge des prédateurs. De plus, ces données supposent une relation directe entre la proportion dans l'estomac et la part réellement assimilée par le prédateur, bien qu'il puisse exister des taux de digestion différents entre les types de tissus ingérés (Magnusson, 1995). Un certain nombre de paramètres du modèle sont mal connus et nécessitent cependant d'être fixés, tels que les taux de mortalité naturelle hors prédation, les poids moyens au recrutement, les biomasses externes et les coefficients de mortalités par pêche pour l'année terminale (Gislason et Helgason, 1985 ; Garrison et Link, 2003). Ces derniers sont généralement issus des analyses monospécifiques étalonnées à partir d'indices d'abondance de flottilles extérieures (Section 1.3.1) mais basées sur une mortalité naturelle constante. Garrison et Link (2003) suggèrent également comme amélioration de la version actuelle de la MSVPA d'y intégrer directement les procédures d'étalonnage via l'utilisation de XSA (Darby et Flatman, 1994). Des analyses ont mis en évidence la sensibilité des sorties de la MSVPA aux

valeurs des taux de consommation et de mortalités par pêche terminales. Elles ont cependant conclu à une bonne robustesse du modèle par rapport à l'incertitude possible sur les données d'entrée (Magnusson, 1995 ; Tsou et Collie, 2001).

La MSVPA est l'un des modèles multispécifiques les plus aboutis dont l'utilisation au sein des groupes du CIEM a permis dans certains cas d'émettre des recommandations pour l'aménagement des pêcheries en mer du Nord. Elle nécessite cependant un très grand nombre de paramètres qui limitent considérablement son application à d'autres écosystèmes (p. ex. Gislason et Helgason, 1985). Même là où elle a été utilisée, elle n'a pour autant pas remplacé les évaluations monospécifiques du fait de l'incertitude existant sur les données et les hypothèses qui en assurent les fondements, et de la difficulté de communiquer les résultats multispécifiques souvent complexes aux gestionnaires (Daan, 1987 ; Magnusson, 1995). Parallèlement à son rôle possible dans la gestion, la MSVPA, et plus généralement les modèles multispécifiques, constituent des outils essentiels pour explorer des hypothèses sur les relations trophiques au sein des écosystèmes et mieux comprendre les mécanismes souvent complexes de prédation, généralement modélisés de manière relativement simpliste dans les modèles d'évaluation. Des améliorations de la MSVPA ont été proposées (p. ex. Gislason, 1999 ; Garrison et Link, 2003) et le développement d'une interface conviviale pour faciliter et promouvoir son application est en cours (Garrison et Link, 2003). Bien que les modèles multispécifiques permettent d'explicitier les mécanismes de prédation entre les espèces exploitées et leurs proies, ils ne considèrent cependant pas une grande part des facteurs et organismes biotiques pouvant avoir un rôle majeur dans les processus régissant le fonctionnement des écosystèmes (Hollowed et al., 2000).

1.3.3 Transferts énergétiques au sein du réseau trophique

Il existe une grande variété de modèles de réseau trophique, allant de simples représentations qualitatives décrivant les relations trophiques de manière schématique à des modèles plus complexes estimant les flux à l'équilibre entre les différents compartiments représentés. Les objectifs principaux de ces approches sont d'identifier les interactions trophiques, de caractériser les grands traits des réseaux trophiques, et de relier ces traits à des facteurs écologiques (Whipple et al., 2000). Parmi les modèles existants (Hollowed et al., 2000 ; Whipple et al., 2000), nous nous intéresserons dans un premier temps au modèle à compartiments Ecopath with Ecosim (EwE), qui tend aujourd'hui à être considéré comme un standard pour la modélisation des écosystèmes marins exploités (Polovina, 1984 ; Christensen et Pauly, 1992 ; Walters et al., 1997). Compte tenu des nombreuses publications basées sur ces modèles (p. ex. Christensen et Maclean, 2004), nous nous limiterons à un exposé des grandes caractéristiques, intérêts

et limites de ces approches. Dans un second temps, nous présenterons une approche alternative de modélisation basée sur le flux de biomasse au sein du réseau trophique (Gascuel, 2002, 2005). Ce second type de modèle nous permettra notamment d'introduire le concept de « spectre trophique », pouvant être utilisé comme indicateur écosystémique (cf. Chapitre 3).

1.3.3.1 Ecopath : bilan à l'équilibre du réseau trophique

Le modèle Ecopath est basé sur l'hypothèse forte que chaque compartiment, tout comme l'écosystème dans son ensemble, sont dans des conditions d'équilibre (Christensen et Pauly, 1992). En d'autres termes, les flux de matière et d'énergie entrant dans chaque compartiment sont égaux aux flux sortants de telle sorte que la biomasse ne varie pas au cours du temps. Cette hypothèse d'état d'équilibre implique que les sorties du modèle s'appliquent uniquement à la période durant laquelle les paramètres d'entrée demeurent valides (Christensen et Pauly, 1992). Pour Christensen et Walters (2004), le modèle ne s'appuie pas sur une hypothèse d'équilibre à proprement parler mais son paramétrage, c.-à-d. l'estimation de ses différents paramètres, est réalisé en supposant un équilibre de masse au cours de la période considérée. Cette différence subtile permet en particulier de répondre aux critiques relatives à l'utilisation de données de biomasses le plus souvent non équilibrées (Christensen et Walters, 2004) :

« The mass balance constraint implemented in the two master equations of Ecopath should not be seen as questionable assumptions but rather as filters for mutually incompatible estimates of flow. [...] The result is a possible picture of the energetic flows, the biomasses and their utilization. »

Le modèle se base sur deux équations fondamentales. Dans un premier temps, chaque compartiment du réseau trophique peut être décrit suivant un équilibre énergétique (équation de consommation ou flux entrant) :

$$Consommation = Production + Respiration + Nourriture non assimilée \quad (1.16)$$

L'équation (1.16) ne distingue pas la croissance somatique de la croissance des gonades, toutes les deux étant intégrées dans le terme de production. L'équation (1.16) est généralement utilisée pour estimer la respiration, rarement mesurée *in situ* (Christensen et Walters, 2004). La production de chaque compartiment est par ailleurs modélisée de manière explicite (équation de flux sortant) :

$$Production = Captures + Prédation + Migration + Autre mort \quad (1.17)$$

Le terme de prédation correspond à la part de la production consommée par les prédateurs du compartiment. Les relations prédateur-proie sont spécifiées dans le modèle à partir des compositions du régime de chaque compartiment, issues de données de contenus stomacaux. Le terme « autre mort » représente la part de la production liée à des causes de mortalité naturelle autres que la prédation. Techniquement, ce terme est exprimé en fonction du paramètre d'efficacité écotrophique représentant la proportion de la production utilisée dans le système. Elle correspond généralement au seul terme estimé lors de la résolution du modèle et exprime plus un degré d'incertitude qu'un paramètre écologique à part entière (Christensen et Walters, 2004). À partir de l'équation (1.17) spécifiée pour tous les compartiments du réseau trophique, le modèle Ecopath devient un système d'équations linéaires simultanées pouvant être résolu par des méthodes classiques d'algèbre matricielle (Christensen et Pauly, 1992). À chaque compartiment correspondent deux équations et à chaque équation une inconnue.

En préalable à l'établissement et à la résolution du système, le modèle requiert un ensemble important de données généralement obtenues par :

- une synthèse bibliographique sur les régimes, biomasses ou densités de populations, paramètres métaboliques, fonctions de croissance et dynamiques des populations,
- une estimation à partir de certains paramètres de la littérature et des données provenant d'observations ou d'échantillonnages,
- une communication avec des experts pour certains groupes taxonomiques mal connus ou pour lesquels il existe des incertitudes (Allesina et Bondavalli, 2003).

La synthèse de ces recherches conduit à un jeu de données très hétérogène reflétant la diversité d'approches mises en place sur un système donné. Elle constitue un travail long et fastidieux qui constitue cependant un des apports majeurs des approches Ecopath en permettant en particulier de mettre en évidence le manque de connaissance sur certains compartiments de l'écosystème et en promouvant la communication entre scientifiques, souvent restreints à leur domaine d'application. L'hétérogénéité des données, associée aux approximations et incertitudes (erreurs de mesure par exemple), contribuent au fait que le réseau trophique étudié ne soit pas initialement à l'état d'équilibre. Dans un premier temps, le modèle inclut une série de routines permettant d'estimer un maximum de paramètres inconnus à partir des valeurs rentrées et ainsi de diminuer les calculs nécessaires à l'équilibrage. Une procédure intégrée dans Ecopath permet ensuite d'équilibrer le système par essais-erreurs pour estimer les paramètres manquants et obtenir une solution unique. Allesina et Bondavalli (2003) ont montré que le choix des algorithmes pour équilibrer les données pouvait avoir des effets importants sur les sorties des modèles et proposé des algorithmes alternatifs conduisant à des résultats plus précis. La version actuelle du logiciel EwE permet d'introduire de l'incertitude sur les valeurs des paramètres d'entrée en leur assignant des distributions de fréquence. Cette

procédure dénommée « Ecoranger » se fait selon une approche de Monte Carlo afin de se rapprocher d'un cadre Bayésien. Le choix d'une loi de distribution *a priori* pour les paramètres du modèle demeure cependant un problème classique dans ce type d'approche (Punt et Hilborn, 1997 ; McAllister et Kirkwood, 1998).

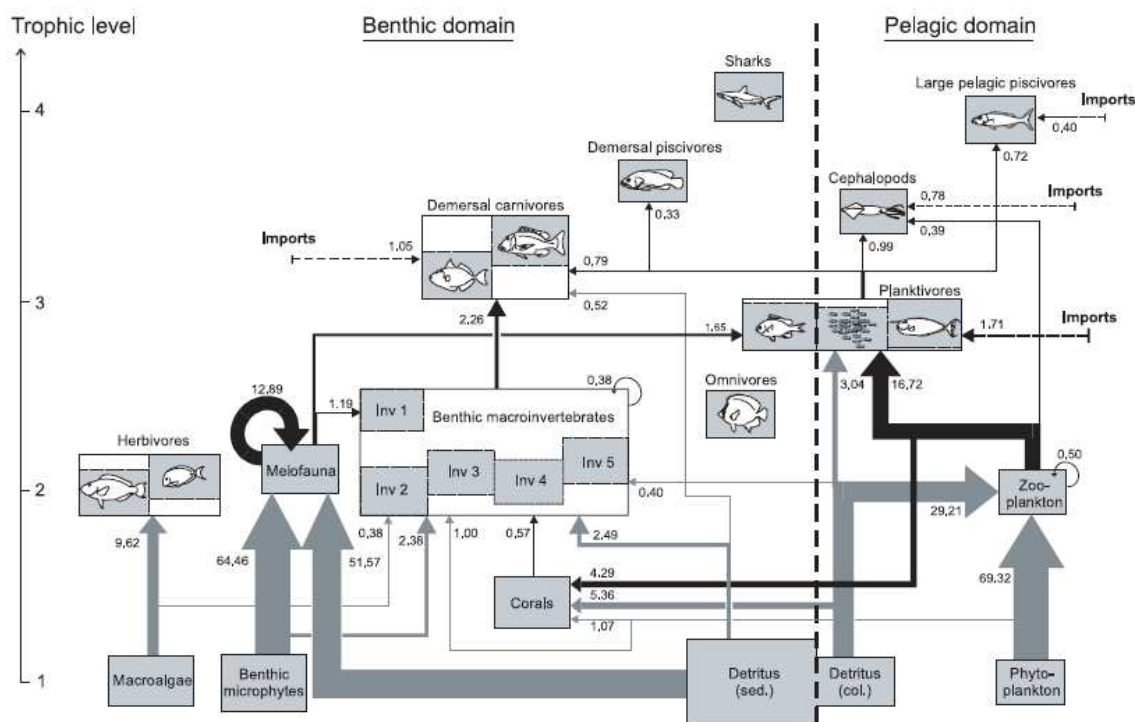


Fig. 1.14 – Un exemple de modèle Ecopath : modélisation du fonctionnement trophique des communautés de fond meuble du lagon de l'atoll d'Ouvéa. La taille des compartiments est proportionnelle à la biomasse. Les principaux flux de matière à partir des producteurs primaires (flèches grises) et des consommateurs (flèches noires) sont représentés (en $\text{g.C.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$) (extrait de Bozec et al., 2004)

La résolution numérique du modèle donne une image instantanée des flux entre les divers composantes du réseau trophique, généralement pour une année donnée (Fig. 1.14). En parallèle à la quantification des flux trophiques au sein du système, le modèle fournit les distributions d'effectifs ou de biomasse par classe de taille, une série de graphiques et un ensemble d'indicateurs caractérisant la « santé » de l'écosystème étudié. Le caractère convivial de l'interface, la simplicité des équations et hypothèses sous-jacentes et l'absence de besoins de compétences fortes en modélisation ont contribué à une large distribution du logiciel et à son application à un grand nombre d'écosystèmes et de problématiques écologiques différentes (Christensen et Pauly, 1993 ; Christensen et Walters, 2004). Malgré les difficultés liées à des structures de modèles différentes, cette variété d'applications favorise des approches comparatives afin de détecter des patrons communs entre les réponses des systèmes (p. ex. Vasconcellos et al., 1997 ; Moloney et al., 2005). Dans ce sens, Ecopath est un outil puissant car il permet d'émettre des

hypothèses sur le fonctionnement des écosystèmes et d'avoir une approche à l'échelle mondiale pour s'affranchir des spécificités d'une zone d'étude particulière. L'utilisation de ce modèle pour des périodes distinctes permet également de comparer l'évolution de la structure trophique et des flux entre compartiments, afin de décrire la variabilité temporelle du réseau trophique et d'analyser les causes possibles de changements importants, observés par exemple dans la composition des captures (p. ex. Shannon et al., 2003). L'application d'Ecopath est cependant affectée par le surparamétrage du modèle et ses besoins très importants en données (Hall, 1999). La structure du modèle peut avoir des effets importants sur les résultats et dépend à la fois des objectifs du modélisateur et de la disponibilité des jeux de données. De plus, une grande incertitude existe sur les valeurs d'entrée des paramètres du modèle. En particulier, des valeurs moyennes issues de la littérature sont généralement utilisées pour les compartiments mal connus, en dépit de leur possible rôle clé dans les processus. Par ailleurs, le paramètre de productivité, c.-à-d. de production par gramme de biomasse, est considéré constant et moyenné pour les différentes espèces du compartiment étudié. Une telle hypothèse apparaît en contradiction avec les modèles monospécifiques halieutiques, où des processus de densité-dépendance sont supposés moduler la productivité du stock en fonction de son niveau de biomasse (Section 1.3.1.1). Ces différents facteurs limitent considérablement le recours aux modèles Ecopath comme outil opérationnel pour la gestion des pêches.

1.3.3.2 Ecosim, vers une vision dynamique des transferts

Une version dynamique du modèle Ecopath a été développée dès 1995 sous la forme d'un système d'équations différentielles couplées afin de réaliser des simulations dynamiques et d'analyser les changements d'équilibres (Ecosim ; Walters et al. (1997, 2000)). L'objectif principal d'Ecosim est de s'affranchir de l'hypothèse d'équilibre d'Ecopath, d'ajuster le modèle sur des séries temporelles de biomasse, et de réaliser des simulations pour le futur. En dépit de la contrainte forte de considérer le système proche de son état d'équilibre, Ecosim apparaît comme un outil utile pour explorer des hypothèses sur les réponses des systèmes à l'exploitation en établissant un lien dynamique entre les captures et les interactions prédateur-proie, en identifiant les effets quantitatifs dus à des modifications de captures et en mettant en évidence les facteurs majeurs responsables des changements (Whipple et al., 2000). La modélisation de la complexité des interactions trophiques et des flux a notamment montré qu'il pouvait exister des décalages dans les temps de réponse ainsi que des instabilités potentielles des systèmes (Walters et al., 1997). Par rapport aux approches multispécifiques, Ecosim analyse les effets d'interaction à tous les niveaux du réseau trophique plutôt que de regrouper les bas niveaux trophiques dans un compartiment « autre », généralement supposé constant (Section 1.3.2). La dernière version du modèle intègre des équations exprimant le passage de biomasse entre

compartiments de juvéniles et adultes d'une même espèce (Walters et al., 2000), et des pools de proies vulnérables pouvant limiter les contrôles top-down (Walters et al., 1997).

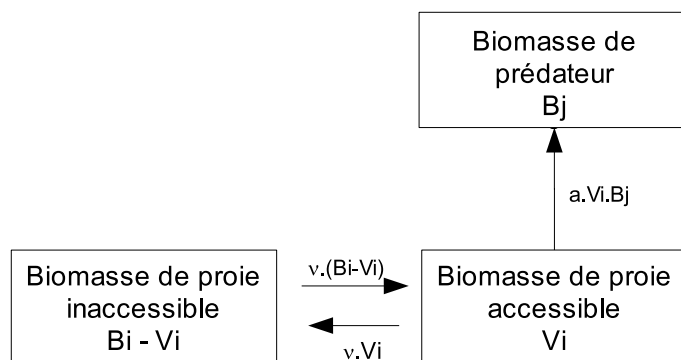


Fig. 1.15 – Principe du modèle de « zone d'alimentation » spécifié dans Ecosim. Les flux entre les compartiments inaccessible et accessible de la proie i pour le prédateur j sont proportionnels à la biomasse du compartiment de « départ », avec ν_i le taux d'échange entre ces compartiments. a_i représente le taux d'attaque du prédateur j vers la proie i . $a_i V_i B_j$ exprime les taux de rencontre entre le prédateur j et la proie i (d'après Christensen et Walters, 2004).

Ce concept de « zone d'alimentation » modélisant un flux entre biomasse inaccessible et accessible pour les prédateurs (Fig. 1.15) permet de s'affranchir des paramètres de vulnérabilité et d'accessibilité du modèle de sélectivité de la MSVPA difficiles à estimer (Section 1.3.2), mais constitue l'une des hypothèses fortes d'Ecosim (Whipple et al., 2000). En effet, la valeur du taux d'échange entre biomasse accessible et inaccessible est difficile à évaluer et modifie considérablement les résultats du modèle en modulant l'ampleur des contrôles top-down et bottom-up (Walters et al., 1997 ; Christensen et Walters, 2004). De plus, Shin (2000) a montré que cette hypothèse de transfert ne conduisait à aucune réponse fonctionnelle de forme connue dans la littérature mais à un type de réponse théorique non réaliste. Néanmoins et comme mentionné précédemment, la forme de la réponse fonctionnelle relève pour Walters et al. (2000) de questions théoriques d'ordre secondaire par rapport aux choix de modélisation du comportement alimentaire et de taux d'alimentation des populations. Le choix des termes de mortalité a cependant des effets importants sur le comportement des modèles, ceci soulignant la nécessité de mener des études pour spécifier la forme des réponses fonctionnelles dans la nature, en fonction des différents groupes trophiques d'intérêt (Jost, 1998 ; Fulton et al., 2003b). De plus et tout comme la MSVPA, Ecosim ne tient pas compte de changements possibles de proies dans les fonctions de consommation (Whipple et al., 2000).

L'approche EwE et plus généralement les modèles de réseau trophique s'intéressent aux transferts d'énergie et de matière au sein des systèmes étudiés principalement via les processus de prédation. Ces thématiques de recherche ne sont pas nouvelles puisqu'elles s'appuient en grande partie sur des travaux d'écologie théorique remontant au début des années 20 (Elton, 1927 ; Lindeman, 1942 ; MacArthur, 1955 ; Hutchinson, 1959 ;

Odum, 1969). Ces fondements théoriques sont aujourd'hui couplés aux approches plus récentes développées en dynamique des populations marines afin de comprendre les effets que l'exploitation peut avoir, non seulement sur les populations exploitées mais également sur les différentes composantes de l'écosystème. Dans cette perspective, il semble essentiel de décrire et quantifier les relations au sein des systèmes et de caractériser l'impact de l'exploitation sur l'ensemble du réseau trophique. Toute l'information collectée par les organismes scientifiques halieutiques depuis un siècle constitue une base de connaissances extraordinaire afin d'élargir les questions scientifiques d'une vision monospécifique centrée sur l'exploitation et la production à des problématiques de conservation telles que définies par l'AEP (Section 1.2). En parallèle à l'impact de la pêche, la vision holistique du système d'étude revêt un aspect plus fondamental de compréhension des mécanismes qui régissent le fonctionnement des systèmes complexes que sont les écosystèmes marins. Une immense part de la biomasse de ces systèmes et des processus qui y siègent demeurent encore méconnus aujourd'hui et les perturbations et stress provoqués par la pêche « offrent l'opportunité » d'étudier les réactions des écosystèmes en analysant les modifications subies et les réponses engendrées. Du fait des difficultés inhérentes à l'expérimentation sur des écosystèmes réels, les approches par simulation semblent adaptées et complémentaires. En effet, la simulation consiste à faire évoluer un modèle dynamique dans le temps afin d'en évaluer la pertinence et constitue ainsi une phase d'expérimentation du modèle théorique (Millischer, 2000). Les modèles de simulation forment ainsi des outils majeurs pour poser et tester des hypothèses relatives aux mécanismes généraux de fonctionnement des écosystèmes marins. Les prévisions de ces modèles apparaissent comme des solutions possibles selon l'information disponible dans les données collectées par le passé. Le caractère complexe des systèmes est cependant responsable d'une grande incertitude sur leurs réponses, des situations jamais observées auparavant pouvant se produire dans le futur sans qu'il n'ait été possible de les prévoir. Dans ce contexte, les intérêts majeurs des modèles EwE sont 1) de constituer un outil de communication entre disciplines 2) de donner une idée sur les ordres de grandeur possibles des effets étudiés et 3) d'aider à mettre en évidence des incohérences dans les données et à identifier les facteurs qui semblent prépondérants dans les réponses observées ou sur lesquels peu d'information est disponible.

1.3.3.3 Modéliser le flux de biomasse entre niveaux trophiques

Suivant les approches trophodynamiques initiées par Lindeman (1942), Gascuel (2002, 2005) a proposé un modèle de flux de biomasse pour analyser les effets de la pêche sur le réseau trophique. Ce flux des bas vers les hauts niveaux trophiques provient de deux processus distincts : la prédation et les changements ontogéniques. La prédation conduit à des transferts de biomasse des proies vers les prédateurs. Les changements ontogéniques

entraînent généralement une augmentation du niveau trophique avec l'âge du poisson. L'auteur n'exprime pas explicitement ces deux processus mais adopte une vision heuristique d'un flux continu entre niveaux trophiques, modélisé de manière discrète. Le modèle repose essentiellement sur l'idée que la biomasse d'un niveau trophique donné se calcule comme le produit du flux de biomasse passant le long du réseau, et du temps passé dans le niveau trophique. Les deux équations fondamentales expriment le flux de biomasse, suivant une fonction exponentielle décroissante (Éq. 1.18), et le temps requis pour franchir un intervalle de niveau trophique (Éq. 1.19). Malgré leur caractère empirique, ces équations se basent sur deux hypothèses simples et peu discutables. La première est que la production secondaire transite le long du réseau trophique, des bas vers les hauts niveaux trophiques, et que des pertes naturelles et par pêche ont lieu lors des transferts. La deuxième est que la cinétique du flux est caractérisée par des transferts plus rapides dans les bas niveaux trophiques, du fait de taux de métabolisme plus élevés. Ceci a notamment été observé via les ratios de production sur biomasse (P/B), inversement corrélés avec la taille des organismes (Banse et Mosher, 1980). Étant donné que la taille et le niveau trophique sont généralement corrélés à l'échelle de la communauté (Jennings et al., 2001b, 2002b), cette deuxième hypothèse semble raisonnable.

Dans un deuxième temps, deux types de contrôle sont considérés dans le modèle. D'une part, le taux de pertes naturelles du flux à chaque niveau trophique est exprimé en fonction du ratio de biomasse de ses prédateurs, entre la situation à considérer (c.-à-d. pour un niveau d'exploitation donné) et la situation à l'état vierge (Éq. 1.20). La biomasse des prédateurs correspond à la biomasse présente au niveau trophique supérieur. Ceci permet de moduler l'ampleur du contrôle top-down en supposant que l'efficacité de transfert va principalement être affectée par la prédation qui favorise le flux de biomasse. D'autre part, la valeur du flux initial au niveau trophique 2 est modélisée en fonction d'un paramètre dépendant du ratio entre la biomasse totale (excepté le niveau trophique 1) dans l'écosystème à l'instant t et à l'état vierge (Éq. 1.21). Cette équation représente de manière globale les processus de recyclage et de recrutement supposés augmenter avec la biomasse de l'écosystème.

Le modèle de flux est avant tout un modèle de simulation théorique permettant de tester des hypothèses sur le fonctionnement des écosystèmes exploités. L'un des intérêts majeurs du modèle est d'offrir un cadre général de simulation reposant sur des hypothèses simples et réalistes. Le formalisme adopté permet notamment de s'affranchir du découpage généralement arbitraire du réseau trophique en compartiments, en considérant une dimension continue du réseau. Cette approche repose sur le concept de niveau trophique fractionnel, suggéré par Kerr (1974) et introduit par Odum et Heald (1975). L'objectif du modèle est d'analyser et comparer les différents types de réponses des écosystèmes en fonction des caractéristiques du système d'exploitation et du réseau trophique. Gascuel (2005) montre notamment comment la sélectivité de la

TAB. 1.4 – Équations, notations et définitions des variables et paramètres utilisés dans le modèle de flux (Gascuel, 2005).

$$\Phi(\tau + \Delta\tau) = \Phi(\tau) \exp(-(\mu_\tau + \varphi_\tau)\Delta\tau) \quad (1.18)$$

$$\frac{dt}{d\tau} = \frac{1}{ab} \frac{c}{c + \exp \frac{-\tau}{a}} \quad (1.19)$$

$$\mu_\tau = (1 - \alpha_\tau)\mu v_\tau + \alpha_\tau \mu v_\tau \frac{B_{\tau+1}}{Bv_{\tau+1}} \quad (1.20)$$

$$\Phi(1) = (1 - \beta)\Phi v(1) + \beta \Phi v(1) \frac{B_{tot}}{Bv_{tot}} \quad (1.21)$$

Notations	Définition
Φ	Flux de biomasse
τ	Niveau trophique
μ	Taux de pertes naturelles du flux
μv	Taux de pertes naturelles du flux à l'état vierge
φ	Taux de pertes du flux dues à la pêche
a, b, c	Paramètres de la cinétique du flux
B	Biomasse
Bv	Biomasse à l'état vierge
B_{tot}	Biomasse totale pour $\tau > 2$
Bv_{tot}	Biomasse totale pour $\tau > 2$ à l'état vierge
α	Paramètre exprimant le degré de contrôle top-down
β	Paramètre exprimant le degré de contrôle du flux initial

pêche, les contrôles top-down et bottom-up, et la cinétique de flux modifient les spectres trophiques de biomasse et de captures simulés. Un spectre trophique représente la distribution d'une variable (biomasse, densité, effectifs, etc.) en fonction du niveau trophique Gascuel et al. (2005). Les résultats des simulations sont en bonne adéquation avec des données observées dans la nature ou simulées à partir d'applications de modèles à des cas particuliers d'écosystèmes. En particulier, le contrôle top-down favorise une certaine résistance de l'écosystème à l'exploitation par relâchement de prédation, du fait d'une diminution d'abondance des prédateurs préférentiellement ciblés (Fig. 1.16). Néanmoins, cette résistance à la pêche est en général associée à une diminution importante, voire une disparition des prédateurs supérieurs. Elle dépend par ailleurs de la nécessité de pouvoir exploiter commercialement les bas niveaux trophiques. Le contrôle top-down peut également générer des phénomènes de cascades trophiques, à condition que l'exploitation se fasse de manière très sélective sur certains niveaux trophiques.

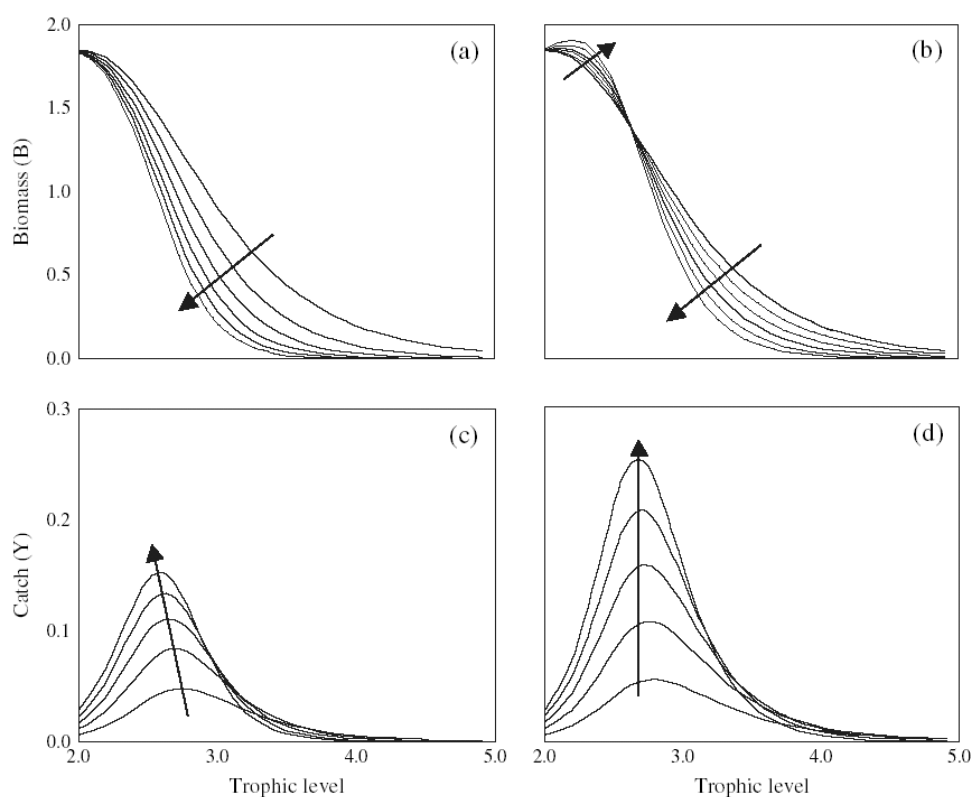


Fig. 1.16 – Exemples de l'impact de la pêche sur les spectres trophiques simulés de biomasse (a,b) et de captures (c,d) pour des systèmes dominés par des contrôles bottom-up (a,c) ou top-down (b,d). Les flèches indiquent une intensité de pêche croissante (extrait de Gascuel et al., 2005).

La faible complexité du modèle conduit à une compréhension aisée des résultats et à un petit nombre de paramètres à estimer. Cependant et compte tenu du caractère empirique des équations, les valeurs des paramètres ne renvoient pas directement à une interprétation biologique ou écologique simple, et ne sont pas facilement disponibles dans la littérature. L'efficacité de transfert trophique est relativement bien connue et décrit la proportion de production de la proie convertie en production par le prédateur (Pauly et Christensen, 1995 ; Ware, 2000 ; Jennings et al., 2002c). Dans le modèle, l'efficacité détermine le paramètre de décroissance du flux de biomasse et inclut, en plus de la production, les transferts de biomasse par ontogénie. Une gamme de valeurs d'efficacité est testée et définit des écosystèmes caractérisés par des spectres de biomasse différents, les faibles efficacités conduisant à des systèmes de faible biomasse totale dominés par des bas niveaux trophiques (et vice-versa). En revanche, les valeurs des paramètres de l'équation de cinétique demeurent empiriques, voire arbitraires. Bien que la vitesse de transfert semble *a priori* peu abordée en écologie marine, elle renvoie à la notion de turn over, correspondant à l'inverse du ratio P/B . Une revue des valeurs de ce paramètre à partir des modèles Ecopath et de FishBase devrait notamment permettre d'améliorer l'équation de cinétique qui constitue une limite à l'utilisation du modèle pour des cas

d'étude réels. De fait, une application relativement exploratoire du modèle à la mer du Nord et à la mer Celtique a été réalisée (Gascuel et Chassot, soumis). Elle a notamment mis en évidence l'intérêt du modèle pour estimer les spectres de biomasse à partir des données de captures par niveau trophique, afin de comparer les niveaux d'exploitation à l'échelle de l'écosystème et leur évolution temporelle. Une autre application est en préparation sur les écosystèmes démersaux d'Afrique de l'Ouest, pour lesquels des indices d'abondance pour la situation proche de l'état vierge sont disponibles. L'application du modèle à ce cas d'étude a pour objectif principal de comparer les écosystèmes Guinéen et Sénégalais, soumis à une expansion de l'exploitation très rapide au cours des trois dernières décennies, et semblant caractérisés par des réponses différentes à la pêche (Laurans et al., 2004).

Le modèle de flux est basé sur un certain nombre de simplifications importantes du point de vue du recrutement, de la densité-dépendance uniquement prise en compte pour l'efficacité de transfert, du contrôle top-down considéré constant à tous les niveaux trophiques... Ces simplifications correspondent avant tout à des choix de modélisation afin de disposer d'un outil de simulation générique et la prise en compte de ces différents processus ne pose *a priori* pas de difficulté théorique et technique majeure. Néanmoins, de tels ajouts nécessiteraient de nouvelles hypothèses et l'estimation d'un plus grand nombre de paramètres qui limiteraient alors son intérêt comme outil de simulation et d'exploration du fonctionnement des écosystèmes. Plus fondamentalement, le flux de biomasse est modélisé comme un phénomène continu, entre niveaux trophiques contigus, alors que les processus de prédation conduisent généralement à des « sauts de biomasse » entre proies et prédateurs. Dans ce sens, une approche complémentaire du modèle de flux consisterait à modéliser explicitement les processus sous-jacents au flux de biomasse : flux entrant de biomasse par prédation sur les proies, morts naturelle et par pêche, flux sortant par vieillissement et prédation (M. Plantegenest, com. pers.). Formaliser mathématiquement ce modèle de spectre trophique pourrait s'avérer utile pour quantifier sa sensibilité à la pêche et comparer les résultats avec le modèle de flux et les modèles de spectres de taille existants (p. ex. Benoît et Rochet, 2004).

1.3.4 Vers une modélisation des écosystèmes dans leur intégralité

Dans le contexte d'extension des approches monospécifiques vers une dimension holistique de l'aménagement des pêcheries, le développement de modèles de l'écosystème entier comme outils de gestion a été proposé depuis quelques années (p. ex. Sainsbury et al., 2000). Il existe en réalité une certaine confusion, voire des abus de langage sur la terminologie de « modèle écosystémique » puisque ce terme peut être employé

pour des modèles se focalisant sur des parties de l'écosystème uniquement liées à des problématiques de pêche ou de qualité de l'eau par exemple (Fulton et al., 2003a). Cette confusion se retrouve également au niveau de la « gestion écosystémique », qui peut recouvrir selon les cas une large gamme de sens (Link, 2002c). Les modèles EwE sont généralement considérés comme des modèles écosystémiques, c.-à-d. représentant l'écosystème dans son intégralité. Néanmoins, l'influence de l'environnement y est rarement prise en compte, ou uniquement sous la forme de variables forçantes (Hollowed et al., 2000). De plus, la dimension physique, et plus particulièrement la dimension spatiale, n'est pas incluse dans ces modèles en dépit de l'importance qu'elle peut avoir sur les processus écologiques. Le développement d'une version spatialisée d'Ecosim (Ecospace ; Walters, 1999) devrait permettre de tenir compte de ces aspects, mais peu d'applications de ce modèle ont pour l'instant été réalisées.

En parallèle aux approches de type EwE, les représentations de l'écosystème entier basées sur les modèles biogéochimiques (p. ex. Baretta et al., 1995) semblent prometteuses pour étudier l'ensemble des facteurs affectant les dynamiques des compartiments trophiques. En particulier, l'Integrated Generic Bay Ecosystem Model (IGBEM) développé par Fulton et al. (2004a, 2004b) est un modèle couplant transport physique et processus biogéochimiques, qui permet notamment d'explorer les relations de compétition et de prédation au sein des écosystèmes marins de baie. Le modèle est compartimenté en 59 zones spatiales, chacune étant segmentée en 3 couches verticales : colonne d'eau, communauté épibenthique et sédiments (Fig. 1.17a). Le modèle biogéochimique s'appuie sur les interactions entre les composantes biologiques et physiques (organismes, nutriments, gaz, salinité, sédiments, matières organiques) de l'écosystème et peut se représenter schématiquement sous la forme d'un réseau de flux (Fig. 1.17b).

Ce type de modèle intégrant à la fois complexité trophique, modélisation explicite des nutriments et environnement physique, généralement sous la forme de variables forçantes, avait déjà été proposé par certains auteurs dès la fin des années 1970 (p. ex. Andersen et Ursin, 1977). L'objectif de ces approches est de considérer l'ensemble des facteurs biotiques et abiotiques pouvant jouer un rôle dans les processus écosystémiques, afin d'avoir des représentations complètes des systèmes naturels. Il s'agit à terme d'éviter de négliger certains facteurs pouvant limiter le potentiel des modèles, notamment en terme d'ajustement aux données observées et de pouvoir de prédiction. La prise en compte de la dimension spatiale des modèles semble notamment essentielle pour pouvoir simuler et interpréter les dynamiques des écosystèmes (Fulton et al., 2003a). La complexification des modèles pose avant tout des difficultés au regard de l'information requise et des choix nécessaires concernant les compartiments et processus à intégrer. Tout acte de modélisation, et spécifiquement dans le cas de modèles complexes, nécessite donc de parvenir à un équilibre raisonnable entre le degré de réalisme auquel on veut parvenir, la

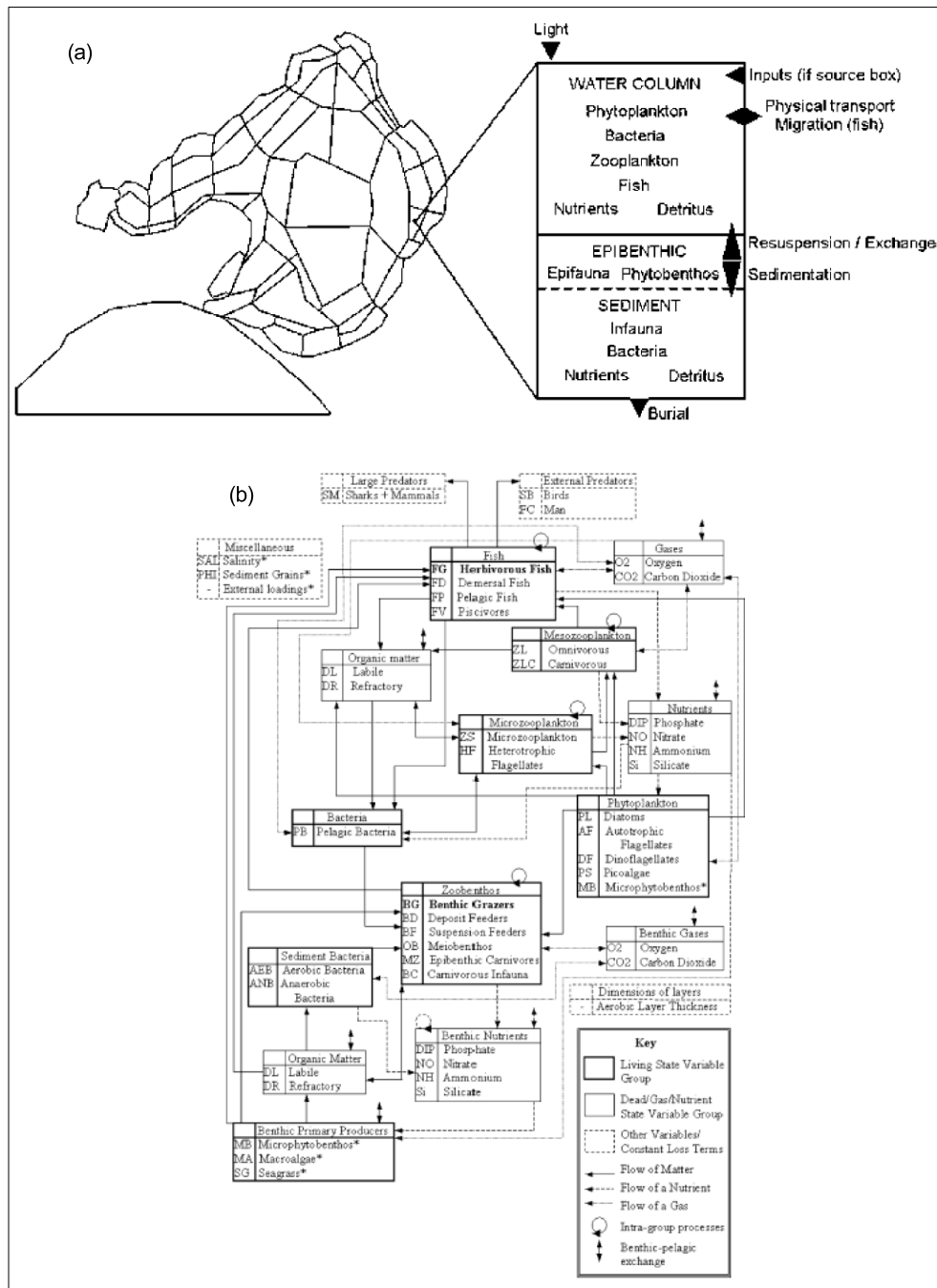


Fig. 1.17 – (a) Diagramme schématique des principaux modules du « Integrated Generic Bay Ecosystem Model » (b) Interactions physiques et biologiques entre les composantes utilisées dans le modèle (extrait de Fulton et al., 2004b).

dimension pragmatique relative à sa compréhension et l'acquisition des données. Comme le mentionne Stokes (1992) cité par Magnusson (1995) :

« When does a realistic model give more believable results than a less realistic one ? It is possible, indeed, that semi-realism produces less accurate than parsimonious representations of the systems of interest ? The fundamental question is whether or not detail adds precision and accuracy or can it also lead to errors, confusion and obfuscation ? »

La grande complexité des modèles écosystémiques est généralement responsable d'une large incertitude sur les résultats et soulève des interrogations quant à leur utilisation en tant qu'outils de gestion. La complexification des modèles, en incorporant toujours plus de processus, augmente rapidement le nombre de paramètres à estimer, ceux-ci ne pouvant plus être contraints par l'information présente dans les données (Denman, 2003), et n'améliore généralement pas leurs performances (Fulton et al., 2003a ; Arhonditsis et Brett, 2004). Ces approches ont cependant un rôle essentiel pour améliorer notre connaissance sur les systèmes afin d'appréhender les impacts possibles de différentes politiques de gestion et d'indiquer les tendances associées à un changement des conditions forçant les systèmes. Tout comme les modèles multispécifiques ou de réseau trophique, les modèles écosystémiques offrent ainsi des outils quantitatifs pour émettre et tester des hypothèses sur les mécanismes prenant place au sein des écosystèmes marins. Leur caractère global permet alors de raisonner à un degré supérieur de complexité et de mettre en évidence des facteurs responsables des dynamiques observées et occultés par des approches moins complètes. L'objectif final du développement et de l'application de ces modèles est de générer de nouvelles connaissances sur la structure et la fonction des écosystèmes marins, pour conduire *in fine* à une théorie générale sur leur fonctionnement (Cury et al., 2003).

Les modèles biogéochimiques prédisent globalement les mêmes tendances qualitatives qu'Ecosim mais apparaissent sensibles aux hypothèses sur le recrutement des populations, et montrent une plus grande sensibilité à des simulations portant sur la pêche (Fulton et al., 2003a). Dans une synthèse récente, De Young et al. (2004) mettent en garde contre l'utilisation de ces modèles pour prédire la dynamique des hauts niveaux trophiques, du fait des différences fondamentales de processus gouvernant les dynamiques des compartiments du réseau, et de l'incertitude parfois très importante pouvant exister sur les processus eux-mêmes. Toujours selon De Young et al. (2004), le développement de modèles écosystémiques dans l'optique d'une meilleure compréhension et prévision des changements ayant lieu au sein des océans devra dans le futur :

- intégrer une approche spécifique pour les hauts niveaux trophiques afin de tenir compte de la variabilité interindividuelle et des traits d'histoire de vie qui les caractérisent,
- parvenir à coupler plusieurs types de modèles se focalisant sur des niveaux trophiques distincts plutôt que développer un modèle unique complètement intégré,
- inclure de manière explicite l'incertitude existant sur la structure et les mécanismes modélisés, via des simulations probabilistes et non déterministes,

- tenir compte des échelles spatiales et temporelles des organismes d'intérêt,
- améliorer les modèles physiques constituant la base des modèles biologiques lorsque des couplages sont faits entre ces types d'approches.

1.3.5 Conclusion

Dans le contexte d'élargissement des approches halieutiques traditionnelles, les modèles écosystémiques auront très certainement un rôle important à jouer pour améliorer la connaissance scientifique sur les écosystèmes et progresser dans le domaine des prévisions, en particulier sur les réponses des systèmes aux perturbations anthropiques et environnementales. Ces modèles demeurent pour l'instant des outils exploratoires plutôt qu'opérationnels, principalement à cause de leurs besoins importants en données, des manques théoriques sur de nombreux processus biologiques et des difficultés de faire le lien entre les compartiments trophiques caractérisés par des échelles spatiales et temporelles différentes. L'utilisation de ces modèles nécessite notamment de mener des analyses pour évaluer la sensibilité de leurs sorties à la structure et aux formulations mathématiques retenues, et de comparer leurs résultats à des modèles plus simples (Denman, 2003 ; Fulton et al., 2003a). La mise en place d'un protocole méthodologique systématique pour le développement des modèles écosystémiques faisant appel à des analyses de sensibilité et des phases de validation, telle que suggérée par Arhonditsis et Brett (2004) pour les modèles biogéochimiques, pourrait concourir à promouvoir le développement de ces approches.

Les outils de modélisation utilisés en halieutique depuis plus d'un siècle ont constamment évolué pour s'adapter aux enjeux de gestion définis dans un contexte d'exploitation donné, et prendre en compte les connaissances scientifiques disponibles sur les ressources et écosystèmes marins. L'expansion progressive de l'exploitation et la reconnaissance de ses multiples effets sur les écosystèmes se sont traduits par l'émergence récente d'une vision holistique de l'aménagement des pêcheries, se traduisant globalement par une complexification croissante des modèles. En réalité, les approches de modélisation à l'échelle de la communauté ou de l'écosystème entier ont précédé dans le temps et contribué de manière importante aux revendications pour la mise en place d'une gestion écosystémique des pêches en identifiant et révélant le caractère global de l'impact de l'exploitation. Des modèles tels que ceux de Lett et Kohler (1976), Andersen et Ursin (1977) et May et al. (1979) ont notamment permis de mettre en évidence la nécessité d'étudier les relations interspécifiques pour améliorer notre compréhension des dynamiques des populations exploitées, et ainsi étendre la perception des objets d'étude à l'échelle des communautés. Il y a donc une relation dialectique entre le développement des modèles et l'évolution des objectifs de gestion vers une approche plus écosystémique.

Il reste néanmoins vrai que le développement et l'amélioration dans le futur des modèles en halieutique constitue une condition essentielle à la réussite d'une gestion centrée sur l'écosystème.

1.4 Les indicateurs au service de l'approche écosystémique des pêches

Parmi la diversité de définitions existant pour les indicateurs, nous retiendrons celle relativement large de Garcia et Staples (2000) (cités par Caddy (2004)) :

« A variable, a pointer, an index related to a criterion. Its fluctuations reveal the variations in those key attributes of sustainability in the ecosystem, the fishery resource or the sector and social and economic well-being. The position and trend of the indicator in relation to the reference points or values indicate the present state and dynamics of the system. »

Les points de référence mentionnés dans cette définition sont des critères conceptuels qui intègrent globalement les objectifs de gestion et qu'il est nécessaire de convertir en points de référence techniques, c.-à-d. qui puissent être calculés ou quantifiés sur la base des caractéristiques biologiques ou économiques de la pêche (Caddy et Mahon, 1996). Ils peuvent être perçus comme des valeurs critiques des indicateurs et proviennent d'analyses, d'observations, de jugements d'experts, de modèles de populations et d'analyses comparatives avec des jeux de données correspondant à des périodes antérieures (Caddy, 2004).

Nous nous limiterons dans cette section aux indicateurs biologiques et écologiques bien que la vision globale de l'AEP appelle à considérer explicitement une dimension économique et sociale dans les objectifs de gestion (Garcia et De Leiva Moreno, 2003). Nous présenterons dans un premier temps les indicateurs utilisés actuellement dans les processus d'évaluation de stock et principalement centrés sur la biomasse et la mortalité par pêche. Dans le contexte d'élargissement de la vision monospécifique des approches halieutiques dites conventionnelles, la nécessité de promouvoir des recherches sur des indicateurs multispécifiques et écosystémiques a notamment conduit à l'organisation d'un groupe de travail (WG 119) au sein du comité scientifique sur la recherche océanique (CSRO). Nous nous attacherons dans un second temps à décrire les résultats majeurs des études portant sur ces indicateurs. Nous montrerons par ailleurs que la large gamme d'indicateurs de l'état et/ou de la dynamique des écosystèmes et de leur exploitation nécessite de mettre en place des méthodologies de sélection basées sur des critères adaptés

aux enjeux de recherche et de gestion. Enfin, nous aborderons la question de la transposition de ces indicateurs « écosystémiques » en termes opérationnels, c.-à-d. le passage d'une dimension de recherche plutôt fondamentale à des mesures de gestion effectives.

1.4.1 Deux indicateurs essentiels : biomasse et mortalité par pêche

1.4.1.1 Points de référence cibles et MSY

Les captures annuelles ont représenté pendant des décennies l'un des indicateurs majeurs de l'état du stock et de son niveau d'exploitation, via le concept de MSY. Défini au début des années 1930, le MSY a pris une grande importance dans les années 1950 lors de l'avènement des modèles globaux permettant l'estimation de sa valeur (p. ex. Schaefer, 1954). Du fait de son apparente simplicité, de l'existence de méthodes permettant son estimation à partir de jeux de données relativement aisés à obtenir et du contexte économique de l'époque caractérisé par une demande alimentaire forte et des pêcheries en pleine expansion, le concept de MSY a alors été adopté par de nombreuses organisations intergouvernementales comme objectif principal de la gestion des stocks et intégré de manière explicite dans la Convention sur le droit de la Mer de 1982 (Caddy, 1999 ; Mace, 2001). À partir de la fin des années 1970, le MSY a progressivement été remis en cause en raison des problèmes liés à son estimation, de son manque de pertinence comme objectif de gestion et des difficultés de mise en place de stratégies d'exploitation basées sur ce concept (p. ex. Larkin, 1977 ; Mace, 2001). En particulier, le MSY est supposé constant d'une année sur l'autre et ignore ainsi la variabilité naturelle de l'environnement biotique et abiotique dans lequel évoluent les populations de poissons et pouvant engendrer des fluctuations importantes de leur abondance au cours du temps (p. ex. Ravier et Fromentin, 2001). De plus, le MSY apparaît inadapté en tant qu'objectif de gestion dès lors que l'on tient compte de relations interspécifiques (May et al., 1979) ou de considérations économiques et sociales dans l'aménagement des pêcheries (Larkin, 1977). La majorité des scientifiques interprètent de nos jours le MSY d'une manière plus dynamique en le considérant comme un maximum moyen de captures (« Maximum Average Yield » ; MAY) obtenu en appliquant une stratégie spécifique d'exploitation à une ressource fluctuante (Mace, 2001). Les indicateurs d'exploitation généralement utilisés deviennent alors la mortalité par pêche au MSY (F_{MSY}) qui donne une approximation du MAY et la biomasse associée (B_{MSY}), conditionnellement à l'adoption d'une stratégie d'exploitation caractérisée par une mortalité par pêche constante. Ces trois indicateurs constituent des points de référence cibles⁵ (PRC), c.-à-d. indiquant un état de la pêcherie

⁵Target Reference Point (TRP)

et/ou de la ressource que l'on considère comme souhaitable et vers lequel les actions de gestion, au cours du développement ou de la reconstruction du stock, devraient tendre (Caddy et Mahon, 1996).

1.4.1.2 Changement de paradigme : de la cible à la limite

Les années 1980 et 1990 ont été marquées par un changement de paradigme, d'une gestion centrée auparavant sur une maximisation des captures à une approche de conservation des stocks en empêchant la surexploitation, et s'appuyant sur des valeurs seuils ou points de référence limites⁶ (PRL) (Caddy et Mahon, 1996 ; ICES, 1997). Un PRL indique ainsi un état de la pêcherie et/ou de la ressource que l'on considère non souhaitable, et que les actions de gestion devraient chercher à éviter (Caddy et Mahon, 1996). Le recours aux indicateurs et PRL dans les procédures de gestion a été encouragé et mis en avant par la Convention des Nations Unies sur les stocks de poissons chevauchant la ZEE et les stocks de grands migrateurs (ONU, 1995), et le code de conduite de la FAO pour une pêche responsable (FAO, 1995). Ces instruments internationaux ont ainsi favorisé l'émergence et l'utilisation de points de référence biologiques au sein des organismes scientifiques en charge des évaluations de stocks, améliorant selon certains auteurs la gestion des pêches (Mace, 2001) :

« I believe the use of biological reference points as indicators of overfishing has been taken far more seriously and has achieved more success in ensuring rational exploitation to marine resources than the use of MSY or its proxies as fishing targets »

Cette approche reconnaît en particulier le manque de précision pouvant exister dans l'évaluation de l'état des ressources marines et par conséquent les risques potentiels de dépasser les points cibles (Caddy, 2004). Elle s'inscrit ainsi dans le cadre général de l'approche de précaution pour l'aménagement des pêcheries (FAO, 1996), bien qu'il n'y soit pas explicitement fait référence dans les directives techniques de la FAO (Mace et Gabriel, 1999). Pour Rosenberg et Restrepo (1995), les PRL sont les éléments les plus importants du développement et de l'évaluation de stratégies de gestion suivant une approche de précaution. Ils ont avant tout permis de définir les seuils de mortalité par pêche à partir desquels il est possible de décréter le stock comme surexploité (Sissenwine et Shepherd, 1987). Cependant, plusieurs types de surexploitation existent (par rapport à la cible, de croissance, de recrutement et économique), chacune nécessitant des indicateurs appropriés (Rosenberg et Restrepo, 1995). Les points de référence biologiques

⁶Limit Reference Point (LRP)

utilisés dans les approches monospécifiques reflètent la combinaison de plusieurs composantes des dynamiques du stock (croissance, recrutement et mortalité) en un unique index (Gabriel et Mace, 1999). Cet index est le plus souvent exprimé sous la forme d'une mortalité par pêche (F) ou d'une biomasse (B), qui constituent les variables de référence les plus fondamentales en dynamique des populations (Caddy et Mahon, 1996). Les modèles halieutiques courants à partir desquels peuvent être estimés les points de référence biologiques sont : 1) les modèles globaux 2) les modèles de rendement par recrue et 3) les modèles de biomasse féconde par recrue (Tab. 1.5). Le choix des modèles est dicté par les traits d'histoire de vie et la disponibilité en données de captures, d'abondance relative, stock-recrutement, de mortalité aux âges, de croissance et de maturité (Gabriel et Mace, 1999). En fonction des types de modèles sous-jacents, nous nous limiterons à la présentation des points de référence les plus fréquemment utilisés lors des évaluations scientifiques.

Les modèles globaux et analytiques permettent la spécification de deux points de référence biologiques essentiels : la mortalité par pêche permettant de maximiser les captures (F_{MSY}) et celle conduisant à l'extinction du stock (F_{crash}), bien que cette mortalité prenne une valeur infinie dans le cas des modèles exponentiels de Fox (1970). Au États-Unis, le F_{MSY} longtemps perçu comme un point de référence cible est aujourd'hui considéré dans les textes comme une limite à éviter (NMFS, 1998). Mace (2001) donne cinq raisons à la modification de perception de cet indicateur :

- il est plus facile de dépasser une cible que l'on cherche à atteindre que de se fixer une limite à ne pas dépasser,
- pêcher en deçà du F_{MSY} conduit généralement à de faibles diminutions de captures en moyenne et à des gains importants de biomasse,
- les modèles économiques montrent généralement que les captures maximales économiques sont obtenues pour une mortalité par pêche inférieure au F_{MSY} ,
- traiter le F_{MSY} comme une limite plutôt que comme une cible est en adéquation avec l'approche de précaution recommandée par les organisations internationales,
- traiter le F_{MSY} de chaque stock comme une limite peut être perçu comme une première étape pour la mise en place d'une approche écosystémique des pêches.

1.4.1.3 Approches courantes en gestion des pêches

Basée sur les modèles de rendement par recrue (Section 1.3.1), la mortalité par pêche permettant de maximiser la production moyenne de chaque recrue entrant dans la pêcherie (F_{max}) a également constitué l'un des premiers points de référence en aménagement des pêcheries et a subi, comme le MSY, de nombreux échecs en tant que PRC (Fig. 1.18).

TAB. 1.5 – Points de référence biologiques en halieutique (adapté de Lassen et Sparholt, 2000 et Collie et Gislason, 2001).

Point de référence	Base théorique	Données	PRC-PRL
Points de référence basés sur les modèles de production			
MSY	Prise maximale équilibrée	Modèle global ou analytique	PRC
F_{MSY}	F au MSY	Modèle global ou analytique	PRL
F_{crash}	F menant à l'extinction du stock	Modèle global ou analytique	PRL
Z_{PMB}	Z à la production maximale biologique	PUE et Z	PRC
Points de référence basés sur les modèles de Y/R			
F_{max}	F maximisant le rendement par recrue	M et données de croissance	PRL
$F_{0.1}$	F auquel la pente de Y/R vaut 10% de sa valeur à l'origine	M et données de croissance	PRC
Points de référence basés sur les modèles de SSB/R			
$F_{40\%}$	F donnant 40% de la SSB/R à l'état vierge	M et données de croissance	PRL
F_{low}	F permettant le remplacement de SSB pour 90% des années	Données S/R et SSB/R	PRC
F_{med}	F permettant le remplacement de SSB pour 50% des années	Données S/R et SSB/R	PRL
F_{high}	F permettant le remplacement de SSB pour 10% des années	Données S/R et SSB/R	PRL
F_{loss}	F permettant le remplacement de B_{loss}	Données S/R et SSB/R	PRL
F_{lim}	F correspondant à B_{lim}	Données S/R	PRL
F_{pa}	$F_{pa} = F_{lim} \times \exp(-1,645 \times \sigma)$	Données S/R	PRL
Points de référence basés sur la biomasse			
B_{loss}	SSB la plus faible observée	Données SSB	PRL
B_{lim}	SSB au-dessous de laquelle la probabilité de R est réduite	Données S/R	PRL
B_{pa}	SSB correspondant à F_{pa}	Données S/R	PRL
B_{MSY}	B au MSY	Modèle global ou analytique	PRL
$B_{50\%R}$	B à laquelle R vaut 50% de sa valeur maximale	Modèle S/R	PRL
$B_{20\%}$	20% de la B à l'état vierge	Modèle global ou analytique	PRL

F = Mortalité par pêche ; M = Mortalité naturelle ; Z = Mortalité totale ; SSB = Biomasse féconde ; S/R = stock-recrutement ;

SSB/R = Biomasse féconde par recrue ; PUE = Prise par unité d'effort ; R = Recrutement ; σ = mesure de l'incertitude de l'estimation de F.

Au sein du CIEM, le calcul des points de référence (B_{lim} , B_{pa} , F_{lim} , F_{pa}) varie au cas par cas selon les stocks considérés (Lassen et Sparholt, 2000).

De même que pour le F_{MSY} , F_{max} est ainsi passé d'une cible à atteindre à une limite supérieure de mortalité par pêche à ne pas dépasser (Caddy et Mahon, 1996). Un autre point de référence, le taux de mortalité par pêche pour lequel la pente de la courbe de rendement par recrue en fonction de la mortalité par pêche vaut 10% de sa valeur à l'origine ($F_{0.1}$), a formé la base des avis scientifiques de nombreuses pêcheries d'Atlantique Nord-Ouest pendant des années (Fig. 1.18 ; Gulland et Boerema (1973) cités par Caddy et Mahon (1996)). Cette grandeur, définie de manière relativement arbitraire, renvoie à l'idée bioéconomique qu'une production marginale inférieure à 10% correspond à la limite au-delà de laquelle un accroissement de mortalité par pêche, donc de l'effort, n'est plus économiquement rentable (Caddy et Mahon, 1996).

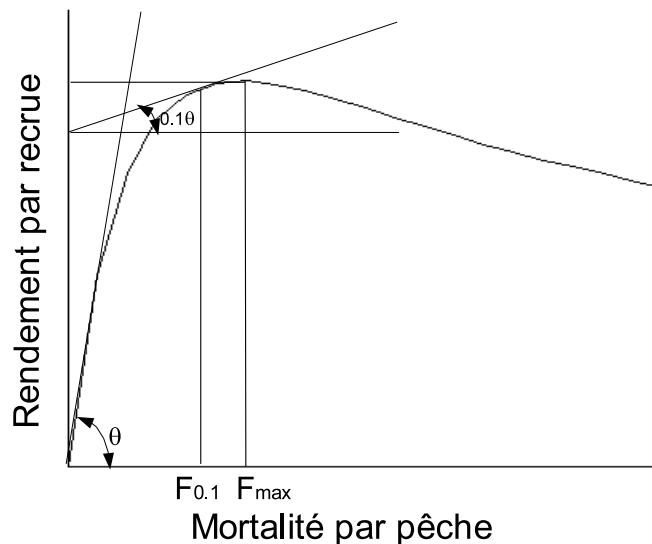


Fig. 1.18 – Spécification des points de référence biologique F_{max} et $F_{0.1}$ à partir d'un modèle de rendement par recrue (Y/R). $F_{0.1}$ est le point de la courbe de Y/R pour lequel la pente d'une tangente à la courbe vaut 10% de la pente d'une tangente à la courbe à l'origine (d'après Caddy et Mahon, 1996).

Par la suite et en combinant les analyses standards de biomasse féconde par recrue et les observations de recrutements, des mortalités pas pêche de référence ont été définies (Sissenwine et Shepherd, 1987 ; Mace, 1994). Les pourcentiles des ratios de survie, observés entre le recrutement et la biomasse féconde qui en est issue, sont utilisés pour définir des mortalités cibles et limites. Suivant les valeurs stock-recrutement observées dans le passé, F_{high} (resp. F_{med} , F_{low}) correspond à la mortalité par pêche qui conduit dans 90% (resp. 50%, 10%) des cas à une biomasse féconde plus faible que celle observée (Fig. 1.19).

Cette méthode présente néanmoins plusieurs limites qui expliquent son relatif abandon dans les procédures d'avis du CIEM, bien que les valeurs de F_{med} soient encore généralement reportées dans les rapports des groupes de travail. En effet, ces points de

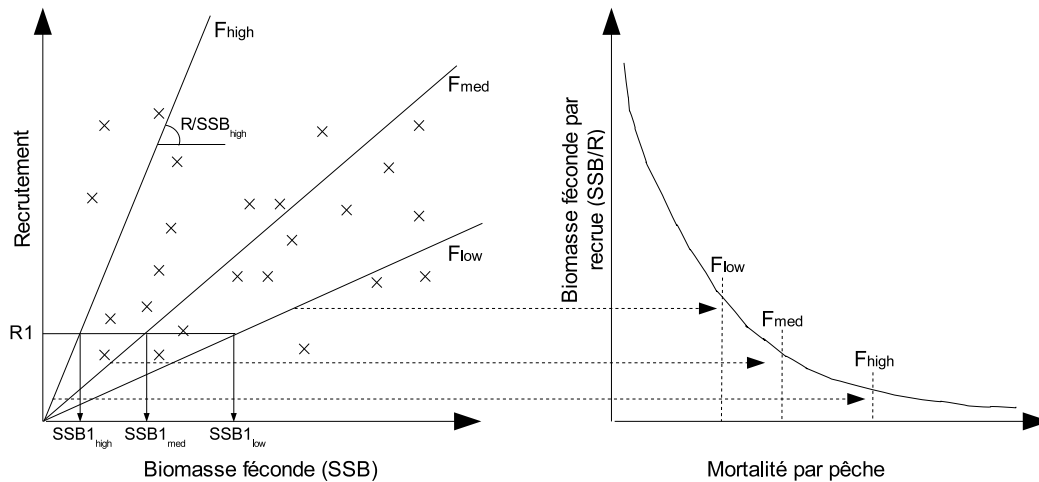


Fig. 1.19 – Points de référence biologiques (F_{low} , F_{med} et F_{high}) issus des modèles de biomasse féconde par recrue (d'après Caddy et Mahon, 1996). À gauche : sur le graphique représentant les valeurs stock-recrutement observées dans le passé (croix), peuvent également être indiquées les droites de remplacement correspondant à différentes mortalités. Ainsi, un recrutement R_1 donnera les $SSB_{1_{high}}$, $SSB_{1_{med}}$ et $SSB_{1_{low}}$, selon qu'une mortalité F_{high} , F_{med} et F_{low} est appliquée à la phase exploitée. Les pentes de chaque droite sont égales à l'inverse du ratio SSB/R , lui-même relié à la mortalité (figure de droite).

référence dépendent de la gamme de valeurs de biomasse du stock observées (Gabriel et Mace, 1999), et rien ne permet de démontrer que les niveaux F_{high} et F_{med} soient nécessaires ou suffisants pour assurer le renouvellement du stock sur le long terme. F_{med} peut également être instable en raison de la structure d'âge du stock et de l'auto-corrélation temporelle présente dans les données des taux de survie (Gabriel et Mace, 1999). Enfin, les points de référence basés sur les modèles de biomasse féconde par recrue apparaissent également dépendants des traits d'histoire de vie des espèces, pouvant évoluer sous l'impact de la pêche (Mace, 1994 ; Rochet, 2000).

L'expression des points de référence limites d'une surexploitation de recrutement en fonction de taux de mortalité par pêche maximaux a l'intérêt de permettre un lien direct avec l'effort qui peut être contrôlé. Rosenberg et Restrepo (1995) considèrent par ailleurs que ces approches offrent plusieurs avantages :

- il existe une base théorique et empirique pour la sélection des PRL,
- les PRL basés sur des mortalités par pêche entraîneront des réductions d'efforts et de captures avant de générer une fermeture totale de la pêcherie lorsque la valeur de la mortalité par pêche approche la valeur de référence,
- l'estimation des PRL peut être établie à partir de jeux de données et d'information sur les traits d'histoire de vie relativement peu importants.

Une gestion uniquement limitée à des valeurs maximales de mortalité par pêche ne permet cependant pas de protéger des stocks en mauvais état. Dans ces situations, le recours à des points de référence spécifiant des niveaux minimaux de biomasse complète l'approche précédente et semble pertinent car : 1) la biomasse est liée plus directement au recrutement que la mortalité par pêche 2) des niveaux minimaux de biomasse permettent d'orienter la gestion même dans le cas d'une surexploitation importante en fixant des références pour une reconstitution du stock et 3) un niveau minimal de biomasse lié à de mauvaises conditions environnementales permet de conserver une minorité d'individus à partir desquels il pourra y avoir reconstitution lorsque les conditions redeviendront favorables (Rosenberg et Restrepo, 1995). La combinaison de PRL pour la mortalité par pêche et pour la biomasse doit ainsi assurer une bonne protection des ressources en contrôlant les évolutions de l'effort de pêche via la mortalité, tout en suivant les fluctuations de la biomasse du stock pour parer à une éventuelle diminution, liée par exemple à de mauvaises conditions environnementales (Rosenberg et Restrepo, 1995 ; Mace, 2001). Cette approche combinant PRL pour la biomasse et la mortalité du stock correspond aux méthodes en vigueur au sein du CIEM depuis plusieurs années. Les points de référence biologiques qui y sont utilisés sont principalement basés sur les valeurs de mortalités par pêche limites (F_{lim}) et d'approche de précaution (F_{pa}), ainsi que les biomasses qui leur sont associées (B_{lim} et B_{pa}) (Fig. 1.20).

Une synthèse réalisée par Lassen et Sparholt (2000) sur les 63 stocks pour lesquels des points de référence sont définis, a montré que les valeurs de B_{lim} sont majoritairement basées sur la biomasse féconde la plus basse observée (B_{loss}), et que les valeurs de F_{lim} s'appuient en grande partie sur F_{loss} (Tab. 1.5). Les procédures d'attribution des valeurs de référence apparaissent ainsi empiriques et se basent majoritairement sur les données stock-recrutement observées, de manière à détecter une diminution du recrutement.

1.4.1.4 Limites et perspectives

Trois sources d'incertitude majeures peuvent affecter une gestion basée sur les points de référence biologiques. Tout d'abord, les PRL qui s'appuient sur des relations stock-recrutement sont peu précis, car il existe un manque cruel de connaissances sur ce type de relation, et par conséquent une grande incertitude sur les valeurs estimées (p. ex. Myers, 1998). De plus, l'évaluation de stock peut être entachée d'erreurs de mesure et de biais conduisant à des diagnostics parfois erronés et limitant alors la pertinence des points de référence calculés (p. ex. Cotter et al., 2004). Enfin, une troisième source d'incertitude est due aux changements possibles des conditions environnementales pouvant affecter la productivité du stock et modifiant ainsi les valeurs des points de référence (p. ex. Jurado-Molina et Livingston, 2002). Toutes les méthodes d'évaluation comportent un

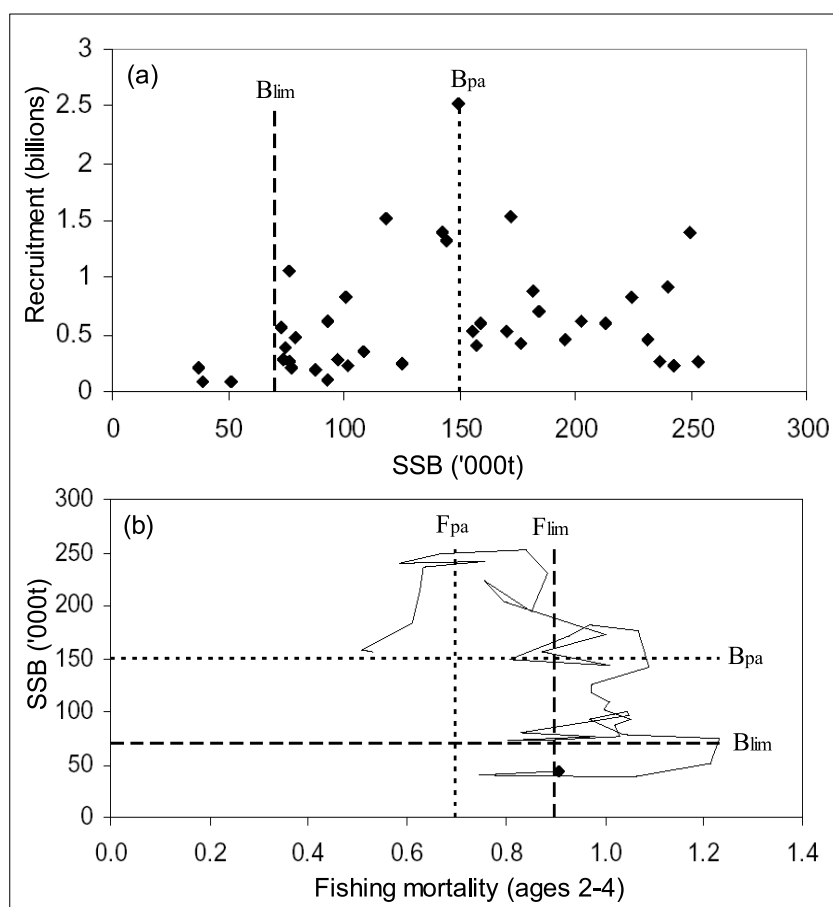


Fig. 1.20 – Exemple de points de référence biologiques utilisés au sein du CIEM pour le stock de Morue (*Gadus morhua*) de mer du Nord (IIIa, IV, VIId) (a) Données stock-recrutement observées dans le passé, à partir desquelles B_{lim} et B_{pa} sont établies (b) Représentation graphique de l'évolution des valeurs de F et SSB observées pour le stock et points de référence biologiques (F_{lim} , F_{pa} , B_{lim} et B_{pa}) associés à une approche de précaution. F_{lim} et F_{pa} correspondent aux mortalités par pêche conduisant respectivement à B_{lim} et B_{pa} (Source : ICES, 2004).

certain niveau d'erreur et/ou de biais. L'un des aspects de la performance d'une méthode pour spécifier des PRL réside dans son aptitude à identifier avec précision un état de surexploitation, malgré l'existence de ces erreurs et biais dans la méthode d'évaluation utilisée (Rosenberg et Restrepo, 1995). Cette propriété correspond à la robustesse et doit être estimée, non seulement au niveau du modèle d'évaluation mais pour l'ensemble de la procédure de gestion (Rosenberg et Restrepo, 1995).

Les indicateurs employés au sein des approches monospécifiques ont globalement peu évolué au cours du temps puisqu'ils demeurent principalement basés sur les variables fondamentales que sont la mortalité par pêche et la biomasse du stock. Plus particulièrement et en dépit de la reconnaissance des limites inhérentes à son utilisation comme objectif de gestion (p. ex. Gros, 2001), le MSY fait toujours partie intégrante

des approches en vigueur dans un grand nombre de pêcheries (p. ex. Die et Caddy, 1997) et a été récemment remis en selle lors du sommet de Johannesburg (United Nations, 2002), notamment sous la forme de la mortalité par pêche qui lui est associée (F_{MSY}) (Mace, 2001). En revanche, la perception des points de référence, qui constituent les repères à partir desquels l'état du stock peut être apprécié, a considérablement été modifiée au cours du temps. L'expansion des pêcheries a progressivement conduit au passage d'un problème de surexploitation de croissance, modélisable de manière fiable par des modèles déterministes et associé à une mortalité par pêche faible et inférieure au F_{MSY} , à un problème de surexploitation de recrutement, mal connu, stochastique et imposant une approche empirique, lié à une mortalité par pêche bien supérieure à F_{MSY} . L'augmentation des niveaux d'intensité d'exploitation au fil des années a ainsi entraîné une profonde mutation des approches halieutiques, passant d'une vision déterministe et optimale de la gestion des stocks à une reconnaissance du caractère complexe et imprévisible des dynamiques des populations exploitées. Une grande diversité de points de référence basés sur différentes classes de modèles a ainsi été développée dans un contexte d'approche de précaution ayant pour objectif principal de déterminer s'il y a ou non surexploitation de recrutement du stock, à partir de laquelle la mise en place de mesures d'aménagement doit être envisagée. Il est important de souligner que les points de référence sont dépendants des hypothèses et incertitudes des modèles à partir desquels ils sont estimés. De plus, ils prennent souvent des valeurs arbitraires et sont fréquemment donnés sans expression de leur variance (Caddy et Mahon, 1996). Malgré ces difficultés, la combinaison de plusieurs indicateurs portant à la fois sur les taux de mortalité maximaux et les niveaux de biomasse minimaux constitue à présent les fondements majeurs des évaluations de stock et doit, lorsqu'elle est appliquée, permettre la protection de la ressource.

1.4.2 Étendre le champ des indicateurs à l'écosystème

Les dimensions multispécifique et écosystémique de l'aménagement des pêcheries prônées par l'AEP appellent au développement d'indicateurs plus globalisants que les indicateurs monospécifiques, ces derniers étant principalement orientés sur l'évaluation des stocks et la mortalité par pêche adaptée à leur conservation. Entre autres, ces approches ne considèrent pas explicitement les relations interspécifiques existant au sein des écosystèmes pouvant affecter les points de référence biologiques, et limiter ainsi leur pertinence (Gislason, 1999 ; Collie et Gislason, 2001). Compte tenu du caractère complexe et imprévisible des écosystèmes marins, le recours à des jeux d'indicateurs afin de caractériser l'état de l'écosystème fait aujourd'hui partie intégrante des recommandations des institutions et organismes en charge des politiques de gestion des ressources marines (p. ex. Garcia et al., 2000). Les indicateurs ont acquis un rôle majeur et légitime

pour permettre le suivi, l'évaluation et la compréhension de l'état des écosystèmes, les impacts des activités humaines et l'efficacité des mesures de gestion (Rice et Rochet, 2005). Dans le contexte halieutique actuel (Section 1.2.3), les approches centrées sur les indicateurs biologiques et écologiques ont pour objectif principal de décrire et analyser certaines des propriétés émergentes des écosystèmes marins soumis à une exploitation intense, afin de mesurer les effets de la pêche à tous les niveaux d'organisation, c.-à-d. de la population à l'ensemble du système. Un grand nombre d'indicateurs ont été proposés (p. ex. Daan et al., 2005a) et renvoient à des mécanismes sous-jacents variés et parfois complexes, rendant leur interprétation souvent difficile (p. ex. Rochet et Trenkel, 2003). Les classifications existantes sont principalement basées sur des classes d'indicateurs (Rice, 2000, 2003), les niveaux d'organisation (Rochet et Trenkel, 2003 ; Fulton et al., 2005) ou les objectifs de gestion poursuivis (Gislason et al., 2000). Nous nous intéresserons dans cette section aux grandes catégories d'indicateurs portant sur les communautés de poissons en sélectionnant quelques exemples illustratifs afin de ne pas s'adonner à une synthèse longue et fastidieuse de l'ensemble des indicateurs disponibles.

1.4.2.1 Comment évaluer « l'état » des écosystèmes ?

Les objectifs de l'AEP visent notamment à améliorer le « bien-être des écosystèmes » et à préserver leur « santé » (p. ex. Ulanowicz, 1992) et leur « intégrité » (p. ex. De Leo et Levin, 1997), en dépit du manque de clarté sur le sens précis de ces termes (Larkin, 1996 ; Calow, 2000 ; Link, 2002b ; Garcia et al., 2003). Lorsque l'on désire évaluer l'état d'un écosystème, il est nécessaire de savoir quelles sont les caractéristiques du système qui déterminent cet état, à partir desquelles il est possible d'établir des indicateurs permettant de le mesurer. Tirant les conclusions du symposium portant sur les effets de la pêche sur les écosystèmes (Hollingworth, 2000), Gislason et al. (2000) ont résumé les objectifs globaux d'une gestion plus écosystémique au maintien :

- de la diversité écosystémique,
- de la diversité spécifique,
- de la variabilité génétique au sein des espèces,
- des espèces directement impactées par l'exploitation,
- des espèces indirectement affectées via les relations interspécifiques,
- d'un équilibre trophique.

Les propriétés directement visées par ces objectifs fondent donc les principaux attributs des écosystèmes qu'il est nécessaire d'intégrer dans l'aménagement des pêcheries. L'étude et la compréhension des impacts de la pêche sur ces propriétés, au travers d'indicateurs et de points de référence associés, doivent ainsi conduire à dresser un bilan de l'état

de l'écosystème (Gislason et al., 2000), et éventuellement permettre de détecter une surexploitation à l'échelle globale (Murawski, 2000). Le tableau 1.6 fournit une liste d'indicateurs pour estimer certaines propriétés des communautés ou des écosystèmes, classées selon la typologie de Rice (2000, 2003). Les réponses de certains indicateurs à la pêche sont ensuite détaillées, en particulier ceux qui seront utilisés dans la suite de la thèse.

• Diversité

Le concept de diversité est intimement lié à l'émergence de l'écologie, visant principalement à la compréhension des facteurs responsables de la structuration et de l'organisation des espèces et des communautés à la surface de la terre (Begon et al., 1996 ; Reynolds, 2002). De nos jours, le maintien de la biodiversité constitue l'un des objectifs majeurs revendiqués par de nombreux traités et codes internationaux (p. ex. CBD, 1992⁷ ; FAO, 1995). La biodiversité renvoie à la notion de résilience et de capacité de résistance des écosystèmes à des impacts anthropiques ou environnementaux (Garcia et al., 2003). Cette relation entre la diversité et d'autres propriétés de l'écosystème comme la stabilité (Tilman, 1999 ; McCann, 2000), la productivité (Cardinale et al., 2002 ; Worm et al., 2002) et la résistance à l'invasion (Stachowicz et al., 1999 ; Kennedy et al., 2002) demeurent des problématiques actuelles, majoritairement étudiées dans le domaine de l'écologie terrestre, et suscitant des débats au sein de la communauté scientifique (Shin, 2000). La diversité peut être mesurée à différents niveaux d'organisation : génétique, spécifique, fonctionnelle et écosystémique. À l'échelle des assemblages et des communautés, la diversité est une combinaison de deux facteurs, le nombre d'espèces (richesse) et leur répartition (équitabilité). Un grand nombre d'indices ont été développés au cours du temps afin de mesurer la diversité (pour une synthèse voir Rochet et Trenkel, 2003) et diffèrent globalement par le poids relatif accordé à chaque facteur (Rice, 2000). Les indicateurs de diversité sont sensibles aux techniques et à l'effort d'échantillonnage, aux échelles de mesure et varient généralement plus sous l'influence des facteurs naturels qu'anthropiques, ce qui limite leur pertinence pour évaluer les effets de la pêche (Rochet et Trenkel, 2003). Malgré l'absence d'un indicateur opérationnel unanimement reconnu (Gislason et al., 2000), et le manque de connaissance scientifique sur la relation existant entre cette propriété des écosystèmes et les processus régissant leur fonctionnement, le maintien de la diversité constitue l'un des objectifs fondamentaux de l'AEP et suit ainsi l'approche de précaution revendiquée par la FAO (FAO, 1996). De nouvelles études devront être conduites dans le futur afin d'améliorer notre compréhension des effets de la pêche sur la diversité, en particulier sur sa composante fonctionnelle au sein des réseaux trophiques (Loreau et al., 2001 ; Duffy, 2002). En ce qui concerne les populations exploitées, le maintien de la diversité spécifique est principalement lié à la pertinence et

⁷Convention on Biological Diversity

TAB. 1.6 – Sélection d'indicateurs quantifiant certaines propriétés des communautés ou des écosystèmes. Les indicateurs utilisés dans l'étude sont indiqués par †.

Indicateur	Source
Indicateurs de diversité	
Équitabilité† (E)	Begon et al., 1996
Indice de Shannon	Shannon et Weaver, 1963
Indice de Simpson	Simpson, 1949
Probabilité de rencontre interspécifique	Hurlbert, 1971
Richesse spécifique† (RS)	Begon et al., 1996
Indicateurs agrégés	
Courbes de K-dominance	Beukema, 1988 (cité par Rice, 2000)
Ordonnée à l'origine du spectre de taille	Pope et Knights, 1982
Pente du spectre de taille	Pope et Knights, 1982
Taille moyenne des individus	Rochet et Trenkel, 2003
Taille maximale moyenne des individus	Shin et al., 2005
Indicateurs de « propriétés émergentes »	
Ascendance	Ulanowicz, 1992
Biomasse ou capture totale† (Y_{tot})	Caddy et al., 1998
Biomasse ou capture de pél., dém., élaém., gad., poissons plats† (Y_{pel} ; Y_{dem})	Caddy et al., 1998
Biomasse ou capture des pisc., benth., planct.	Garrison et Link, 2000
Connectance	May, 1976
Efficacité de transfert	Kozlovsky, 1968
Indice Fishing-In-Balance† (FIB)	Pauly et al., 2000
Indice d'omnivorie du système	Christensen, 1995
Niveau trophique moyen de la biomasse ou des captures† (MTL_B ; MTL_Y)	Pauly et al., 1998a
Production primaire requise† (PPR)	Pauly et Christensen, 1995
Ratio Pelagic/Demersal† (P/D)	Caddy et al., 1998
Ratio de taille (ou poids) entre proies et prédateurs	Jennings et al., 2002c
Spectre trophique de biomasse ou de capture† (STB ; STC)	Gascuel et al., 2005

l'efficacité des indicateurs utilisés par les approches halieutiques conventionnelles (Section 1.4.1).

- Spectre de taille

Les derniers objectifs mentionnés par Gislason et al. (2000) peuvent être rattachés à la fois aux indicateurs agrégés de l'état des écosystèmes et aux mesures de certaines de leurs propriétés émergentes (Rice, 2000). Le spectre de taille en biomasse (ou en nombre) représente la distribution de la biomasse (ou de l'effectif) par unité de surface en fonction de la taille des organismes d'un écosystème (Kerr et Dickie, 2001). Dans l'environnement marin, la forme du spectre de taille est caractérisée par une grande stabilité malgré la variabilité de la composition spécifique des communautés étudiées (Duplisea et al., 1997) (Fig. 1.21). En affectant les poissons de grande taille, favorisant éventuellement un relâchement de prédation sur les individus de petite taille, la pêche est supposée modifier la pente et l'ordonnée à l'origine du spectre de taille (Pope et Knights, 1982 ; Murawski et Idoine, 1992). Cette hypothèse a été testée et partiellement confirmée à partir de données issues de campagnes scientifiques (Rice et Gislason, 1996 ; Bianchi et al., 2000 ; Dulvy et al., 2004 ; Daan et al., 2005a) et de modèles multispécifiques (Rice et Gislason, 1996 ; Gislason et Rice, 1998 ; Shin et Cury, 2004). Benoît et Rochet (2004) ont par ailleurs mis en évidence que la courbure du spectre semblait plus appropriée pour mesurer les effets de la pêche que sa pente. Cependant, les difficultés associées à l'échantillonnage des organismes de petite taille ou de faible intérêt commercial et à l'acquisition de données précédant le développement des pêcheries (Bianchi et al., 2000), ainsi que l'absence de relation pour certains cas d'études et le manque de formalisation théorique des processus en jeu (p. ex. Rice et Gislason, 1996), limitent la compréhension des effets de la pêche sur les spectres de taille. L'utilisation des variables dérivées comme indicateurs de l'état de l'écosystème se révèle alors discutable (Rochet et Trenkel, 2003) et la spécification de points de référence associés particulièrement difficile.

- Apports théoriques du spectre de taille

Au-delà de l'aspect « indicateurs », le développement des modèles de spectres de taille a eu un intérêt plus fondamental dans l'analyse du fonctionnement des écosystèmes marins. En premier lieu, ces approches ont établi, à partir des processus trophiques, une base théorique expliquant la répartition de l'abondance et de la production en fonction de la taille des organismes au sein des communautés pélagiques et démersales (Kerr, 1974 ; Thiebaut et Dickie, 1993 ; Sprules et Goyke, 1994 ; Duplisea et Kerr, 1995). Deux processus distincts ont été proposés pour expliquer la superposition de dômes de biomasse à la tendance linéaire décroissante du spectre à l'échelle globale. Cette dernière serait due aux relations allométriques entre métabolisme énergétique et taille, et abondance et taille des organismes pour les communautés présentant une source d'énergie commune

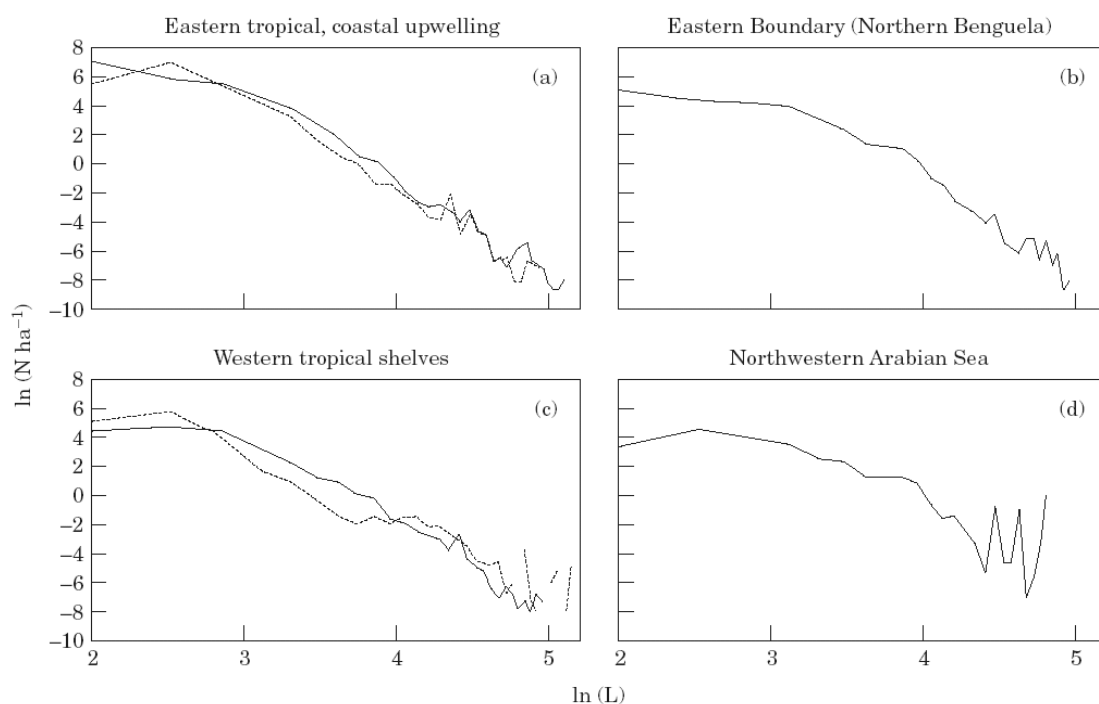


Fig. 1.21 – Exemples de spectres de taille pour différents écosystèmes (extrait de Bianchi et al., 2000)

(« hypothèse d'équivalence énergétique »). Par ailleurs, la présence de dômes serait liée à des ajustements écologiques de la densité des organismes, selon la position trophique qu'ils occupent au sein de l'écosystème (Thiebaut et Dickie, 1993). En complément de ces approches et se basant sur l'émergence des méthodes isotopiques pour estimer le niveau trophique des organismes, Jennings et al. (2001b, 2002b) et Jennings et Mackinson (2003) ont mis en évidence les relations existant entre structure en taille et structure trophique pour des communautés de poissons et de benthos. À partir de ces analyses, il est alors possible d'estimer des indicateurs des propriétés émergentes des écosystèmes tels que les efficacités de transfert entre niveaux trophiques et les ratios de poids entre proies et prédateurs (Jennings et al., 2001b, 2002c). Les fondements théoriques des spectres de taille et certaines relations macro-écologiques ont également permis de développer un modèle prévoyant l'abondance totale de poissons et leur structure en taille dans un écosystème non soumis à l'exploitation (Jennings et Blanchard, 2004). La connaissance de la situation théorique d'état vierge, pour laquelle il est rare de disposer de données (Myers et Worm, 2003), permet ainsi de définir des points de référence pour de nombreux indicateurs de l'écosystème.

- Autres indicateurs basés sur la taille

En parallèle à ces approches, d'autres indicateurs basés sur la taille des organismes, considérée comme facteur clé des processus biologiques et écologiques prenant place

au sein des écosystèmes marins, ont été proposés (Tab. 1.6). Shin et al. (2005) ont réalisé une synthèse des différents indicateurs basés sur la taille en précisant notamment les types de réponses attendus sous l'influence de la pêche. Les indicateurs estimés au niveau des populations ou des communautés sont notamment la taille moyenne, la taille maximale moyenne, la taille moyenne à maturité, la taille moyenne à un âge donné et l'indice de condition de Fulton. En plus de la pente et de l'ordonnée à l'origine du spectre de taille, la majorité des indicateurs décrits apparaissent pertinents dans le cadre d'une AEP du fait des facilités d'acquisition de données nécessaires à leur estimation, des bases théoriques et empiriques solides sur lesquels ils reposent, de leur compréhension aisée et de leur sensibilité à l'exploitation. La concomitance de différents facteurs (environnement *vs.* pêche) pouvant affecter ces indicateurs appelle cependant à l'utilisation simultanée de plusieurs indices et à la multiplication d'approches comparatives afin de discerner les causes des changements observés. Le recours à des directions plutôt que des points de référence semble souhaitable pour ces indicateurs (Section 1.4.3). Enfin, la lenteur de leurs temps de réponse par rapport à une modification de l'intensité d'exploitation limite leur application dans un contexte de gestion à court terme basée sur la spécification de TAC annuels, et illustre leur utilité en tant qu'outils pour une vision stratégique (à moyen terme) de l'aménagement des pêcheries (Shin et al., 2005).

- Indicateurs trophodynamiques

Des indicateurs « trophodynamiques » ont été dérivés des nombreux travaux portant sur la structure trophique et les flux de matière et d'énergie au sein des écosystèmes marins (Tab. 1.6) (Rochet et Trenkel, 2003 ; Cury et al., 2005b). Certains de ces indicateurs ont pour objectif de décrire les changements de composition trophique dus à l'impact de la pêche. En particulier, le ratio entre les débarquements des espèces pélagiques et démerso-benthiques (P/D) (Caddy et al., 1998 ; Caddy, 2000 ; De Leiva Moreno et al., 2000) tend généralement à diminuer lorsque l'intensité de pêche augmente (Rochet et Trenkel, 2003).

En affectant à chaque espèce un niveau trophique moyen, Pauly et al. (1998a) ont mis en évidence une diminution significative au cours du temps du niveau trophique moyen des captures, à l'échelle du globe :

$$MTL_Y = \frac{\sum_{i=1}^n Y_i \times TL_i}{\sum_{i=1}^n Y_i} \quad (1.22)$$

où Y_i représente les captures de l'espèce i , TL_i est le niveau trophique moyen de l'espèce i et n est le nombre d'espèces pêchées.

Les modifications de la composition spécifique des débarquements montrent une tendance progressive à exploiter des espèces de plus en plus bas dans la chaîne trophique. Cet effet « fishing down marine food webs » observé au niveau des débarquements a été confirmé au niveau des biomasses de plusieurs écosystèmes (Christensen, 1998 ; Pinnegar et al., 2002) (Fig. 1.22). Cependant, la relation entre débarquements et biomasses est généralement biaisée en début d'exploitation (Laë et al., 2004). De plus, elle peut être affectée par la demande du marché (Pinnegar et al., 2003a), des développements technologiques (Caddy et al., 1998 ; Caddy et Garibaldi, 2000), des phénomènes d'eutrophisation (Caddy, 2000 ; De Leiva Moreno et al., 2000) et des remplacements d'espèces exploitées par des espèces de faible intérêt commercial (Pinnegar et al., 2002 ; Laurans et al., 2004).

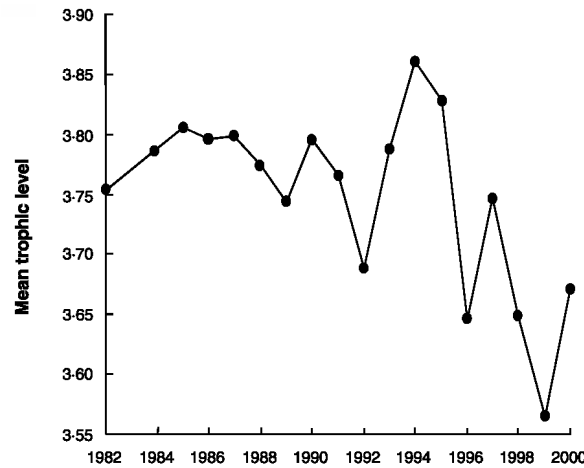


Fig. 1.22 – Exemple d'évolution temporelle du niveau trophique moyen pour la mer Celtique, à partir de données de campagnes scientifiques de chalutage, conduites entre 1982 et 2000 (extrait de Pinnegar et al., 2002).

Basée sur les données de captures et de niveaux trophiques moyens, la production primaire requise est un indice du niveau d'exploitation d'un système (PPR) (Ryther, 1969 ; Pauly et Christensen, 1995). Elle correspond à la production primaire (PP) permettant les captures faites au niveau de l'écosystème, en supposant connue l'efficacité de transfert énergétique :

$$PPR = \sum_{i=1}^n \left(\frac{Y_i}{9} \right) \times \left(\frac{1}{TE} \right)^{(TL_i-1)} \quad (1.23)$$

où Y_i représente les captures de l'espèce i , TE est l'efficacité de transfert énergétique, TL_i est le niveau trophique moyen de l'espèce i . Le calcul de la PPR nécessite d'exprimer le poids frais des individus en carbone, en recourant à un ratio de 9 : 1 (Strathmann (1967) cité par Pauly et Christensen (1995)). Une efficacité moyenne de transfert énergétique dans l'écosystème est généralement considérée, sa valeur pouvant varier entre 10% et 15% (Pauly et Christensen, 1995 ; Ware, 2000). La PPR rapportée à la production primaire moyenne annuelle donne le pourcentage de PP utilisé par la pêche et favorise les comparaisons entre écosystèmes (Pauly et Christensen, 1995).

En se basant sur la PPR, Pauly et al. (2000) ont défini l'indice « Fishing-In-Balance » (FIB) qui compare la PPR d'une année i à celle d'une année de référence 0 et s'exprime lorsque les captures sont détaillées au niveau de l'espèce :

$$FIB = \log \left[\frac{\left(\sum_{i=1}^n Y_{ik} \times \left(\frac{1}{TE} \right)^{TL_i} \right)}{\left(\sum_{i=1}^n Y_{i0} \times \left(\frac{1}{TE} \right)^{TL_i} \right)} \right] \quad (1.24)$$

où Y_{ik} représente les captures de l'espèce i pour l'année k , TL_i le niveau trophique de l'espèce i , TE l'efficacité de transfert énergétique et Y_{i0} les captures de l'espèce i pour l'année de référence.

Cet indice conserve une valeur nulle lorsqu'une diminution dans les niveaux trophiques exploités est compensée par une augmentation des captures (et vice-versa), et s'éloigne de la valeur nulle sinon. Une augmentation du FIB indique ainsi une expansion de la pêcherie ou des effets « bottom-up » d'augmentation de la production primaire. À l'inverse, une diminution du FIB suggère une concentration géographique des pêcheries ou des modifications importantes du réseau trophique sous-jacent (Cury et al., 2005b) (Fig. 1.23). Le MTL, le FIB et la PPR sont le plus souvent estimés en supposant des niveaux trophiques moyens pour chaque espèce, constants dans le temps et dans l'espace. Nous reviendrons plus longuement sur la variabilité des niveaux trophiques dans la section 3.5 du document.

Un grand nombre d'indicateurs sont par ailleurs dérivés des modèles de réseau trophique. Le logiciel EwE (Sections 1.3.3.1 et 1.3.3.2) estime des indicateurs écosystémiques caractérisant le recyclage des nutriments, le nombre de voies énergétiques, la connectance, l'omnivorie, les niveaux trophiques des espèces, les efficacités de transfert, la PPR, les impacts des espèces entre elles et l'ascendance (Christensen et Walters, 2004). Le recours à ces indicateurs facilite ainsi les analyses comparatives bien qu'une standardisation des

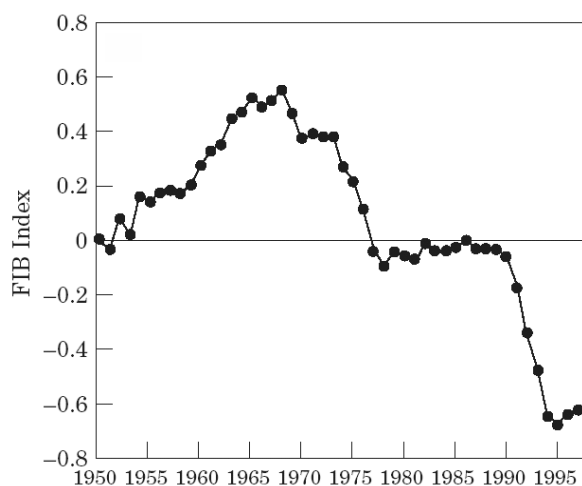


Fig. 1.23 – Exemple d'évolution temporelle de l'indice FIB pour l'Atlantique Nord-Ouest (Zone FAO 21) (extrait de Pauly et al., 2000).

modèles soit nécessaire au préalable, afin de faire le distinguo entre artefacts liés à la structure des modèles et différences réelles des propriétés des écosystèmes étudiés (Moloney et al., 2005).

1.4.2.2 Définir un cadre général de sélection des indicateurs

Les différentes catégories d'indicateurs mentionnées ont pour objectif de quantifier certaines propriétés essentielles des écosystèmes et de décrire la manière dont la pêche peut les affecter. Étant donnée la variété d'indicateurs disponibles, il est nécessaire de mettre en place un processus de sélection afin de choisir les indicateurs les plus appropriés aux objectifs recherchés (Garcia et al., 2000 ; Rice, 2003). Rice et Rochet (2005) ont proposé un cadre général de sélection d'indicateurs pour l'aménagement des pêcheries composé de huit phases : 1) déterminer les besoins des utilisateurs 2) développer un ensemble d'indicateurs potentiels 3) spécifier les critères de sélection 4) évaluer les indicateurs en fonction des critères 5) résumer les résultats des évaluations 6) décider combien d'indicateurs conserver 7) effectuer la sélection finale 8) établir un compte rendu sur les indicateurs. La sélection doit se faire via un processus d'aller-retour entre les scientifiques et les gestionnaires afin de répondre aux objectifs de gestion prédéfinis, et favoriser une bonne compréhension et communication entre les acteurs concernés. Les critères de sélection permettant d'évaluer les indicateurs peuvent se résumer à leur aspect concret, leur base théorique, leur connaissance de la part du public, leur coût, leur aptitude à être mesurés, l'existence de séries de données historiques, leur sensibilité, leur réponse et leur spécificité. L'une des difficultés inhérente au processus de sélection réside dans

l'évaluation de ces critères, qui peut être affectée par des jugements de valeur subjectifs (Rochet et Rice, 2005).

À partir d'entretiens avec des membres du WG 119 et suivant les critères cités, Cury et al. (2005b) ont évalué la capacité de six indicateurs trophodynamiques à mesurer l'impact de la pêche, avant de les appliquer aux écosystèmes du Nord et Sud Benguela : les ratios de capture ou de biomasse, la PPR pour les captures, la production et la consommation, le niveau trophique des captures, l'indice FIB et l'indice d'impact trophique mélangé (p. ex. Shannon et al., 2003). Les valeurs (notes de 1 à 5) varient fortement entre les six indicateurs sélectionnés et suivant les critères évalués. Les résultats montrent en particulier que le niveau trophique moyen des captures et l'indice FIB sont les deux indicateurs qui ont des notes supérieures à 3 pour tous les critères testés. Ils apparaissent comme les indicateurs trophodynamiques les plus adaptés pour mesurer les effets de la pêche sur les écosystèmes marins. L'objectif de telles analyses est ainsi de mesurer la capacité des indicateurs à détecter des changements connus dans les écosystèmes, afin de mettre en évidence leurs avantages et leurs limites, et de sélectionner *in fine* les indicateurs les plus appropriés pour une AEP.

Suivant une approche relativement similaire mais en se basant sur des modèles opérationnels de l'écosystème, considérés comme le « monde réel », Fulton et al. (2005) ont évalué la performance et la robustesse d'un grand nombre d'indicateurs relativement à un ensemble de propriétés des écosystèmes. Cette méthode permet en particulier de générer à moindre coût des jeux de données suivant des scénarii de pêche, des niveaux d'agrégation et des stratégies d'échantillonnage différents, et de tester leur impact sur les indicateurs. Elle repose sur l'hypothèse forte que le modèle opérationnel est capable de reproduire fidèlement le comportement d'écosystèmes réels. L'objectif est d'évaluer les indicateurs dans différentes situations afin de voir s'ils sont à même de reproduire les tendances simulées des propriétés des écosystèmes. Les auteurs montrent notamment que les indicateurs calculés aux niveaux des communautés et de l'écosystème semblent plus pertinents que ceux spécifiés au niveau populationnel pour décrire les évolutions simulées.

Différentes approches de sélection ont été développées au cours des dernières années dans l'optique de promouvoir les approches indicateurs dans le contexte de mise en place d'une AEP. Ceci devrait notamment favoriser une évaluation de l'état de l'écosystème entier, en complément des méthodes monospécifiques centrées sur les populations exploitées. Plusieurs études portant sur la description et la sélection des indicateurs concluent à la nécessité de recourir à un ensemble d'indicateurs pour évaluer l'état des écosystèmes (Rice, 2000 ; FAO, 2001 ; Link, 2002c ; Shin et al., 2005). Ces indicateurs doivent en particulier se focaliser sur différentes propriétés des écosystèmes, être estimés à partir de sources d'information variées et concerner des espèces ou des processus caractérisés par

des dynamiques lentes et rapides (Fulton et al., 2005). Il est par ailleurs nécessaire de séparer les différentes sources responsables des modifications des valeurs des indicateurs (Rice, 2000 ; Blanchard et al., 2005) et spécifier des tests statistiques afin de déterminer si les différences entre les valeurs sont ou non significatives (Rice, 2000).

1.4.3 De l'indication d'un état aux mesures de gestion

1.4.3.1 Spécifier des valeurs de référence

Tout comme pour les indicateurs utilisés en gestion monospécifique, l'interprétation des changements présentés par les indicateurs écosystémiques nécessite de spécifier des valeurs de référence correspondant à des objectifs à atteindre ou des cibles à éviter. Ces valeurs peuvent être déterminées par expertise scientifique, en recourant à des séries temporelles décrivant les « performances du passé » du système, ou en utilisant des modèles mathématiques indiquant leur mode de fonctionnement escompté (FAO, 2001). Malgré l'émergence de nombreux indicateurs et le développement de méthodologies précises pour leur sélection, peu de valeurs de référence ont pour l'instant été proposées car leur spécification ne va pas sans poser de nombreuses difficultés, tant sur les plans théoriques que pratiques.

Une référence « idéale » est la situation à l'état vierge, c.-à-d. en l'absence d'exploitation. Il est cependant rare de pouvoir disposer d'information sur cette situation car les procédures de collecte statistique ont généralement été mises en place après le début des activités de pêche. En se basant sur des théories macro-écologiques, Jennings et Blanchard (2004) ont proposé une méthode pour estimer les structures trophique et de taille à l'état vierge. Dans un premier temps, le spectre de taille exprimé en biomasse permet, à partir d'une relation empirique entre biomasse et production, de calculer l'efficacité de transfert (TE) dans le système. Dans une deuxième étape, le ratio de poids entre proies et prédateurs (PPMR) est estimé suivant la relation entre les niveaux trophiques et le poids individuel des organismes (M) (Jennings et al., 2002c). Dans un réseau trophique structuré en taille, ces deux grandeurs permettent de déterminer la relation décroissante entre énergie et taille des organismes, du fait d'un transfert énergétique inefficace entre proies et prédateurs (Brown et Gillooly, 2003). Les relations macro-écologiques $Biomasse \propto M^{1/4}$, $Energie \propto M^0$ et $Abondance \propto M^{-3/4}$ sont alors utilisées pour recalculer la biomasse et l'abondance dans un écosystème inexploité suivant :

$$\begin{aligned} B &= M^{(\log_{10} TE / \log_{10} PPMR)} \times M^{1/4} \\ N &= M^{(\log_{10} TE / \log_{10} PPMR)} \times M^{-3/4} \end{aligned} \quad (1.25)$$

où B est la biomasse, TE est l'efficacité de transfert, PPMR est le ratio de poids entre proies et prédateurs et M est le poids des organismes.

Les équations précédentes permettent ainsi d'estimer le spectre de taille et les valeurs d'autres indicateurs (poids moyen individuel, niveau trophique moyen, etc.) en l'absence d'exploitation, afin de disposer d'une situation de référence pour quantifier les effets de la pêche dans les écosystèmes. L'application de cette méthode est cependant rendue difficile par la nécessité de disposer d'échantillons importants et non biaisés de la communauté, pour l'ensemble du spectre de taille. Ceci est souvent problématique du fait de la sélectivité des engins utilisés dans les campagnes scientifiques, généralement non adaptés à l'échantillonnage des petites classes de taille. De plus et en dépit des progrès accomplis dans la compréhension des effets de la pêche sur les indicateurs, des insuffisances théoriques subsistent, notamment sur les temps de réponse, l'exclusivité des facteurs en cause et la réversibilité des processus (Rochet et Trenkel, 2003 ; Nicholson et Jennings, 2004 ; Daan et al., 2005b ; Piet et Jennings, 2005). À titre d'illustration, Jennings et Dulvy (2005) et Daan et al. (2005b) soulèvent des interrogations communes : « À partir de quelle pente du spectre de taille peut-on considérer que l'écosystème est modifié de manière irréversible ? Peut-on qualifier ce changement de structure de mauvais pour l'écosystème ? » Ces questions fondamentales sur la pente du spectre de taille sont révélatrices des difficultés globales associées à la détermination de points de référence pour les indicateurs écosystémiques.

Une approche alternative consiste à définir des directions de référence pour les tendances des indicateurs, bien que leur développement et leur justification puissent également poser certaines difficultés. Néanmoins, se rapprocher de la structure de taille et/ou trophique proches de celles de la situation inexploitée apparaît logiquement aller dans le sens d'un impact moindre de la pêche sur l'écosystème (Jennings et Dulvy, 2005). Ces auteurs suggèrent ainsi d'établir un lien entre les stratégies de gestion portant sur les stocks exploités et l'état global de la communauté, mesuré au travers d'indicateurs écosystémiques. Les tendances de ces indicateurs servent alors de surveillance pour la communauté, afin d'évaluer si les modes de gestion en vigueur prennent en compte les considérations écosystémiques définies par l'AEP. Cependant, les périodes de temps requises pour détecter une tendance significative des indicateurs basés sur la taille semblent globalement supérieures à dix ans, et dépendent des gammes de taille prises en compte dans leur calcul (Nicholson et Jennings, 2004 ; Jennings et Dulvy, 2005). Une gestion basée sur ce type d'approche doit donc être envisagée à moyen terme par rapport aux

méthodes conventionnelles le plus souvent conduites sur le court terme, c.-à-d. d'une année sur l'autre.

1.4.3.2 Synthétiser l'information

L'évaluation de l'état de l'écosystème et de ses dynamiques appelle à recourir à un ensemble d'indicateurs pour représenter la totalité des attributs d'intérêt en vue d'une AEP. Afin de disposer d'une vision d'ensemble du système, c.-à-d. selon toutes les composantes décrites, une ou plusieurs valeurs de référence (point ou direction) doivent être idéalement associées à chaque indicateur. La nécessité d'établir un bilan de l'écosystème à partir d'indicateurs correspondant à des propriétés très différentes pose à la fois des problèmes de pondération (peut-on considérer chaque propriété au même niveau?), et de représentation graphique pour communiquer les résultats de manière compréhensible. La pondération des indicateurs renvoie à des thématiques de recherche et de gestion peu abordées dans la littérature, et incombe aussi bien à la communauté scientifique qu'aux décideurs. Étant donné les liens existant entre les propriétés des écosystèmes via les processus physiques, chimiques et biologiques mis en cause, il est possible que l'évolution d'un indicateur dans une « bonne direction » puisse dans certains cas s'accompagner d'une « mauvaise direction » pour un autre indicateur. Il semble alors nécessaire de hiérarchiser les propriétés pour déterminer quelles sont les plus importantes, ceci se faisant en accord avec les objectifs de l'AEP et pouvant différer d'un écosystème à l'autre. De telles questions peuvent en particulier se poser lorsqu'un choix entre plusieurs modes de gestion alternatifs, pouvant conduire à des états différents de l'écosystème, doit être fait.

Pour faciliter l'utilisation des indicateurs dans un système de gestion plus général, ceux-ci doivent être résumés sous une forme compréhensible par les utilisateurs (FAO, 2001). Compte tenu de l'ensemble et de la diversité de facteurs devant être considérés dans l'aménagement des pêcheries, synthétiser toute l'information un en seul indice (p. ex. CAC 40 en bourse) apparaît inapproprié (Caddy, 2002). En gestion monospécifique, des techniques graphiques centrées sur les populations ciblées ont été proposées au sein des groupes d'évaluation de stock (Fig. 1.20). Les indicateurs représentés sont alors exprimés en biomasse ou en mortalité par pêche, deux grandeurs liées entre elles de manière relativement directe. Si l'on s'intéresse aux indicateurs écosystémiques, la représentation devient plus complexe car chaque indicateur décrit une propriété particulière du système, de nature souvent très différente. Certains auteurs ont suggéré l'utilisation de diagrammes en « cerf-volant » représentant sur chaque axe les valeurs d'un indicateur ou son degré de changement, relativement à une situation de référence (Pitcher, 1999; Garcia et al., 2000) (Fig 1.24).

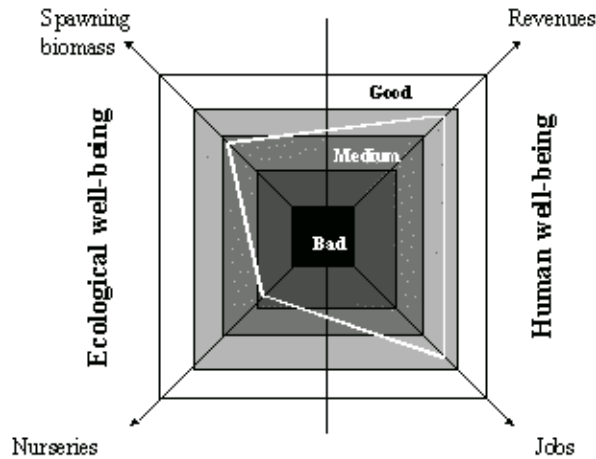


Fig. 1.24 – Diagramme en cerf-volant montrant la position d'une pêcherie (polygone blanc) en relation avec quatre indicateurs : la biomasse féconde, les revenus, les emplois et la qualité des zones de nurserie. L'échelle pour chaque indicateur, de « bon » à « mauvais », est indiquée par l'intensité du dégradé (d'après FAO, 2001).

D'autres méthodes ont été développées en se basant sur des analyses multivariées (Pitcher, 1999 ; Link et al., 2002 ; Collie et al., 2003). Link et al. (2002) ont recouru à un jeu d'indicateurs décrivant des facteurs biotiques (dynamiques trophiques par exemple), abiotiques (forçage physique de type NAO) et humains (effort de pêche et revenus notamment) pour représenter un vaste ensemble de données récoltées entre les années 1960 et 2000 sur le plateau continental nord-est des États Unis. L'information a ensuite été synthétisée par une analyse en composantes principales dont le premier plan factoriel permet de suivre l'évolution de l'état de l'écosystème au cours du temps. En particulier, l'analyse montre que les changements importants observés dans la composition et la diversité de la communauté s'expliquent principalement par les activités de pêche. Compte tenu des relations mises en évidence entre les différents indicateurs, les auteurs concluent à la possibilité de définir des points et des directions de référence multivariés à l'échelle de l'écosystème, de manière analogue à ce qui se fait en gestion monospécifique.

1.4.3.3 Instauration des règles de décision

En dépit des progrès importants réalisés au cours des dernières années dans le domaine des indicateurs écosystémiques, il n'existe aujourd'hui aucun exemple de leur application dans un processus de gestion. Leur développement a permis des avancées essentielles du point de vue fondamental et théorique en promouvant des recherches sur les effets de la pêche à tous les niveaux des écosystèmes. Les débats et discussions ont également permis

de clairement définir ce qu'est un indicateur, ce qu'il signifie, comment il répond à la pêche... Une question essentielle qui se pose maintenant est la question de leur utilisation dans le contexte de l'AEP (Link, 2005). Il y a près de dix ans, Caddy et Mahon (1996) écrivaient déjà :

« Les initiatives qui tendent vers un aménagement au niveau écosystémique en sont au stade d'élaborer des points de référence conceptuels ou des lignes directrices, et/ou de définir les recherches et le suivi nécessaire pour affronter les défis majeurs. [...] En effet, un défi important est de fournir des descripteurs de la santé de l'écosystème, même sans faire référence à l'impact de l'exploitation. Il faudra du temps et des négociations pour convertir ces approches en points de référence, cible ou limite, qui puissent être utilisés régulièrement pour les décisions d'aménagement. »

Considérons l'exemple de la pente du spectre de taille pour un écosystème donné (Section 1.4.2.1). Une littérature abondante est disponible sur cet indicateur, les fondements théoriques en sont relativement bien connus (p. ex. Benoît et Rochet, 2004) et il est maintenant envisageable de définir des points ou des directions de référence pour cet indicateur (Jennings et Blanchard, 2004). Cependant et en admettant que la communauté scientifique ou même la société civile soient à même de pouvoir spécifier une structure de taille donnée pour les écosystèmes, comment peut-on et doit-on s'y prendre concrètement ? Est-il concevable de manipuler de manière délibérée les biomasses relatives des composantes de l'écosystème ? En dépit des relations interspécifiques complexes et imprévisibles au sein des systèmes et des effets du climat pouvant affecter les biomasses, quelles stratégies d'exploitation doivent être mises en place ? De tels changements devraient notamment modifier l'équité du partage des ressources entre les flottilles de pêche et nécessiter une négociation entre les utilisateurs des différentes composantes du réseau trophique (Caddy et Mahon, 1996). De plus et bien que la pêche soit globalement sélective selon des critères de taille, la majorité des engins ciblent préférentiellement des espèces d'intérêt commercial, rarement capturées seules. Le passage d'un objectif de gestion clairement défini à un mode de gestion concret pose donc un certain nombre de difficultés pratiques qu'il sera nécessaire d'aborder dans le futur. Plus généralement, la traduction des indicateurs écosystémiques en décisions de gestion constitue une étape supplémentaire et essentielle de la recherche dans ce domaine, qui demeure pour l'instant peu explorée.

Link (2005) a récemment proposé pour l'écosystème du Golfe du Maine des points de référence cibles et seuils pour un ensemble d'indicateurs écosystémiques (Tab. 1.7). La majorité des seuils sont spécifiés de manière arbitraire à partir de l'expérience accumulée au cours du temps sur les dynamiques du système. L'auteur voit cette approche

comme une première tentative en vue de la transposition des valeurs des indicateurs en actions à entreprendre. Bien que ces valeurs de référence pourront être dans le futur précisées et améliorées, notamment via le développement de modèles multispécifiques ou écosystémiques (Livingston et al., 2005), il semble essentiel de concevoir dès maintenant le lien entre indicateurs et règles de décision, puisqu'une approche de précaution doit toujours être menée en fonction de la meilleure information scientifique disponible.

TAB. 1.7 – Exemple de seuils de précaution et de points de référence limites pour certains indicateurs écosystémiques. Acronymes : pel = pélagiques ; TL = niveau trophique ; pisc = piscivores ; benth = benthivores ; planct = planctonophages ; PP = production primaire (d'après Link, 2005).

Indicateur	Seuil de précaution	Point de référence limite
Biomasse des pélagiques	$B_{pel} > 50\% B_{tot}$	$B_{pel} > 85\% B_{tot}$
Biomasse des TL > 4	$B_{TL4+} > 25\% B_{TL3}$	$B_{TL4+} > 50\% B_{TL3}$
Biomasse des piscivores	Non disponible	$B_{pisc} > B_{benth} + B_{planct}$
Débarquements des espèces ciblées	$Y_{tot} > 5\% PP$	$L_{tot} > 10\% PP$
Pente du spectre de taille	Non disponible	10%
Richesse spécifique	$RS < RS_{min} (3ans)$	$RS < RS_{min} (5 ans)$

1.4.4 Conclusion

L'évaluation de l'état des écosystèmes est intimement liée à la volonté de conserver les services essentiels qu'ils rendent à l'humanité (Christensen et al., 1996). Face à la complexité de leur structure et de leurs dynamiques, une approche envisagée est de s'intéresser à certaines de leurs propriétés supposées nécessaires et/ou caractéristiques de leur fonctionnement. Une part importante du travail en cours sur les approches indicateurs en halieutique porte sur les effets de la pêche sur des indices d'écologie des communautés, sur le développement de nouveaux indicateurs (p. ex. Bundy et al., 2005), leur sélection (Rice, 2000 ; Rice et Rochet, 2005), ou sur la spécification de points et de directions de référence (Nicholson et Jennings, 2004 ; Jennings et Dulvy, 2005). Cependant, très peu d'indicateurs sont reliés de manière claire à la pression de pêche (Daan, 2005), et peu d'études se sont pour l'instant intéressées à la phase d'utilisation des indicateurs et à l'efficacité dont ils pourront faire preuve dans un système de gestion donné (FAO, 1998). Cette dimension opérationnelle, peu abordée au cours du symposium sur les « indicateurs écosystémiques quantitatifs pour l'aménagement des pêches » (Daan et al., 2005a), souligne le chemin qu'il reste à parcourir avant de pouvoir recourir à une gestion basée, au moins en partie, sur des indicateurs écosystémiques (Link, 2005 ; Livingston et al., 2005). Cette évolution nécessitera en particulier des modifications importantes du fonctionnement des organismes en charge de la gestion et la mise en place

de discussions entre professionnels, gestionnaires et scientifiques afin de préciser leurs rôles respectifs, en particulier lors de l'évaluation du risque encouru par la mise en place d'une mesure de gestion donnée (FAO, 1998).

1.5 Conclusion du chapitre

Ce chapitre de synthèse bibliographique a permis d'aborder le contexte global de recherche halieutique dans lequel s'inscrit la majeure partie du travail de thèse. Dans un premier temps, nous avons replacé à l'échelle mondiale les enjeux auxquels sont confrontés les différents organismes et instituts en charge de l'aménagement des pêcheries. En dépit des possibles discussions et débats scientifiques sur le degré de dégradation des ressources et des écosystèmes marins, il est aujourd'hui reconnu que les modes de gestion mis en place depuis plusieurs décennies ne sont pas parvenus à limiter la surcapacité des flottilles de pêche mondiales, associée à la surexploitation de nombreux stocks d'intérêt commercial. Plusieurs facteurs sont considérés responsables de cet échec de la gestion, principalement dû à un mauvais système de gouvernance. Ceci a notamment conduit à un manque d'acceptation de la part des professionnels des modes de gestion en place, entraînant parfois des incompréhensions fortes entre les communautés de pêcheurs et les scientifiques ou les décideurs.

L'AEP a pour objectif principal de promouvoir une vision holistique de la pêche sur les écosystèmes marins, afin de concilier l'exploitation des ressources marines et leur conservation. Elle prône des analyses des effets de la pêche sur toutes leurs composantes, afin de ne pas se limiter uniquement aux impacts sur les stocks exploités, comme cela a été le cas pendant des décennies. Cette reconnaissance d'une dimension globale appelle en particulier au développement de modèles multispécifiques et écosystémiques et au recours à des indicateurs décrivant les propriétés essentielles des écosystèmes. L'Homme a un rôle clé dans cette approche, de par les activités de production qu'il exerce, et fait partie intégrante de l'écosystème. De plus, le contrôle des impacts anthropiques liés à la pêche ne peut se faire qu'au niveau du secteur de production. Aussi, la démarche adoptée tout au long du travail de thèse consistera à se placer à l'échelle d'une région terrestre, le département du Finistère (France), où la pêche occupe une place prépondérante. Notre objectif est ainsi d'établir un lien entre les activités économiques liées à l'exploitation des stocks, et l'état des ressources et des écosystèmes ciblés par la région considérée.

Les différentes approches présentées dans ce chapitre sont complémentaires et seront, au moins pour partie, mises en œuvre sur notre cas d'étude, dans la suite de la thèse. Ainsi :

- l'approche monospécifique est appliquées aux espèces exploitées par le Finistère, en préalable au développement d'un modèle multispécifique, et de manière à modéliser des fonctions de production (cf. Chapitre 2) pouvant être implémentées dans un modèle économique reliant production halieutique et économie régionale (cf. Chapitre 5),
- l'approche indicateurs est utilisée pour décrire et caractériser les grands zones de pêche européennes, et spécifier une direction de référence multivariée, semblant associée à une dégradation des écosystèmes sous-jacents (cf. Chapitre 3)
- la modélisation écosystémique est mise en œuvre de manière théorique dans le cadre d'un simulateur multispécifique permettant d'analyser l'influence des caractéristiques de fonctionnement des écosystèmes sur les fonctions de production et la réponse des écosystèmes à la pêche (cf. Chapitre 4).

Synthèse - Chapitre 1

Ce premier chapitre introduit la majorité des concepts et modèles auxquels il sera fait référence tout au long des chapitres suivants du document. À partir de l'historique de la gestion des pêches et du bilan actuel des pêcheries maritimes mondiales, nous mettons en évidence les arguments plaçant en faveur de la mise en place d'une Approche Écosystémique des Pêches (AEP). Cette volonté d'évolution de l'aménagement des pêcheries vise principalement à prendre en considération les nombreux effets de la pêche sur les écosystèmes. L'AEP ne prétend pas remplacer les approches conventionnelles de gestion, majoritairement orientées sur la conservation des stocks exploités, mais elle a pour objectif d'ajouter une vision plus globale des écosystèmes marins, reconnaissant explicitement la variété de biens et de services qu'ils rendent à l'Homme. Alors que les méthodes halieutiques courantes peuvent être perçues comme la composante tactique (c.-à-d. à court terme) de la gestion des pêches, l'AEP en constitue ainsi la composante stratégique (c.-à-d. à moyen terme).

Parmi les différents domaines de recherche liés à l'émergence d'une vision holistique de la gestion, deux voies majoritaires et complémentaires apparaissent en plein essor. D'une part et en parallèle aux approches globales et analytiques, les modèles halieutiques se sont progressivement étendus et complexifiés, pour passer de la population exploitée comme objet d'étude, à l'ensemble de l'écosystème. Bien que la dimension opérationnelle des modèles multispécifiques et écosystémiques demeure encore limitée, leur développement a favorisé des gains de connaissance importants concernant les processus responsables de la structure et des fonctions des écosystèmes marins. Les progrès récemment accomplis en termes de couplage entre modèles physiques et biologiques laissent à penser que ces outils occuperont dans le futur une place essentielle pour la mise en place d'une AEP.

D'autre part, le recours à des indicateurs décrivant certaines propriétés des écosystèmes permet de s'affranchir en partie de leur caractère complexe et imprévisible. L'objectif est d'évaluer à une échelle globale l'état des écosystèmes et d'appréhender leurs dynamiques. Plusieurs catégories d'indicateurs ont ainsi émergé au cours des dernières années afin de quantifier les effets de la pêche sur les caractéristiques essentielles des écosystèmes marins. Compte tenu de la diversité d'indicateurs disponible, différentes méthodologies ont été proposées pour permettre de sélectionner les plus appropriés aux enjeux de gestion. Néanmoins, la difficulté de distinguer les multiples facteurs déterminant leur valeur, ainsi que les problèmes liés à la spécification de points de référence, restreignent pour l'instant leur transposition en critères de décision. L'intégration des approches indicateurs dans les processus décisionnels appelle notamment à une réflexion de fond sur le passage d'une mesure de l'état de l'écosystème suivant un ensemble d'indicateurs, à des règles de gestion traduites de manière concrète.

Chapitre 2

De la Terre à la Mer : une région dépendante de la pêche, le Finistère

« On ne naît pas Breton, on le devient, à l'écoute du vent, du chant des branches, du chant des hommes et de la mer. »

Xavier Grall

Sommaire

2.1	Introduction	94
2.2	Le Finistère, tradition et identité maritime	95
2.2.1	Une place essentielle de l'activité de pêche	95
2.2.2	Définition d'une typologie des flottilles	100
2.2.3	Espèces et principaux stocks exploités	102
2.2.4	Conclusion	110
2.3	Modéliser les populations exploitées par approche globale .	110
2.3.1	Matériel et Méthodes	111
2.3.2	Résultats	118
2.3.3	Discussion	122
2.3.4	Conclusion	126
2.4	Dynamiques globales et régionales : approche par simulations	126
2.4.1	Matériel et Méthodes	127
2.4.2	Résultats	129
2.4.3	Discussion	133
2.4.4	Conclusion	134
2.5	Conclusion du chapitre	135
	Synthèse - Chapitre 2	137

2.1 Introduction

Les principes édictés dans le contexte de l'approche écosystémique des pêches (AEP) permettent d'établir un cadre général devant favoriser l'élargissement de notre perception des impacts de l'Homme sur les écosystèmes marins (cf. Chapitre 1). Parallèlement, la surexploitation des populations marines et des écosystèmes, peut avoir des conséquences importantes en termes alimentaires, économiques et sociaux, notamment dans les pays et régions où l'activité de pêche occupe une place essentielle. En Europe et mis à part le cas atypique de l'Islande, la pêche représente généralement une très faible part du produit intérieur brut (PIB) des pays. Des études socio-économiques commandées par l'Union Européenne ont cependant permis d'y définir des régions considérées « dépendantes de la pêche » (DG Fisheries, 1992 ; Cofrepêche, 2000). Selon la nomenclature des unités territoriales statistiques, celles-ci correspondent au niveau géographique NUTS III, c.-à-d. à l'échelle du département pour la France. Dans ce chapitre¹, nous nous intéressons au cas du Finistère, premier département français en terme de production halieutique, et considéré comme une des régions les plus dépendantes des activités de pêche en Europe (DG Fisheries, 1992). Nous nous plaçons ici en amont du travail de modélisation économique dont l'objectif principal est d'analyser et de comprendre dans quelle mesure ce département maritime dépend de l'intensité de pêche et de la dynamique des ressources marines qui y sont exploitées. Pour ce faire, nous dresserons dans un premier temps un bilan du secteur pêche du Finistère, caractérisé par une très grande diversité de métiers et d'espèces exploitées. Cette analyse conduira en particulier à une sélection des flottilles et des stocks principalement débarqués dans les ports de pêche du Finistère, de manière à les intégrer dans le modèle d'équilibre général calculable (MEGC) représentant les relations entre les différentes activités économiques du Finistère (cf. Chapitre 5). Dans la deuxième section du chapitre, nous proposerons une méthode combinant modèles globaux et structurés en âge pour modéliser la dynamique des stocks sélectionnés, également en préalable aux approches de modélisation bio-économique qui seront abordées dans la suite de la thèse. La méthodologie développée conduit à des choix de modèles différents selon la nature des données disponibles. La spécification des fonctions de production pour chaque stock permet en particulier d'établir un diagnostic plurispécifique, afin de disposer d'une vision générale de l'état des ressources exploitées par le Finistère. Enfin, dans la troisième section, un modèle de production régionale est

¹Les sections de ce chapitre correspondent à plusieurs parties des rapports scientifiques du projet PECHDEV. Les sections 2.2 et 2.3 ont également fait l'objet d'une communication à la conférence annuelle du CIEM en 2005 à Vigo :

- Chassot, E., Floros, C., Failler, P., Bernard, P., Rouyer, T. et Gascuel, D. (2004). From sea to shore : development of a static Computable General Equilibrium Model for fisheries. Example of the fishing industry in Finistère (France). *ICES CM 2004/FF : 12 (mimeo)*.

développé en vue de réaliser un transfert d'échelle entre la dimension marine des stocks et écosystèmes exploités, et la dimension terrestre du modèle économique développé au niveau du Finistère (cf. Chapitre 5). L'effort de pêche mis en œuvre par les flottilles finistériennes ne représente en effet généralement qu'une part relative de la pression totale exercée sur les stocks.

2.2 Le Finistère, tradition et identité maritime

Le Finistère a un passé historique fortement imprégné par la pêche comme en atteste la présence sur tout le pourtour de la baie de Douarnenez d'établissements de salaison datant de l'Antiquité. À la fin du XIX^e siècle, l'activité économique le long du littoral breton était en grande partie liée à « l'industrie sardinière », dominée par la ville de Douarnenez (Le Boulanger, 2001). L'importance de la pêche pour le département s'explique principalement par sa position privilégiée entre la Manche et le Golfe de Gascogne, par l'étendue de sa façade maritime pouvant en particulier abriter des ports pour les navires, et par la richesse écologique des eaux côtières. Nous présenterons dans cette section un bilan de la pêche dans le Finistère afin d'en souligner les caractéristiques essentielles. La diversité de métiers pratiqués et d'espèces ciblées implique notamment de réaliser des choix pratiques pour modéliser la production finistérienne.

2.2.1 Une place essentielle de l'activité de pêche

2.2.1.1 Le Finistère en quelques chiffres

Le Finistère est le premier département maritime français avec plus de 1 250 km de côte, îles comprises (Fig. 2.1). Sa production totale (pêche et aquaculture, incluant le thon tropical) a été de plus de 300 000 tonnes en 2003, pour un chiffre d'affaires de 355 millions d'euros (DDAM, 2004). Le département contribue ainsi au tiers de l'approvisionnement national en produits de la mer. Les ports du Guilvinec, de Concarneau, Saint Guénolé et Loctudy figuraient en 2003 au palmarès des six premiers ports de pêche français pour les valeurs débarquées. Les sept criées réunies et gérées par la chambre du commerce et de l'industrie (CCI) de Quimper commercialisent le quart de la production nationale. La production de poisson sous criée a constamment diminué au cours des dernières années, pour passer de plus de 80 000 tonnes en 1995 à environ 67 000 tonnes en 2003. Cette diminution des tonnages débarqués s'est cependant accompagnée d'une augmentation continue de leur valeur totale. Elle est passée de moins de 180 millions d'euros en 1995, à environ 200 millions d'euros en 2003 (DDAM, 2004). Les tendances opposées d'évolution

dans le temps, entre tonnage et valeur, se retrouvent également au niveau de la Bretagne (CRPMEM, 2004).



Fig. 2.1 – *Carte du Finistère.*

La flottille finistérienne a diminué fortement au cours des dix dernières années, pour passer de 1 170 navires en 1992 à 849 en 2003. Cette évolution est principalement à rattacher aux plans d'orientation pluriannuels (POP) mis en place par l'UE pour diminuer la surcapacité de pêche (cf. Chapitre 1). La diminution de presque 30% du nombre de navires immatriculés dans le Finistère entre 1992 et 2003 a cependant correspondu à une diminution en puissance et tonnage de l'ordre de seulement 4,5%. Les difficultés associées au renouvellement des vieux bateaux du fait des POP ont ainsi progressivement entraîné un vieillissement de la flotte. En 2003, l'âge moyen des navires bretons était de 21,6 ans.

Parallèlement à l'évolution de la structure de la flotte, les effectifs de marins pêcheurs dans le Finistère sont passés de 5 880 en 1992 à 3 785 en 2003 (DDAM, 2004). Cette baisse du nombre de marins embarqués est variable selon les types de pêche considérés, c.-à-d. les genres de navigation. Elle touche principalement la grande pêche et la pêche côtière, alors que la pêche au large et la petite pêche ont été relativement peu affectées (cf. Encadré). Le recours à de la main d'œuvre étrangère par certains armements thoniers peut cependant expliquer en partie la baisse constatée pour la grande pêche (DDAM, 2004).

Genres de navigation

Petite pêche : activité de pêche pratiquée par tout navire ne s'absentant du port que pour une durée inférieure ou égale à un jour ;

Pêche côtière : activité de pêche pratiquée par tout navire ne s'absentant du port que pour une durée inférieure ou égale à quatre jours, mais supérieure à la journée ;

Pêche au large : activité de pêche pratiquée par des navires s'éloignant habituellement du port pour une durée supérieure à quatre jours, lorsqu'elle ne répond pas à la définition de la grande pêche ;

Grande pêche : activité de pêche pratiquée par tout navire d'une jauge brute égale ou supérieure à 1000 tonneaux, ou par tout navire d'une jauge brute égale ou supérieure à 150 tonneaux s'absentant pendant plus de 20 jours de son port d'exploitation ou de ravitaillement.

2.2.1.2 Une filière importante

En 2003, la filière des produits de la mer représentait un total de près de 11 500 emplois dans le Finistère (DDAM, 2004). En complément de la production, le secteur des pêches maritimes touche une large variété d'organismes et d'entreprises privées.

L'amont de la filière comprend un grand nombre d'activités incluant notamment la construction de navires, la réparation, la mécanique, l'électricité, l'accastillage et la peinture. Il est cependant difficile de circonscrire ces activités à la pêche car les entreprises peuvent viser d'autres débouchés tels que les marchés de la plaisance ou du transport maritime. Ceci rend particulièrement difficile des estimations précises sur les emplois ou la valeur ajoutée créée au sein de l'amont de la filière. On considère globalement que de l'ordre de 1000 personnes y travaillent dans le Finistère (Failler, 2003).

La filière aval inclut principalement les activités qui ont trait à la commercialisation et à la transformation des produits de la mer. La nomenclature de l'Institut national de la statistique et des études économiques (INSEE) ne fait pas de distinction entre les activités de vente de poisson frais, de vente de produits manufacturés et les industries de transformation. Selon Failler (2003), environ 1200 personnes sont employées dans le

secteur du mareyage. Le secteur de transformation inclut à la fois l'achat de la matière première et la production de produits transformés (congelés, conserves, poisson fumé, etc.). La zone de Quimper comprend une vingtaine d'usines qui assurent la vente de presque 50% des produits transformés de Bretagne. Les espèces d'intérêt sont principalement des poissons pélagiques tels que la sardine, le maquereau et le thon qui sont majoritairement mis en conserves. La région de Brest représente également une zone importante de transformation. Elle assure plus de 20% des ventes des produits de Bretagne et est surtout caractérisée par des entreprises de fumage et d'exploitation des algues laminaires. L'ensemble des usines de transformation du Finistère ferait travailler environ 3700 personnes dans une quarantaine d'entreprises (Failler, 2003).

Parallèlement aux activités économiques directement ou indirectement liées à la production halieutique, plusieurs organismes sont présents dans le Finistère afin d'encadrer et d'organiser le secteur des pêches. Cinq comités locaux (Nord Finistère, Douarnenez, Audierne, Le Guilvinec et Concarneau) y représentent l'organisation interprofessionnelle des pêches maritimes et des élevages marins. Ils ont pour objectifs principaux de défendre les intérêts généraux des professionnels et de faciliter l'organisation du secteur, au travers d'actions économiques et sociales notamment. Cinq organisations de producteurs (OPOB², FROM Bretagne³, PROMA⁴, ORTHONGEL⁵, OPCB⁶) exercent également leur activité dans le département. Leur mission initiale était avant tout d'assurer des prix de retrait pour les débarquements invendus et de promouvoir la vente des produits de la mer. Actuellement, leur champ d'activité s'élargit, en particulier via la gestion des quotas de pêche. Les pêcheurs finistériens ont par ailleurs accès au crédit maritime mutuel. Cette banque favorise en particulier l'octroi de prêts pour l'acquisition de bateaux neufs ou d'occasion. Enfin, plusieurs groupements de gestion, coopératives maritimes et associations se sont mis en place au cours du temps. Ils couvrent majoritairement les secteurs des armements, de la transformation, de la commercialisation et de l'avitaillement (DDAM, 2004).

2.2.1.3 Des défis à relever

Compte tenu de la faible efficacité des modes de gestion en vigueur, l'UE a engagé une réforme de la PCP en 2003 (cf. Chapitre 1). La nouvelle politique appelle notamment à réduire la surcapacité des flottilles, à « éliminer progressivement les aides publiques

²Organisation des pêcheries de l'Ouest Bretagne

³Fonds régional d'organisation du marché du poisson en Bretagne

⁴Organisation des producteurs de pêche artisanale Morbihan Loire-Atlantique et Sud Finistère

⁵Organisation des producteurs de thon congelé

⁶Organisation des producteurs conchyliques de Bretagne

aux investisseurs privés »⁷ et à réduire les quotas de nombreux stocks européens. Ces différentes mesures communautaires soulèvent des problématiques fondamentales au sein du secteur des pêches maritimes françaises (Conseil régional de Bretagne, 2004). Compte tenu de l'importance de l'activité de pêche et du rôle économique qu'elle occupe, le Finistère est logiquement affecté par cette réforme.

En premier lieu, l'un des défis majeurs du secteur réside dans le renouvellement de la flotte vieillissante. La diminution des aides européennes accordées à l'achat ou à la modernisation des navires restreint la possibilité de rajeunir la flotte finistérienne. Une partie des équipements des navires pourra cependant être financée jusqu'en 2006, à condition que ceux-ci concernent la sélectivité, la qualité des produits pêchés, la sécurité et les conditions de travail. La refonte de l'actuel instrument financier d'orientation de la pêche (IFOP) en fonds européen pour la pêche (FEP) pour la période 2007-2013 devrait profondément modifier les modalités d'attribution des subventions et inquiète une grande partie de la profession (CRPMEM, 2004 ; Conseil régional de Bretagne, 2004).

Par ailleurs, les mesures de la PCP limitent l'accès des jeunes patrons à la pêche, compte tenu des investissements considérables requis et de la nécessité de faire coïncider l'entrée dans la flotte à la sortie d'un ou plusieurs navires (Conseil régional de Bretagne, 2004). À ces contraintes financières s'ajoute la dureté du métier qui entraîne des difficultés de recrutement, allant jusqu'à des pénuries de main d'œuvre. Ce problème vient d'une certaine désaffection à l'entrée de la profession, avec des inscriptions dans les formations qui demeurent inférieures aux effectifs espérés, et un nombre insuffisant d'élèves qui rentrent réellement dans le monde de la pêche à l'issue de leurs études. Le renouvellement des effectifs est pourtant essentiel en raison du vieillissement des marins et du déséquilibre dans la structure d'âge (Checcaglini et Podevin, 2002). Ces auteurs ont également montré que les problèmes de recrutement proviennent moins d'une désaffection pour la profession que des comportements de défection en cours de vie active de plus en plus fréquents.

La nouvelle PCP est résolument orientée vers une réduction de la surcapacité des flottilles afin d'assurer une meilleure conservation des ressources marines. Cette tendance devrait impliquer dans les prochaines années des réductions importantes de TAC et la mise en place de plans de reconstitution pour les stocks particulièrement surexploités. De telles mesures peuvent avoir des effets à court terme très préjudiciables financièrement pour les segments de flotte concernés. De plus, ils génèrent souvent des dépassements de quotas et des comportements de fraudes, ainsi que des reports sur les espèces dont la gestion est moins réglementée (CRPMEM, 2004).

Finalement, une autre difficulté majeure à laquelle doit faire face la flotte finistérienne est la hausse conjoncturelle du prix du gazole depuis plusieurs années. La majorité des

⁷http://europa.eu.int/comm/fisheries/reform/index_fr.htm

navires, et plus particulièrement les chalutiers, peuvent effectuer de grandes distances pour aller sur les lieux de pêche. Le poste carburant occupe donc une place primordiale dans le compte d'exploitation (DDAM, 2004 ; Conseil régional de Bretagne, 2004). Le prix du carburant affecte en priorité les investissements en faveur de l'amélioration et l'entretien des navires ainsi que les salaires des marins (CRPMEM, 2004). Ce facteur conjoncturel se cumule ainsi avec les restrictions d'aides pour freiner le renouvellement et la modernisation des navires finistériens.

2.2.2 Définition d'une typologie des flottilles

Le département du Finistère est caractérisé par un très grand nombre d'engins et de métiers pratiqués (Guitton et al., 2003 ; Berthou et al., 2004). La taille des navires va des caseyeurs de moins de 12 mètres qui longent les côtes bretonnes, aux chalutiers de plus de 50 mètres qui pêchent au large de l'Écosse ou de l'Irlande. Nous verrons plus loin que le modèle économique implique de définir des types d'exploitation présentant une certaine homogénéité de structure de coûts et de revenus. Nous avons donc défini une typologie qui est présentée ici dans une optique descriptive. Elle sera utilisée ultérieurement dans la modélisation économique dans une optique plus analytique et fonctionnelle. Cette typologie se base sur deux critères : le genre de navigation et le quartier maritime d'origine des bateaux.

2.2.2.1 Genres de navigation

Le genre de navigation est un statut juridique qui définit les droits des bateaux de pêche ainsi que ceux des marins embarqués. Ce titre spécifie en particulier le temps que les navires passent en mer (cf. Encadré, p 97) et le régime de sécurité sociale des marins, géré par l'établissement national des invalides de la marine (ENIM). L'intérêt de s'appuyer sur les genres de navigation est double. D'une part, il existe une relation forte entre la longueur des bateaux, le temps passé en mer et la distance des lieux de pêche (Fig. 2.2).

Les zones de pêche définissent à une échelle globale les types d'espèces ciblées et les coûts de carburant, qui représentent la part majoritaire des dépenses des navires. D'autre part, les titres de navigation précisent les charges sociales dépensées annuellement. Suivant les genres de navigation, la flotte finistérienne a ainsi été séparée en trois flottilles distinctes : la petite pêche (69% des navires), la pêche côtière (7%) et la pêche au large (21%). Malgré le rattachement de bateaux armés à la grande pêche au quartier maritime de Concarneau, ceux-ci n'ont pas été pris en compte dans la construction du modèle d'économie régionale. Ils correspondent à une trentaine de thoniers pêchant au large de

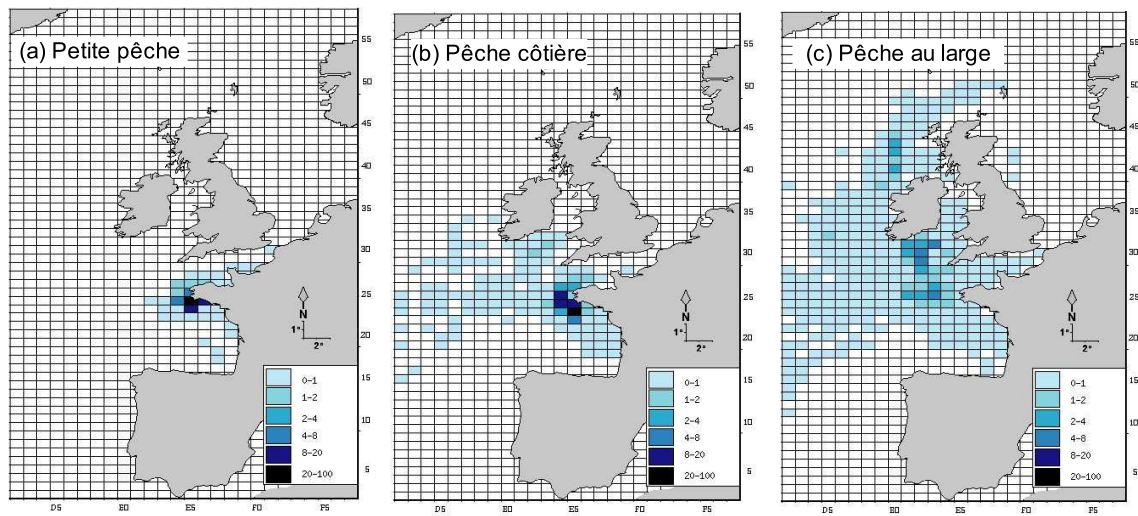


Fig. 2.2 – Cartes représentant l'origine géographique (carrés statistiques) de la valeur totale des débarquements finistériens (exprimée de manière relative) par genre de navigation, pour la période 1995-97 (a) petite pêche (b) pêche côtière (c) pêche au large.

l'Afrique de l'Ouest et dans l'océan Indien. Leur production a atteint 170 000 tonnes en 2003 et a été majoritairement débarquée dans des ports Africains ou des Seychelles, avant d'être généralement transformée sur place et exportée vers la France ou d'autres pays du globe. De plus, la main d'œuvre à bord est principalement étrangère et seule la construction de ces navires a des retombées économiques importantes pour le Finistère. Nous ne tiendrons également pas compte de la flottille des goémoniers basée pour l'essentiel dans le quartier maritime de Brest. La production de laminaire digitée (*Laminaria digitata*) est destinée intégralement à deux usines de transformation finistériennes et dépend principalement de la demande du marché en alginates.

2.2.2.2 Des contrastes nord/sud

Un deuxième critère a ensuite été ajouté afin de segmenter les activités de pêche selon leur localisation géographique. Il est généralement admis que le Finistère présente des types de pêcheries très différents entre la partie nord regroupant les quartiers maritimes de Morlaix (MX), Brest (BR) et Camaret (CM), et la partie sud composée des quartiers de Douarnenez (DZ), Audierne (AD), Concarneau (CC) et du Guilvinec (GV) (Fig. 2.3). Cette distinction est globalement liée à l'histoire des pêcheries, aux tracés des côtes ainsi qu'à la nature des fonds marins. De manière très schématisée, on peut considérer que la partie nord du Finistère est principalement caractérisée par des petites pêcheries artisanales qui ciblent en particulier les crustacés (*Cancer pagurus* et *Maja squinado*) et la baudroie (*Lophius spp.*). À l'opposé, la partie sud du département est dominée par des

pêcheries plus industrialisées qui ciblent un plus grand nombre d'espèces (p. ex. gadidés) et sont caractérisées par des débarquements bien plus importants en termes de tonnage.

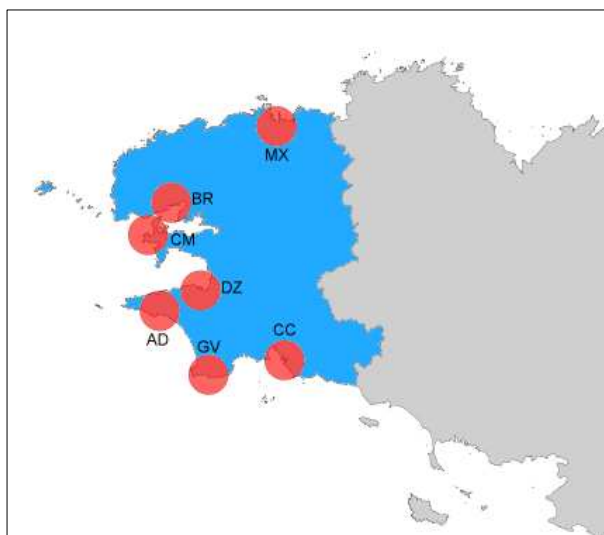


Fig. 2.3 – Carte représentant les quartiers maritimes du Finistère.

Au final, la flotte finistérienne est ainsi composée de six flottilles : petite pêche du nord (PPN), pêche côtière du nord (PCN), pêche au large du nord (PLN), petite pêche du sud (PPS), pêche côtière du sud (PCS) et pêche au large du sud (PLS). Compte tenu de la variété de pratiques de pêche au sein du Finistère, les critères permettent de grandement simplifier le système étudié. L'objectif de cette approche est ainsi de conduire une analyse globale afin de disposer d'une vision générale de la structure de la flotte. Dans un deuxième temps, les flottilles seront intégrées dans un modèle d'équilibre général afin d'estimer à la fois l'effort de pêche qu'elles exercent sur la ressource et l'importance de l'activité de pêche dans toute l'économie finistérienne (cf. Chapitre 5).

2.2.3 Espèces et principaux stocks exploités

Plus d'une centaine d'espèces sont débarquées chaque jour dans les ports du Finistère. Il apparaît cependant nécessaire de se limiter à un nombre raisonnable d'entre elles, dans l'optique de modéliser leur dynamique en fonction de l'effort de pêche exercé et de les intégrer dans le modèle représentant l'économie finistérienne. L'objectif de cette section est donc de spécifier quelles espèces présentent un intérêt économique majeur pour le Finistère. Dans un premier temps, nous nous intéressons à la notion d'espèce plutôt qu'aux populations, car tous les secteurs de la filière, de la production à la consommation, raisonnent en termes d'espèce. Par la suite, nous identifierons les stocks principalement ciblés par les pêcheurs finistériens afin d'établir le lien entre quantités débarquées et

dynamique des stocks. En plus des critères basés sur l'importance des débarquements, nous tenterons également de disposer d'une certaine gamme de situations, afin d'envisager plusieurs scénarii de simulation pour l'application du modèle économique.

2.2.3.1 Données utilisées de qualité variable

En France, les statistiques de captures par bateau de pêche sont obtenues en croisant les informations répertoriées dans les ports de débarquement (données en tonnage et valeur par espèce et catégorie commerciale) avec les captures déclarées dans les livres de bord pendant la même période (engin, effort de pêche et captures par rectangle statistique ou division CIEM). Cependant, ces données concernent essentiellement les chalutiers et les navires hauturiers, le passage en criée n'étant pas obligatoire. Pour les bateaux non soumis au système des livres de bord (longueur inférieure ou égale à 10 m ou temps de pêche inférieur à 24 heures) vendant leur production en criée, des fiches spécifiques sont remplies. Malgré des estimations mensuelles, la qualité des données de captures pour les navires côtiers restants demeure très variable (Guitton et al., 2003).

Ainsi, la qualité et la fiabilité des données dépendent grandement du segment de flotte auquel on s'intéresse. Les données n'incluent généralement pas tout ce qui a trait à la vente directe aux poissonniers, restaurateurs et consommateurs. De plus, elles correspondent aux statistiques officielles de débarquement et non de captures, et ne prennent pas en compte les rejets qui peuvent pourtant représenter une part significative des prises de certaines pêcheries (Morizur et al., 1996). Enfin, la qualité des données peut être affectée par le marché noir, les sous-déclarations et les erreurs faites lors de leur récolte. Ces différents facteurs peuvent être particulièrement importants dans le cas des pêcheries du Finistère nord où la collecte de l'information n'est pas aisée du fait du caractère artisanal des flottilles. L'amélioration de la qualité des données de captures est l'une des clés essentielles pour le suivi des pêcheries. La mise en place de systèmes d'enquête individuels portant sur les activités de l'ensemble des métiers français (sauf la Méditerranée) devrait améliorer considérablement la connaissance des pêcheries dans le futur (Berthou et al., 2004). Par ailleurs, la qualité des données de captures est l'un des principaux facteurs pouvant limiter la justesse et la précision des évaluations de stocks (Mesnil, 2003).

Toutes les données de débarquement sont stockées au sein des centres régionaux de traitement des statistiques de pêche (CRTS) qui dépendent de l'administration nationale. En dépit de demandes répétées auprès de la direction des pêches maritimes et de l'aquaculture (DPMA), nous n'avons pu disposer des données de débarquements récentes, c.-à-d. à une échelle compatible avec les objectifs de l'étude (par flottille, espèce et zone

de pêche). Pour cette raison, les données auxquelles nous ferons référence dans la suite du travail proviennent du projet européen FAIR (CT-96-1993), auquel a participé le département halieutique de l'ENSAR. Elles ont alors été fournies pour l'essentiel par la DPMA et correspondent à une version étendue de la base de données BAHAMAS développée pendant le doctorat de C. Ulrich, pour la période 1995-1997 (Ulrich, 2000). Comme le suggèrent la diminution importante de la production en tonnage au cours des dix dernières années ainsi que l'évolution du nombre de navires et de marins pêcheurs, la flotte finistérienne ainsi que la composition spécifique des débarquements ont été modifiées depuis la période 1995-97. Néanmoins, il est possible de considérer que la structure globale de la flotte finistérienne a été globalement peu affectée en moins de dix ans. En effet, le nombre de navires en Bretagne a principalement diminué en 1992 du fait du plan Mellick, et est demeuré relativement stable entre 1997 et 2003 (Daurès et al., 2005). De plus, on observe entre 1994 et 2003 une relative stabilité de la taille moyenne, de la puissance nominale moyenne, de la jauge moyenne des navires et de la proportion des patrons embarqués par classe d'âge en Bretagne. En ce qui concerne les espèces, les métiers les plus importants (selon le critère du mois d'activité) pratiqués en Bretagne sont demeurés les mêmes entre 1994 et 2003 en Bretagne, bien que leur hiérarchie ait été légèrement modifiée (Daurès et al., 2005). Enfin, les espèces principales en termes de tonnage et de valeur débarquées en 2003 demeurent les mêmes que sur la période 1995-97 (Ofimer, 2004). Ne disposant que des données pour la période 1995-97, le travail a été mené dans une perspective méthodologique puisque l'application de la méthode à des données plus récentes ne pose aucune difficulté majeure.

2.2.3.2 Sélection des espèces principales

La spécification des espèces commerciales principales pour le Finistère est faite selon l'importance qu'elles ont à la fois en termes de tonnage et de valeur au débarquement. Au cours de la période 1995-97, la production par quartier maritime est demeurée relativement constante. Elle est principalement dominée par les quartiers de Concarneau et du Guilvinec qui regroupent environ 80% de la production totale finistérienne (Fig. 2.4).

La contribution de chaque quartier correspond à la production des navires immatriculés dans le quartier par rapport à la production totale du Finistère, quelque soit le port de débarquement. Tous les débarquements issus de navires non finistériens, c.-à-d. non immatriculés dans l'un des sept quartiers maritimes du Finistère, ne sont pas considérés dans la sélection. Ils représentent une part relativement faible des débarquements totaux (Tab. 2.1). En revanche, les débarquements faits par des pêcheurs finistériens dans des ports situés hors du département sont comptabilisés dans la production.

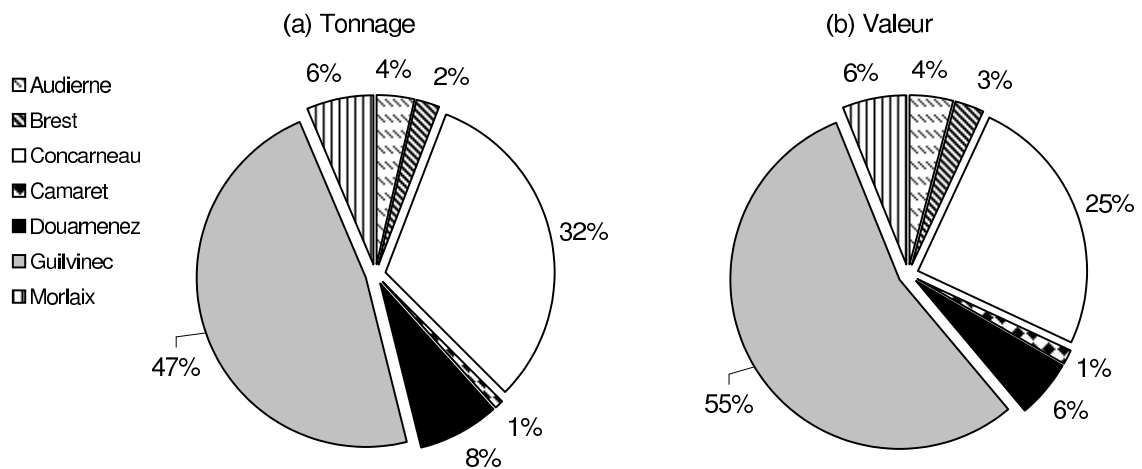


Fig. 2.4 – Part des quartiers maritimes dans les débarquements en (a) tonnage et (b) valeur pour une année moyenne représentant la période 1995-97.

TAB. 2.1 – Part des débarquements (en tonnes) réalisés par les navires finistériens, parmi les débarquements totaux réalisés dans le Finistère pour les 13 espèces sélectionnées.

Espèces	Débar. totaux	Débar. finistériens	Finistère
Baudroie	11 620	10 481	90%
Cardine	3 415	3 028	89%
Églefin	3 432	3 062	89%
Grenadier	2 499	2 493	100%
Langoustine	5 481	4 804	88%
Lieu noir	3 277	3 170	97%
Lingue	2 784	3 097	90%
Merlan	5 557	4 376	79%
Merlu	2 839	2 364	83%
Morue	6 378	5 524	87%
Raie fleurie	3 064	2 896	95%
Sardine	4 508	4 411	98%
Tourteau	3 745	3 559	95%

Les principales espèces capturées varient grandement selon le quartier maritime d'origine des navires (Fig. 2.5). Les espèces correspondant à au moins 3% des captures totales du Finistère, en tonnage ou en valeur ont été conservées. Elles représentent respectivement 73% de la production en tonnage et 69% en valeur. Les espèces d'intérêt majeur sont la baudroie (*Lophius spp.*), la morue (*Gadus morhua*), la langoustine (*Nephrops norvegicus*), la sardine (*Sardina pilchardus*), le merlan (*Merlangius merlangus*), le tourteau (*Cancer pagurus*), le lieu noir (*Pollachius virens*), l'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*),

la cardine (*Lepidorhombus spp.*), la raie fleurie (*Leucoraja naevus*), la lingue (*Molva molva*), le grenadier (*Coryphaenoides rupestris*) et le merlu (*Merluccius merluccius*).

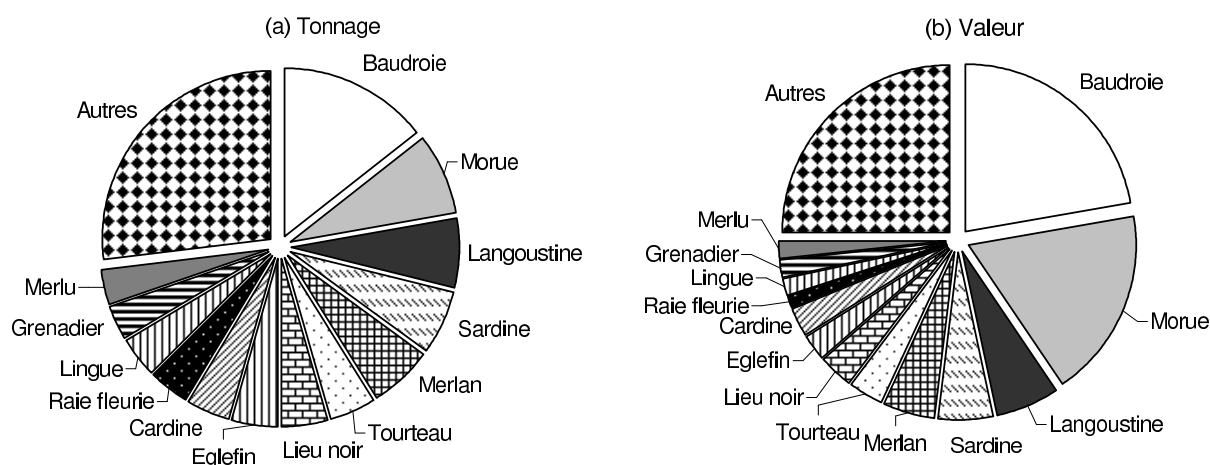


Fig. 2.5 – Part des espèces correspondant à au moins 3% des débarquements en (a) tonnage et (b) valeur pour une année moyenne représentant la période 1995-97.

2.2.3.3 Identification des stocks à modéliser

Suivant la liste d'espèces sélectionnées (Tab. 2.1), plusieurs stocks correspondant à une même espèce peuvent être exploités par les flottilles finistériennes (Tab. 2.2). Afin d'estimer les débarquements provenant des différents stocks identifiés, la base de données a été complétée par une table 'stock' faisant le lien entre les espèces pêchées et l'origine géographique des captures. La distribution des stocks correspond à l'ensemble des sous-divisions et rectangles statistiques considérés au sein des groupes d'évaluation du CIEM (Fig. 2.6).

De manière à appliquer le MEGC au Finistère, les stocks d'importance économique majeure pour le département sont identifiés comme étant ceux qui constituent l'essentiel des captures débarquées (Tab. 2.2). L'ensemble des espèces et stocks non considérés individuellement est regroupé dans un stock « autres », pour lequel un modèle de production sera également défini (Section 2.3). La base de données permet alors d'extraire les prises réalisées sur ces stocks, pour les différentes flottilles de pêche définies précédemment (Tab. 2.3).

Les stocks de baudroie et de cardine sont en réalité composés chacun de deux espèces distinctes : les baudroies commune (*Lophius piscatorius*) et rousse (*Lophius budegassa*) et les cardines franche (*Lepidorhombus whiffiagonis*) et à quatre tâches (*Lepidorhombus boscii*). Pour les baudroies, les captures du stock regroupant les deux espèces ont été

TAB. 2.2 – Liste des stocks principalement exploités par la flotte finistérienne. † indique les stocks qui seront considérés de manière individuelle dans les approches de modélisation.

Stock	Zone
Baudroie†	VIIb-k, VIIla,b,d
Baudroie du Nord	IV, VI
Cardine†	VIIb,c,e-k, VIIla,b,d
Cardine	VIa,b
Églefin de mer Celtique†	VIIb-k
Églefin de Ouest Écosse	VIa
Grenadier†	Vb, VI, VII
Langoustine†	VIIb,c,j,k
Langoustine†	VIIl,f,g,h
Langoustine†	VIIIa,b
Lieu noir†	IIIa, IV, VIa,b
Lingue	Non défini
Merlan de mer Celtique†	VIIe-k
Merlan	VIa
Merlu†	IIIa, IV, VI, VII, VIIla,b,d
Morue de mer Celtique†	VIIe-k
Morue	VIa
Raie fleurie†	Non défini
Sardine	Non défini
Tourteau†	VIIId-e

TAB. 2.3 – Valeur débarquée ('000 €) par les flottilles finistériennes pour les stocks sélectionnés.

Stock	PPN	PCN	PLN	PPS	PCS	PLS
Baudroie VIIb-k, VIIla,b,d	1 290	1 590	716	2 886	4 360	20 722
Cardine VIIb,c,e-k, VIIla,b,d	0	0	119	872	1 328	5 562
Églefin de mer Celtique VIIb-k	0	1	51	0	18	2 714
Grenadier Vb, VI, VII	0	0	0	0	0	2 850
Langoustine VIIb,c,j,k	0	0	0	0	111	2 977
Langoustine VIIl,f,g,h	0	0	362	4	694	11 993
Langoustine VIIIa,b	6	0	0	10 963	3 240	262
Lieu noir IIIa, IV, VIa,b	0	0	0	0	0	2 010
Merlan de mer Celtique VIIe-k	4	1	129	13	70	4 647
Merlu IIIa, IV, VI, VII, VIIla,b,d	3	15	234	3 281	1 504	1 051
Morue de mer Celtique VIIe-k	12	18	264	3	143	7 435
Raie fleurie	7	11	20	223	671	3 424
Tourteau VIIId-e	209	284	2 210	8	0	0
Autres	3 140	2 228	5 347	16 799	4 765	39 362

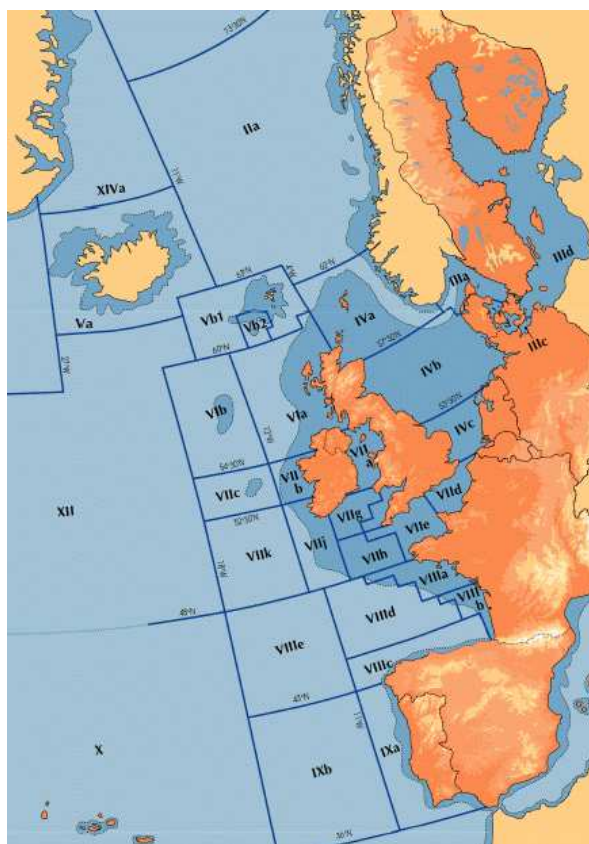


Fig. 2.6 – Carte des sous-divisions CIEM.

calculées en sommant les captures réalisées pour chaque espèce afin de définir un seul modèle de production. Ceci ne pose pas de problème méthodologique pour le type de modèle retenu (Section 2.3) car les caractéristiques biologiques et écologiques des baudroies sont proches (Hilborn et Walters, 1992). En ce qui concerne les cardines, le modèle estimé ne concerne que la cardine franche, seule espèce pour laquelle des données de captures sont disponibles (ICES, 2003d). Le choix de regrouper les espèces restantes dans un stock « autres », ensemble plurispécifique comprenant plus d'une centaine d'espèces, est ici essentiellement contraint par le modèle économique qui requiert que l'ensemble de la production finistérienne soit modélisé. L'estimation d'un modèle a pour principal objectif de reconnaître que le stock « autres » admet un maximum de production, et de disposer de fonctions de production homogènes dans leur forme pour la partie de modélisation économique.

Par ailleurs, la sélection des stocks est également faite dans l'optique d'intégrer une dimension écologique aux scénarii de simulation envisagés avec le MEGC. La majorité de la production halieutique finistérienne provient de la mer Celtique (VIIIf,g,h,j). Les navires y exploitent notamment huit des principaux stocks d'importance économique majeure pour le Finistère. Pour cette région géographique, l'analyse de l'impact de la surexploi-

tation d'un stock par exemple, et de ses conséquences via les relations interspécifiques, sur les fonctions de production d'autres stocks pourrait être simulée. Ceci devrait permettre d'évaluer dans quelles mesures l'exploitation ciblée d'espèces de hauts niveaux trophiques notamment, peut avoir des répercussions sur les débarquements d'autres composantes de l'écosystème, et éventuellement affecter l'ensemble de l'activité économique d'une région.

Les stocks pêchés au nord ouest de l'Écosse (VIa,b) sont uniquement ciblés par la flottille sud de pêche au large. Nous nous intéresserons dans la suite de l'étude aux stocks de lieu noir et de grenadier pour cette zone. En effet, le lieu noir représente une part très importante des débarquements du Finistère malgré un faible prix moyen de vente. Quant au grenadier, c'est une espèce de grand fond à durée de vie longue, très sensible à l'exploitation et pour laquelle de l'information est disponible sur la biologie et la dynamique du stock (Allain, 1999 ; Lorange et al., 2001). En revanche, l'églefin, le merlan et la cardine pêchés dans cette zone, ainsi que la morue et la baudroie, représentent une proportion mineure des captures réalisées en mer Celtique pour les mêmes espèces. De même, la lingue pour laquelle aucune évaluation n'est conduite ne sera pas considérée de manière explicite dans l'approche de modélisation. Il existe néanmoins pour ce stock, tout comme pour le grenadier, un quota et un TAC de précaution. Ces TAC ont notamment pour objectif de définir des droits d'antériorité aux pays qui les exploitent (A. Laurec, com. pers.). Dans le cadre des simulations à conduire avec le modèle économique, l'analyse des effets de différentes politiques de gestion (modification du TAC, taxes, etc.) en vue de protéger le stock de grenadier pourrait constituer des scénarii intéressants, compte tenu de la sensibilité des espèces de grand fond à l'exploitation (Koslow et al., 2000).

Finalement, les deux dernières zones ciblées par les flottilles du Finistère sont le Golfe de Gascogne (VIIIa,b,d) et la Manche (VIIId,e). La sardine principalement exploitée au sein de ces zones a été exclue de la sélection des stocks car elle n'est pas évaluée et demeure sous-exploitée, notamment en raison d'une faible demande du marché. Le merlu et la langoustine constituent donc les stocks d'intérêt majeur pêchés dans le Golfe de Gascogne et sont le plus souvent capturés en même temps par les chalutiers du sud Finistère. Des études ont mis en évidence les problèmes de captures de juvéniles de merlu par les métiers ciblant la langoustine. Ces interactions techniques sont d'autant plus graves qu'un plan de reconstitution a été préconisé pour le stock de merlu par le CIEM (ICES, 2005). Des travaux en partenariat avec les professionnels et portant sur la sélectivité des engins ont eu lieu au cours des dernières années. Leur objectif était de parvenir à expérimenter des systèmes plus sélectifs afin de diminuer de manière significative la mortalité sur les juvéniles de merlu (CRPMEM, 2004). Dans ce contexte, les problèmes d'interactions techniques entre merlu et langoustine apparaissent comme l'un des scénarii possibles de simulation à conduire avec le MEGC.

Pour ce qui concerne la Manche, seul le tourteau contribue à des apports importants en termes économiques à l'échelle du Finistère, particulièrement pour la partie nord du département. Le tourteau étant une espèce très côtière pendant une partie de l'année, l'analyse des conséquences d'une pollution de type marée noire par exemple, pourrait être simulée. Un tel scénario conduirait à une diminution drastique des débarquements de tourteau et pourrait avoir des effets dans toute l'économie finistérienne.

2.2.4 Conclusion

Le Finistère est le premier département français en terme de production halieutique. Il est notamment caractérisé par une extraordinaire diversité de pratiques de pêche, liée à une tradition maritime séculaire et un littoral marqué par une grande richesse écologique. L'ensemble de la filière pêche emploie plusieurs milliers de personnes et tous les secteurs y sont représentés, de la construction navale à la transformation des produits de la mer. Dans ce contexte, l'objectif de l'étude n'est pas de s'intéresser de manière détaillée à l'ensemble des flottilles ou métiers qui s'y pratiquent, comme cela peut se faire dans certaines analyses bio-économiques (p. ex. Ulrich et al., 2001), mais d'avoir une vision globale de l'impact de la pêche à l'échelle du département. Ceci permet de s'affranchir de la qualité très hétérogène des données, particulièrement mauvaise pour ce qui concerne la petite pêche artisanale. L'approche menée a ainsi conduit à définir les principales flottilles du Finistère selon des critères simples à appréhender et pertinents en termes de lieux de pêche et de coûts économiques associés. Ces flottilles représentent le secteur économique de production halieutique dans le MEGC (cf. Chapitre 5). Suivant l'importance des espèces débarquées et à partir de leur origine géographique de capture, les principaux stocks d'intérêt commercial majeur pour le Finistère ont également été définis. Ces stocks permettent d'établir le lien entre les produits halieutiques débarqués, transformés et/ou consommés au sein de la région, et la connaissance que l'on a de leur dynamique dans les écosystèmes marins.

2.3 Modéliser les populations exploitées par approche globale

Afin de comprendre les relations de dépendance pouvant exister entre les ressources marines exploitées et les différents secteurs de la filière pêche du Finistère, la production générée par les flottilles finistériennes est modélisée. Cette section vise à présenter la méthodologie générique retenue pour spécifier des modèles de production pour les stocks

sélectionnés et le stock « autres ». Cette méthodologie a été appliquée de façon standard pour les cinq régions européennes correspondant aux différents cas d'étude du projet PECHDEV. Les modèles de dynamique des populations estimés pour chaque stock seront ensuite intégrés au MEGC (cf. Chapitre 5).

2.3.1 Matériel et Méthodes

2.3.1.1 Deux types de modèles globaux

Une approche de type modèle global a été retenue pour définir les fonctions de production des stocks exploités. Ce choix s'explique pour plusieurs raisons. Tout d'abord, le lien entre le module économique du MEGC et les modèles biologiques se fait via les captures, qui correspondent aux produits de la pêche dans la matrice représentant les relations entre les différents secteurs économiques de la région (Matrice de comptabilité sociale; cf. Chapitre 5). Les captures réalisées sur chaque stock sont calculées dans le MEGC selon une combinaison du capital et du travail de chaque flottille, ainsi que du niveau de biomasse du stock. D'un pas de temps à l'autre, la biomasse de chaque stock évolue en fonction des captures réalisées par les flottilles finistériennes. Le recours à un modèle global permet de ré-exprimer directement la biomasse au temps $t+1$ en fonction des captures au temps t . À l'inverse, l'expression analytique de la biomasse en fonction des captures dans un modèle structuré en âge est impossible. Dans un modèle global, la croissance, la mortalité et le recrutement sont regroupés dans le terme de fonction de production et une seule variable d'intérêt est décrite, la biomasse exploitée. Le terme de mortalité par pêche F dans ce type de modèle renvoie ainsi à une proportion de la biomasse exploitée alors que la mortalité par pêche dans un modèle structuré en âge correspond au coefficient d'une fonction exponentielle qui s'applique aux effectifs et non à la biomasse. De plus, les modèles globaux sont des modèles simples qui ont peu de paramètres et ne requièrent pas de jeux de données importants pour leur estimation. Leur simplicité doit permettre d'intégrer par la suite des relations interspécifiques et/ou des effets de l'environnement.

En Europe, les connaissances disponibles sur les stocks de poissons sont très hétérogènes. Notamment, la biologie et l'écologie des espèces exploitées depuis plus d'un siècle comme les gadidés sont particulièrement bien étudiées. Ces stocks ont représenté pendant des décennies l'essentiel des captures réalisées dans l'Atlantique Nord, et leur évaluation a été mise en place très tôt par le CIEM (cf. Chapitre 1). À l'inverse, très peu de connaissances existent pour un grand nombre d'espèces, tant du point de vue biologique qu'halieutique. Compte tenu de cette hétérogénéité dans les données, des modèles distincts ont été spécifiés selon le type d'information disponible : modèles généralisés (Pella et Tomlinson,

1969 ; Éq. 1.3) lorsqu'un diagnostic de rendement par recrue est disponible et modèles exponentiels (Fox, 1970 ; Éq. 1.2) estimés empiriquement sinon.

Les différences essentielles observées quant à l'information disponible sur les dynamiques des stocks se retrouvent au niveau du Finistère. Alors que la majorité des stocks sélectionnés font l'objet d'évaluations annuelles au sein du CIEM, d'autres sont mal renseignés. Pour tous les stocks pour lesquels des diagnostics de rendement par recrue sont estimés par les groupes de travail du CIEM, des modèles généralisés ont été ajustés. En revanche, peu d'information existe pour le tourteau de Manche, la langoustine de mer Celtique (ICES, 2003b) et le stock « autres », qui regroupe toutes les espèces débarquées par les navires finistériens et non sélectionnées. Dans ce cas, des modèles de type exponentiel ont été définis de manière empirique. Les données de rendement par recrue et de recrutement moyen proviennent des rapports des groupes de travail du CIEM et de l'ACFM. Ces derniers peuvent être téléchargés sur le site internet du CIEM pour les années les plus récentes. Les données de captures ont été extraites de la base de données du CIEM à partir du logiciel FishStatPlus. Les paramètres de mortalité naturelle requis pour les modèles exponentiels émanent de la littérature ou d'avis d'experts.

- Rendement par recrue et modèles généralisés

Les méthodes standards d'estimation de modèles globaux pour des stocks pleinement exploités ou surexploités depuis plusieurs années, ne permettent généralement pas d'ajuster un modèle global. Il est en effet rare de disposer de données de captures et d'efforts en début d'exploitation, et la partie droite de la courbe de production, caractérisée par des efforts de pêche élevés, est grandement dépendante du recrutement qui peut présenter des variations interannuelles très importantes. En revanche, la partie de la courbe de production, pour laquelle il n'y a pas encore surexploitation de recrutement, peut être approximée par des modèles de rendement par recrue. En effet, un modèle de rendement par recrue (Y/R) donne les captures obtenues à l'équilibre à partir d'une recrue, c'est à dire si un diagramme d'exploitation constant était appliqué pendant toute la durée de vie du poisson (Section 1.3.1.2). Dans ce cas, les captures (ou effectifs) au sein d'une pseudo-cohorte sont équivalents à ceux obtenus à l'équilibre pour une cohorte. Les modèles analytiques reposent en particulier sur l'hypothèse que les taux de mortalité naturelle et les poids aux âges sont constants dans le temps, aussi il est classiquement admis que les processus densité-dépendants qui affectent la population résultent de la densité-dépendance existant au niveau des stades de pré-recrues (Cushing, 1975 ; Shepherd, 1982). Ces processus exprimés de manière heuristique dans un modèle global sont donc uniquement inclus dans la relation stock-recrutement pour un modèle analytique. En se basant sur ce principe, (Maury, 1996) a utilisé des modèles globaux et de rendement par recrue estimés pour une même population afin d'extraire des modèles

globaux les phénomènes de densité-dépendance et de « reconstruire » des relations stock-recrutement.

Dans la présente approche, nous nous appuyons sur des principes identiques à ceux énoncés par Maury (1996), mais l'analyse est réalisée en sens inverse puisque nous partons du modèle analytique et d'une relation stock-recrutement déterministe et empirique, pour estimer un modèle global de production. Le modèle de rendement par recrue apporte ainsi de l'information sur la forme du modèle global alors que la relation stock-recrutement permet d'inclure des phénomènes de densité-dépendance et de tenir compte d'une surexploitation de recrutement non prise en compte dans le modèle de rendement par recrue. Chaque point d'équilibre du modèle global ($Y_e(F)$) estimé correspond donc au produit du rendement par recrue ($Y/R(F)$) obtenu à l'équilibre sous hypothèse de recrutement constant, et du recrutement ($Re(F)$) déterminé par la relation stock-recrutement. Cette relation exprime de manière déterministe le recrutement espéré pour un niveau de biomasse féconde donné, donc pour un niveau de mortalité par pêche donné, et ne tient pas compte des fluctuations possibles de l'environnement et de leur impact sur le nombre de recrues. Dans un premier temps, nous considérons un recrutement moyen espéré, supposé indépendant de la mortalité par pêche :

$$Y_e(F) = Y/R(F) \times \bar{R} \quad (2.1)$$

où Y_e représente les captures à l'équilibre du stock, F est la mortalité par pêche, Y/R est le rendement par recrue et $\bar{R}$ est le recrutement moyen, qui correspond généralement à une moyenne géométrique des recrutements estimés sur plusieurs années.

Des modèles de production généralisés sont ainsi estimés pour tous les stocks pour lesquels des courbes de rendement par recrue sont disponibles ou peuvent être calculées. Pour cela, un modèle est ajusté à la courbe de production à l'équilibre donnée par l'équation 2.1. La flexibilité des modèles généralisés permet d'obtenir de très bons ajustements (Fig. 2.7). Les paramètres des modèles (r , taux intrinsèque de croissance; K , capacité biotique et m , paramètre de forme) et leurs intervalles de confiance sont estimés avec la fonction `nls` (Nonlinear Least Squares) du logiciel R (R Development Core Team, 2006), en faisant appel à un algorithme de Gauss-Newton.

- Surexploitation de recrutement

L'hypothèse de recrutement constant pour l'ensemble des valeurs de mortalité par pêche, et par conséquent de biomasse du stock, est une hypothèse forte voire irréaliste, sur laquelle nous reviendrons. Elle présuppose qu'aucune relation n'existe entre la biomasse féconde et le recrutement. Bien que cette hypothèse soit utilisée de manière standard

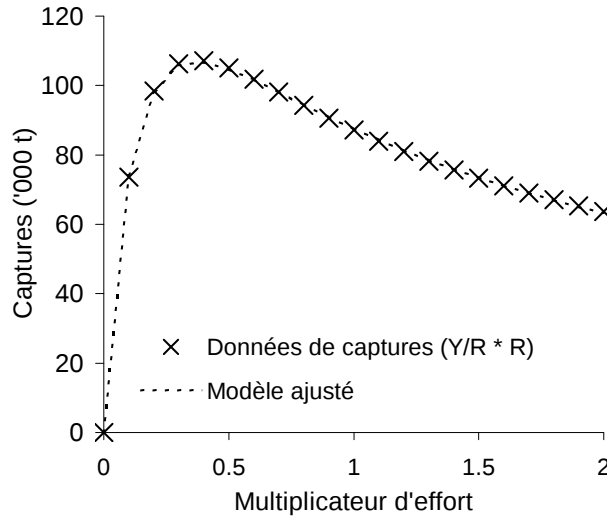


Fig. 2.7 – Illustration pour la baudroie (VIIb-k, VIIla,b,d) de l'ajustement d'un modèle de production généralisé à des données de captures calculées comme le produit du rendement par recrue par un recrutement moyen espéré.

pour les stocks pour lesquels nous disposons de données de rendement par recrue, un modèle de production biologique alternatif est proposé à travers l'exemple de la morue de mer Celtique, en considérant une surexploitation de recrutement possible pour de fortes valeurs de mortalité par pêche. Au sein du CIEM, la définition des points de référence limites à partir desquels on peut caractériser la surexploitation d'un stock se fait de manière empirique en recherchant la biomasse féconde (B_{lim}) à partir de laquelle il y a « décrochement » du recrutement, c'est à dire une diminution importante du nombre de recrues (méthode dite de « régression segmentée »). Suivant cette approche et parallèlement à une relation stock-recrutement de type Beverton et Holt (1957), le recrutement moyen est séparé en deux parties : (a) un recrutement constant pour des valeurs de mortalité par pêche allant de 0 à F_{lim} , correspondant à la moyenne géométrique des années précédentes et (b) une décroissance linéaire du recrutement de F_{lim} à F_{crash} , mortalité par pêche menant à l'extinction du stock :

$$R = \begin{cases} \bar{R} & \text{si } F < F_{lim} \\ \frac{\bar{R}}{F_{lim} - F_{crash}} R - \frac{\bar{R} \times F_{crash}}{F_{lim} - F_{crash}} & \text{si } F \geq F_{lim} \end{cases} \quad (2.2)$$

où R est le recrutement, $\bar{R}$ le recrutement moyen, F la mortalité par pêche. F_{lim} et F_{crash} les valeurs de mortalité par pêche limite et crash (Tab. 1.5), généralement disponibles dans les rapports des groupes de travail du CIEM. Comme pour l'hypothèse de recrutement constant, un modèle généralisé est ajusté au produit du recrutement par le modèle de rendement par recrue afin d'en estimer les paramètres (Fig. 2.8).

Cette modification de la fonction de production peut néanmoins entraîner des modifications des valeurs de MSY et F_{MSY} , du fait de l'ajustement aux données de captures modifiées pour les efforts élevés. Aussi, il est nécessaire de contraindre le modèle de production en fixant le MSY et le F_{MSY} aux valeurs estimées pour le modèle calculé sous hypothèse de recrutement constant. Ceci revient à imposer le F_{max} comme F_{MSY} , et à fixer le MSY aux captures correspondant à cette mortalité. Une surexploitation de recrutement apparaît en effet peu probable pour des niveaux d'effort proches du maximum des captures.

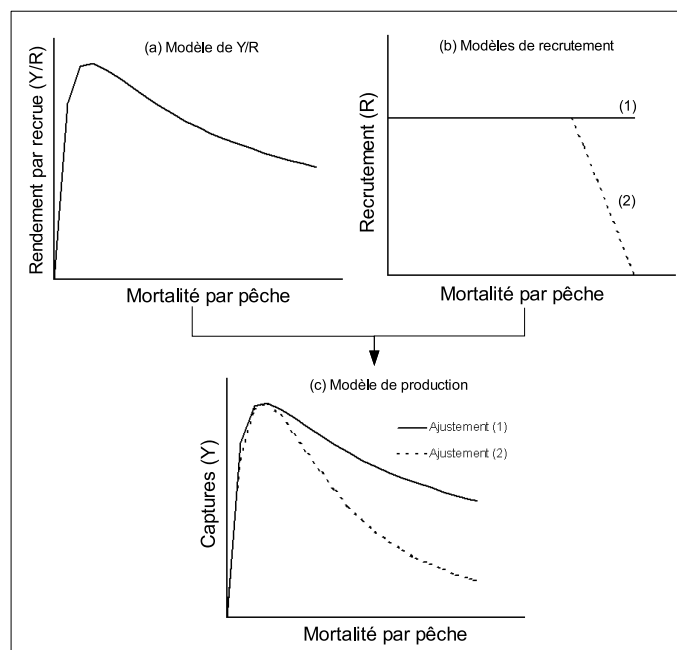


Fig. 2.8 – Schéma conceptuel de la méthode utilisée pour estimer des modèles de production. La multiplication du rendement par recrue (a) par le recrutement (b ; constant ou variable) donne une courbe de production équilibrée (c), sur laquelle un modèle généralisé peut être ajusté, de manière à estimer les paramètres.

- Environnement pauvre en données et modèles exponentiels

Pour les stocks non soumis à quota, aucune évaluation n'est disponible. Le modèle économique requiert néanmoins une fonction de production. Dès lors, des modèles exponentiels (Fox, 1970) sont estimés suivant une approche empirique basée sur les séries temporelles de captures. Dans un premier temps, les paramètres du modèle exponentiel, c.-à-d. le taux intrinsèque de croissance (r) et la capacité biotique (K), sont ré-exprimés en fonction du MSY et de la mortalité au MSY (F_{MSY}) :

$$\begin{cases} r = F_{MSY} \times \ln \left(\frac{MSY \times \exp(1)}{F_{MSY}} \right) \\ K = \frac{MSY \times \exp(1)}{F_{MSY}} \end{cases} \quad (2.3)$$

L'approche nécessite que le MSY et les captures annuelles (Y_{curr}) puissent être estimés à partir de la série temporelle de données de captures, et/ou selon le jugement d'experts. Par ailleurs, conformément à l'approximation de Gulland (1971), le F_{MSY} est supposé égal à la mortalité naturelle du stock. La mortalité par pêche dans la situation actuelle (F_{curr}) est alors estimée en résolvant par itération l'équation des captures à l'équilibre du modèle exponentiel :

$$Y_{curr} = K \times F_{curr} \times \exp \left(\frac{-F_{curr} \times \ln(K)}{r} \right) \quad (2.4)$$

À partir de la série temporelle de données de captures, une démarche très largement empirique et sur laquelle nous reviendrons a été adoptée :

- lorsqu'il existe un maximum dans la série, le MSY est calculé par convention comme la moyenne arithmétique des captures pour une période de 10 ans, définie de part et d'autre de l'année du maximum. Puisque deux solutions sont possibles pour l'équation 2.4, la mortalité par pêche actuelle est spécifiée selon la connaissance de l'état du stock, c.-à-d. sous- ou surexploité,
- lorsque le maximum des captures est observé pour les dernières années, le stock est supposé être au MSY. Sa valeur est estimée comme la moyenne des captures pour les 10 dernières années,
- lorsque aucun maximum n'est observé dans la série, le MSY est fixé conventionnellement et suivant une approche de précaution, à la moyenne des captures pour les 10 dernières années.

2.3.1.2 Conversion en valeur

Quelque soit la forme du modèle biologique retenu, un lien doit être établi entre les débarquements dans les ports finistériens exprimés en valeur, et la production biologique correspondant à une biomasse produite par le stock pendant une période de temps et exprimée en tonnage. Le lien entre économie et biologie est fait sous une double hypothèse d'équilibre biologique et économique (cf. Chapitre 5). Aussi, les équations modélisant

ces équilibres doivent être établies dans la même dimension. Dans le MEGC, tous les prix sont exprimés en multiplicateurs, relativement à la situation de référence, c.-à-d. la situation initiale après calibration du modèle. Les prix n'apparaissent donc pas de manière explicite dans le modèle et c'est la variation des prix par rapport à la situation de référence qui est analysée dans les résultats de simulation. La conversion entre tonnage et valeur doit donc se faire directement via les fonctions de production biologique. Les prix moyens de débarquement (€/kg) ont ainsi été calculés comme le ratio entre les valeurs et tonnages débarqués pour chaque stock sur la période 1995-97. Les modèles globaux ont été ajustés sur les données de captures exprimées en valeurs (€), après avoir multiplié la production de chaque stock par sa valeur unitaire.

2.3.1.3 Fonction de production locale

Les stocks ciblés par les flottilles finistériennes peuvent faire l'objet d'une exploitation par d'autres navires de pêche. Aussi, la seule connaissance des captures du Finistère ne permet pas d'appréhender la dynamique des populations, qui dépend de la pression de pêche totale s'exerçant sur les stocks. Il apparaît ainsi nécessaire de réaliser un transfert d'échelle de la dimension terrestre du Finistère, à la dimension marine de l'aire géographique des stocks exploités. Dans un premier temps, le ratio entre les captures finistériennes et les captures totales est calculé pour une année moyenne représentant la période 1995-97. Ceci permet d'évaluer le degré de dépendance de la dynamique des stocks exploités vis-à-vis de l'effort de pêche exercé par les flottilles finistériennes. Les captures totales pour chaque stock sont alors extraites de la base de données du CIEM. La résolution du modèle économique se faisant sous l'hypothèse d'équilibre des captures, le paramètre d'échelle (α) doit en réalité être estimé à partir des modèles de production biologiques à l'équilibre. α est ainsi calculé pour chaque stock comme le ratio entre les captures finistériennes dans la situation actuelle (1995-97) et les captures totales équilibrées, issues des modèles globaux estimés.

2.3.1.4 Diagnostic plurispécifique

Dans un premier temps et suivant l'information disponible, l'état des stocks exploités par le Finistère est présenté dans la situation actuelle. Par la suite, l'agrégation des différentes fonctions de production pour des valeurs de multiplicateurs d'effort évoluant de 0 à 2 par rapport à la situation actuelle, complète ce bilan et donne une vision globale de l'état des stocks exploités par la flotte finistérienne (Gascuel et Ménard, 1997 ; Ulrich et al., 2002). Il est ainsi possible d'établir un diagnostic de l'état des stocks dans la situation actuelle, et de caractériser à une échelle globale leur réponse à l'activité

de pêche (Ulrich, 2000). L'analyse se veut principalement qualitative et holistique afin d'appréhender les tendances générales des captures et des biomasses sur un ensemble de stocks, sous hypothèse qu'ils sont indépendants, à la fois du point de vue des relations interspécifiques et des interactions techniques. Ces hypothèses seront discutées. Les captures finistériennes ne représentant qu'une part relative des captures totales faites sur chaque stock, le diagnostic plurispécifique est conduit sur la biomasse totale (en tonnes) de l'ensemble des stocks exploités, et sur les captures (en tonnes) réalisées par les flottilles finistériennes. Dans cette première approche, la part des captures finistériennes pour chaque stock (α) est supposée constante, quelque soit les valeurs de multiplicateur d'effort. Ceci implique que les efforts des flottilles finistériennes et du « reste du monde » évoluent de la même manière. Nous reviendrons sur cette hypothèse à la section 2.4.

2.3.2 Résultats

2.3.2.1 Modèles globaux

- Paramètres des modèles

Le tableau 2.4 présente les paramètres des modèles estimés pour l'ensemble des stocks exploités. Les stocks pour lesquels des modèles généralisés ont été utilisés ont des valeurs du paramètre de forme (m) inférieures à 1, et des valeurs du taux intrinsèque de croissance (r) négatives. Les courbes de production correspondantes présentent alors un plateau de captures pour des efforts importants, impliquant une résistance à la surexploitation. Ces résultats sont dus à l'hypothèse de recrutement constant, quels que soient les niveaux de biomasse féconde du stock.

- Surexploitation de recrutement

La prise en compte d'une décroissance de recrutement, pour une mortalité par pêche supérieure à F_{lim} , conduit à une modification de la courbe d'équilibre pour l'exemple de la morue de mer Celtique (Fig. 2.9). Si aucune contrainte sur les valeurs de MSY et F_{MSY} n'est considérée lors de l'ajustement du modèle généralisé aux valeurs de captures équilibrées, la courbe d'équilibre tend à se décaler vers le haut et la droite de la courbe estimée sous hypothèse de recrutement constant. Dans ce cas, le modèle estimé selon le critère statistique des moindres carrés s'ajuste aux faibles valeurs de captures observées pour des mortalités par pêche élevées. Les valeurs de MSY et F_{MSY} sont alors modifiées et plus importantes que pour le modèle estimé sous hypothèse de recrutement constant, ce qui semble peu réaliste. En revanche, si une contrainte est imposée afin que les valeurs de MSY et F_{MSY} soient fixées aux valeurs observées pour un recrutement constant,

TAB. 2.4 – Paramètres des modèles exponentiels ($m = 1$) et généralisés ($m < 1$) pour les stocks d'importance majeure du Finistère. r est le taux intrinsèque de croissance, K est la capacité biotique, m est le paramètre de forme et B_{curr} est la biomasse à l'équilibre dans la situation actuelle (en '000 €).

Stock	r	K	m	B_{curr}	Prix (€/kg)
Baudroie (VIIb-k, VIIIa,b,d)	-0,06	5 683 694,2	0,43	393 529,4	3,62
Cardine (VIIb,c,e-k, VIIIa,b,d)	-0,10	1 859 500,1	0,55	204 330,3	2,93
Églefin (VIIb-k)	-0,31	90 227,9	0,45	24 668,3	1,03
Grenadier (Vb, VI, VII)	-0,02	660 611,7	0,09	135 939,4	1,14
Langoustine (VIIb,c,j,k)	3,69	216 311,0	1,00	79 576,4	5,99
Langoustine (VIIf,g,h)	3,70	230 368,9	1,00	84 748,0	5,90
Langoustine (VIIIa,b)	-0,12	1 090 885,3	0,50	109 356,4	7,01
Lieu noir (IIIa, IV, VIa,b)	-0,06	4 887 832,7	0,32	443 526,7	0,85
Merlan (VIIe-k)	-0,09	389 644,2	0,15	63 132,3	1,18
Merlu (IIIa, IV, VI, VII, VIIIa,b,d)	-0,15	3 538 713,5	0,53	470 243,3	2,59
Morue (VIIe-k)	-0,12	394 854,1	0,41	17 302,6	1,86
Raie fleurie	-0,37	134 544,1	0,62	40 361,0	1,50
Tourteau (VIId-e)	2,48	241 707,1	1,00	88 919,1	1,82
Autres	6,62	15 583 912,2	1,00	5 733 000,9	2,87

le modèle estimé apparaît plus cohérent et présente alors une plus grande sensibilité à l'exploitation, c.-à-d. des valeurs de captures plus faibles pour des efforts de pêche élevés.

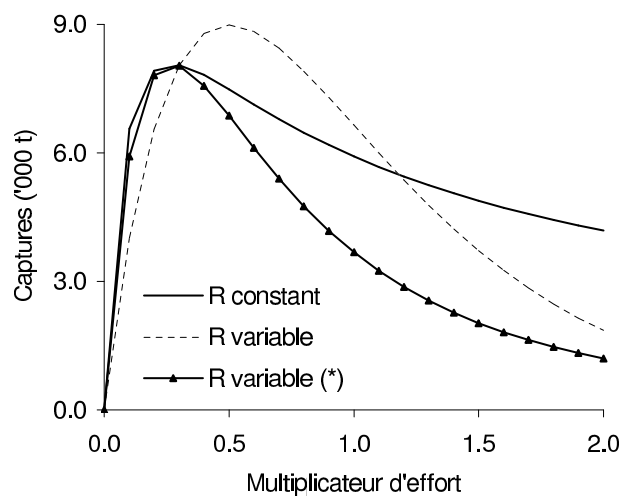


Fig. 2.9 – Courbes de production équilibrée pour la morue de mer Celtique estimées en supposant un recrutement constant (trait continu) et une surexploitation de recrutement, avec (triangles noirs) et sans (trait pointillé) contrainte sur le MSY et F_{MSY} (voir texte pour détails).

2.3.2.2 Fonction de production locale

À partir de la base de données de captures du CIEM, la part des débarquements finistériens par rapport aux captures totales de chaque stock peut être estimée (Tab. 2.5). Le Finistère représente une part importante des captures faites sur certains stocks tels que la langoustine VIIa,b et l'églefin VIIb-k. Ceci illustre la possible dépendance du secteur vis-à-vis de l'état de ces stocks. À l'inverse, les populations distribuées sur une large zone (p. ex. merlu) sont généralement ciblées par de nombreuses flottilles provenant de différents pays. Pour cette raison, ils ne représentent qu'une part mineure des débarquements du Finistère. Ceci se vérifie également pour les stocks localisés loin des côtes bretonnes et donc faiblement exploités par la flotte finistérienne par rapport à d'autres flottes de pêche (p. ex. lieu noir). Les valeurs du paramètre α estimées à partir des modèles de production à l'équilibre sont généralement proches des valeurs calculées à partir des données de captures.

TAB. 2.5 – Part des débarquements des flottes finistériennes dans les captures totales pour les différents stocks identifiés. Part F. correspond aux valeurs observées pour la période 1995-97 et α représente la valeur estimée à partir des modèles globaux pour une situation à l'équilibre.

Stock	Captures tot.	Débar. F.	Part F.	α
Baudroie (VIIb-k, VIIa,b,d)	28 930	8 708	30%	0,361
Cardine (VIIb,c,e-k, VIIa,b,d)	15 100	2 687	18%	0,219
Églefin (VIIb-k)	7 367	2 701	37%	0,356
Grenadier (Vb, VI, VII)	7 943	2 475	31%	0,307
Langoustine (VIIb,c,j,k)	4 619	516	11%	0,129
Langoustine (VIIf,g,h)	4 344	2 213	51%	0,513
Langoustine (VIIa,b)	4 133	2 064	50%	0,513
Lieu noir (IIIa, IV, VIa,b)	93 000	2 357	3%	0,020
Merlan (VIIe-k)	20 051	4 120	21%	0,244
Merlu (IIIa, IV, VI, VII, VIIa,b,d)	49 133	2 346	5%	0,055
Morue (VIIe-k)	12 092	4 229	35%	0,715
Raie fleurie	5 971	1 833	31%	0,503
Tourteau (VIId-e)	11 479	1 490	13%	0,137
Autres	24 966	886 266	3%	0,031

2.3.2.3 Diagnostic plurispécifique

Les treize stocks d'intérêt majeur ciblés par les navires finistériens sont pleinement exploités ou surexploités (Tab. 2.6). L'information provient majoritairement des rapports de l'ACFM. Le tourteau de Manche a été considéré au MSY selon un avis d'expert (D.

Latrouite, pers. com.). Le stock « autres » a été supposé au MSY, aucune tendance nette n'ayant été observée dans la série temporelle de captures (Section 2.3.1.1).

TAB. 2.6 – État des stocks pêchés par la flotte finistérienne et source d'information correspondante.

Stock	État	Source
Baudroie (VIIb-k, VIIa,b,d)	Surexploité	2004 - ACFM : 02
Cardine (VIIb,c,e-k, VIIa,b,d)	Surexploité	2004 - ACFM : 02
Églefin (VIIb-k)	MSY	2004 - ACFM : 03
Grenadier (Vb, VI, VII)	Inconnu	2004 - ACFM : 04
Langoustine (VIIb,c,j,k)	MSY	2003 - ACFM : 18
Langoustine (VIIf,g,h)	MSY	2003 - ACFM : 18
Langoustine (VIIa,b)	Surexploité	2003 - ACFM : 18
Lieu noir (IIIa, IV, VIa,b)	MSY	2004 - ACFM : 07
Merlan (VIIe-k)	MSY	2004 - ACFM : 03
Merlu (IIIa, IV, VI, VII, VIIa,b,d)	Surexploité	2004 - ACFM : 02
Morue (VIIe-k)	Surexploité	2004 - ACFM : 03
Raie fleurie	MSY	Heessen 2003
Tourteau (VIIId-e)	MSY	D. Latrouite, pers. com.
Autres	MSY	Supposé

En termes de captures, la pêcherie est proche du MSY (environ 64 000 tonnes) mais présente une surexploitation en terme de mortalité par pêche, principalement liée aux stocks de cardine, baudroie et morue (Fig. 2.10a). Malgré l'existence d'un plateau autour du MSY, l'augmentation de l'effort devrait entraîner une diminution des captures totales. L'hypothèse de situation de MSY pour le stock « autres » a cependant des conséquences importantes sur le diagnostic. La fonction de production pour ce « stock » intègre un grand nombre d'espèces et doit être considérée avec précaution. En excluant ce stock, le diagnostic global devient légèrement plus pessimiste puisque l'augmentation de l'effort semble toujours associée à une diminution des débarquements. La prise en compte de phénomènes de surexploitation de recrutement pour des niveaux de biomasse faible, comme illustrée à travers l'exemple de la morue de mer Celtique, devrait conduire à un diagnostic encore plus pessimiste, c.-à-d. des captures plus faibles pour un effort croissant. Les niveaux de biomasse dans la situation actuelle, relativement à la situation à l'état vierge, varient grandement entre les stocks (Fig. 2.10b). Pour certains d'entre eux, la biomasse est affectée par une pression de pêche relativement peu intense et représente de l'ordre de 35% de la biomasse initiale (p. ex. tourteau). En revanche, les stocks de baudroie et morue semblent particulièrement affectés par l'exploitation (moins de 10% de la biomasse initiale). Au niveau global, la biomasse totale dans la situation actuelle représenterait environ un cinquième de la biomasse à l'état vierge.

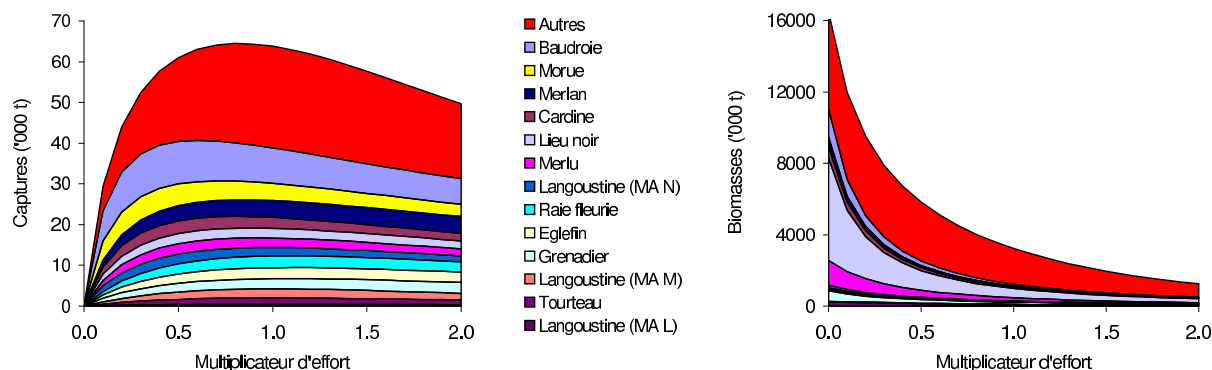


Fig. 2.10 – Courbes des (a) captures finistériennes et des (b) biomasses totales, empilées pour les stocks d'intérêt commercial majeur pour le Finistère et le stock « autres ». Conventionnellement, les courbes sont exprimées en fonction d'un même multiplicateur d'effort, qui serait appliqué indistinctement à chacun des stocks, par l'ensemble des pêcheries concernées.

2.3.3 Discussion

Une composante clé du projet PECHDEV réside dans le lien entre les dynamiques des populations exploitées et l'économie de la région étudiée. Ceci nécessite en particulier de spécifier les modèles de production biologique pouvant être utilisés dans ce type d'approche holistique. Cette section met par ailleurs en évidence les difficultés liées à l'estimation des paramètres des modèles, dans un contexte de données de nature très hétérogène. La méthodologie retenue est ainsi basée sur des méthodes *ad hoc*, contraintes par la structure du module économique et par la disponibilité en données biologiques.

2.3.3.1 Des données hétérogènes

La nécessité de définir des modèles de production pour tous les stocks sélectionnés, afin de les intégrer dans le MEGC, a mis en exergue le manque de connaissance disponible pour de nombreuses populations commerciales de poissons, crustacés et mollusques d'Europe. En l'absence d'évaluations, les modèles de production ont été estimés suivant une approche empirique nécessitant une série temporelle de captures et des hypothèses fortes sur la dynamique du stock. Cette méthode requiert en particulier de connaître la distribution géographique des stocks, parfois mal connue (Lemoine et Pawson, 1993), de manière à pouvoir disposer des données de captures. L'état des stocks dans la situation actuelle doit également être connu afin de déterminer le niveau de mortalité par pêche actuellement en vigueur. Lorsque cette information fait défaut, les stocks ont été considérés au MSY, suivant une approche de précaution. Bien que cette hypothèse

puisse sembler *a priori* contre-intuitive dans le cas de stocks surexploités, elle permet de traduire toute augmentation de l'effort de pêche par une diminution des captures (Ulrich, 2000).

Par ailleurs, l'échelle d'étude a logiquement conduit à une sélection de stocks principalement exploités par les flottilles semi-industrielles et industrielles du Finistère sud (cf. section 2.2.3). Une grande partie des espèces ont été regroupées dans un stock « autres » et n'apparaissent pas explicitement dans l'analyse. Ces espèces, surtout ciblées par la petite pêche, ne font souvent l'objet que de mesures techniques (p. ex. taille minimale) et sont particulièrement mal renseignées du point de vue des statistiques de captures. Elles représentent pourtant l'essentiel des débarquements pour une majorité des pêcheurs finistériens. Néanmoins, ce choix reste logique dans une optique de modélisation de la contribution globale du secteur pêche à l'échelle du département.

2.3.3.2 Choix de modélisation

L'estimation des paramètres des modèles globaux est généralement basée sur des séries temporelles de captures et d'efforts et peut poser certaines difficultés, suivant le degré d'information contenue dans les données et la méthode utilisée (Section 1.3.1.1). La méthodologie présentée au cours de cette section ne s'inscrit pas dans cette démarche puisqu'elle s'appuie sur les modèles analytiques estimés au sein des groupes de travail du CIEM, ou sur une méthode empirique basée sur les données de captures. Afin de conduire des évaluations par les méthodes globales classiques, la collecte de données de captures et d'efforts, lorsqu'elles existent, aurait demandé un temps considérable dans un projet principalement orienté vers des problématiques socio-économiques et de politiques de gestion ou vers une démarche plus théorique de prise en compte des interactions à l'échelle de l'écosystème. De plus, l'estimation des paramètres selon les approches classiques se révèle avant tout appropriée dans le cas de pêcheries en expansion. Pour ce qui concerne des stocks pleinement exploités ou surexploités, les méthodes d'estimation sont généralement inadaptées car les données disponibles ne présentent pas de contrastes informatifs mais reflètent majoritairement les variations interannuelles de recrutement.

La démarche adoptée a ainsi pour objectif de recourir au maximum d'information disponible sur la dynamique des stocks étudiés, tout en favorisant l'homogénéité des modèles de production. Les modèles globaux ont été choisis notamment au regard de la structure du couplage avec le module économique du MEGC et de leur simplicité en termes de paramétrisation. La vision globale à l'échelle du département doit ainsi primer sur les connaissances détaillées pour quelques stocks. Parmi les modèles globaux existants (Section 1.3.1.1) et bien qu'il soit encore employé dans certaines analyses bio-économiques

(p. ex. Ropars, 2002), le modèle de Schaefer (1954) n'a pas été retenu du fait de son caractère symétrique peu réaliste (p. ex. Maunder, 2003).

La méthode appliquée aux stocks sous quotas est originale puisqu'elle consiste à utiliser des modèles structurés en âge pour estimer des modèles globaux, deux types d'approches généralement peu comparés (Ludwig et Walters, 1985). Les modèles globaux décrivent la dynamique du stock en terme de biomasse et non en termes d'effectifs aux âges. De plus, les valeurs de mortalité par pêche actuelle (F_{curr}) estimées par VPA sont calculées pour l'ensemble des classes d'âges exploitées. Elles ne peuvent donc pas être utilisées comme mortalités pour le calcul des paramètres des modèles globaux. Aussi, la mortalité par pêche actuelle a été quantifiée à partir des données de rendement et de biomasse par recrue, issues des rapports des groupes de travail du CIEM. L'utilisation de projections à long terme basées sur les rendements par recrue et un recrutement constant est cependant discutable, compte tenu du caractère hypothétique de la partie droite de la courbe de production, correspondant aux efforts importants. L'hypothèse de recrutement constant pour établir les modèles de production peut mener à des prévisions trop optimistes, décrivant des stocks très résistants à la pêche. Ceci a en particulier conduit à des valeurs du paramètre de forme (m) inférieures à 1 et des valeurs négatives des taux de croissance (r), les deux paramètres étant corrélés. Pour cette raison, un modèle simple supposant une relation linéaire entre la mortalité par pêche et le recrutement à partir d'un certain seuil a été proposé. Ce modèle appliqué au cas de la morue de mer Celtique repose cependant sur des valeurs de F_{lim} et F_{crash} estimées pour la seule partie exploitée de la population. En dépit de cette limite, l'objectif du modèle est de montrer que la prise en compte de ces tendances peut grandement affecter les valeurs de paramètres estimées, et ainsi conduire à des prévisions plus pessimistes lorsque la pression de pêche s'intensifie. Une analyse de sensibilité des résultats à l'hypothèse de recrutement constant, lors de simulations conduites avec le MEGC, pourra ainsi être envisagée en recourant à l'équation 2.2, en particulier lorsque les stocks d'intérêt semblent caractérisés par une surexploitation de recrutement.

La méthode empirique employée pour estimer des modèles de type exponentiel pour les stocks non évalués repose sur l'hypothèse forte que le F_{MSY} peut être approximé par la mortalité naturelle du stock (Gulland, 1971). Cette hypothèse a cependant été critiquée par plusieurs auteurs et il est généralement admis que la valeur de F_{MSY} est inférieure à M (p. ex. Garcia et al., 1989). En réalité, l'estimateur de MSY proposé par Gulland ($MSY = 0.5MB_0$) correspond au cas d'un modèle de Schaefer (1954), en supposant que la biomasse à l'état vierge (B_0) est égale à la capacité biotique (K). Pour un modèle de Fox (1970), il s'exprime comme $MSY = \exp(-1)MB_0$. Le recours au modèle exponentiel permet ainsi de se retrouver dans une situation en adéquation avec les observations relatives aux estimateurs du MSY (Garcia et al., 1989). L'approche proposée dans cette section va plus loin que la seule estimation du MSY , puisque l'objectif est de déterminer

le modèle de production à partir des valeurs de MSY , F_{MSY} et des captures actuelles (Y_{curr}). Le MSY provient de la série temporelle de captures ou éventuellement de l'avis d'experts. Comme le soulignent Gabriel et Mace (1999) :

« If there is absolutely no information available to estimate fishing mortality or biomass reference points, it may be reasonable to use the historical average catch as a proxy for MSY , taking care to select a period when there is no evidence that abundance was declining. »

L'estimation du MSY et de Y_{curr} nécessite cependant que ces valeurs soient proches de l'équilibre. Elles ont donc été estimées en considérant une valeur moyenne sur plusieurs années. Cette approximation peut s'avérer discutable pour des pêcheries en pleine expansion mais semble acceptable lorsque le stock est intensément exploité depuis plusieurs années. Dans le cadre de l'application du MEGC, considérer une gamme de valeurs de MSY (par exemple 60% à 100% de la valeur moyenne) afin de proposer des modèles de production plus conservatifs, devrait permettre de quantifier la sensibilité des résultats obtenus aux valeurs de MSY . De même, compte tenu du rôle du F_{MSY} comme point de référence biologique limite et de l'utilisation de M comme un proxy de cet indicateur, il semble nécessaire lors de l'emploi du MEGC de tester des modèles alternatifs, en supposant des valeurs de F_{MSY} égales à $0.8 \times M$ ou $0.75 \times M$ (Gabriel et Mace, 1999).

2.3.3.3 Un modèle de production locale

Les activités de pêche du Finistère ne représentant qu'une partie des captures totales réalisées sur les stocks, un modèle de production local a été déduit du modèle estimé à l'échelle du stock entier. Cette transposition du global au local a été envisagée via un simple rapport de proportionnalité entre les captures. Le paramètre α permet ainsi d'étudier un stock local impacté par les flottilles régionales et est supposé constant dans le temps. Cette hypothèse apparaît légitime pour les espèces soumises à une gestion par quota, les TAC étant distribués entre les pays membres et les organisations de producteurs selon des quotas fixes. Pour les autres espèces, considérer α constant relève d'une approche pragmatique et s'est révélé cohérent, malgré certaines variations interannuelles. Ce paramètre doit ainsi être estimé sur plusieurs années afin de moyenniser une possible variabilité inhérente à certaines années particulières.

2.3.4 Conclusion

La quantité d'information disponible varie grandement entre les stocks d'importance économique majeure pour le département du Finistère. Alors que certains d'entre eux sont particulièrement bien étudiés, très peu de connaissances sont accessibles pour d'autres. Le recours aux modèles globaux constitue une approche pragmatique et appropriée qui permet de disposer d'un seul type de modèle de production à implémenter dans le MEGC. En dépit de l'incertitude et des limites de la méthode, les modèles estimés sont consistants avec les objectifs du projet et le degré de précision des données économiques utilisées (cf. Chapitre 5). Les stocks exploités par les navires finistériens sont pleinement exploités ou surexploités et l'augmentation de l'effort de pêche devrait conduire à long terme à une diminution des captures totales. Le diagnostic mené à l'échelle du département apparaît ainsi pessimiste et souligne une situation de dépendance économique grandissante du secteur vis-à-vis de l'état des ressources marines. Dans ce contexte, la mise en place de politiques de gestion au niveau communautaire, telle qu'une diminution drastique des quotas pour certains stocks, pourrait avoir des effets notables sur la production finistérienne, et *in fine* sur une partie de l'économie régionale.

2.4 Dynamiques globales et régionales : approche par simulations

En parallèle à leur exploitation par les navires finistériens, de nombreux stocks peuvent être l'objet d'un ciblage par d'autres flottilles de pêche. Celles-ci ne sont cependant pas prises en compte dans l'analyse économique, qui a pour objectif de se restreindre au département du Finistère. Dans la perspective de modéliser la production finistérienne, il semble indispensable de considérer ces flottilles, afin d'analyser l'impact de leur effort sur les stocks exploités. Nous nous proposons d'analyser ici cette question de manière théorique à partir d'un modèle de simulation simple. L'objectif du modèle est ainsi d'explorer le comportement de la courbe de production du stock selon différents scénarii d'évolutions des efforts des flottes régionale et extérieure. Cette approche permet ainsi de réaliser un changement d'échelle de la dimension terrestre du Finistère à la dimension marine des stocks, pour proposer *in fine* un modèle de production biologique à implémenter dans le MEGC. Bien que le modèle de simulation utilisé représente la dynamique du stock au moyen d'un modèle exponentiel, la fonction de production proposée est générique et permet de considérer à la fois les modèles décrits dans la section 2.3, ainsi que d'autres modèles potentiellement plus complexes, de nature multispécifique par exemple.

2.4.1 Matériel et Méthodes

2.4.1.1 Le modèle de production

Un modèle exponentiel permet de simuler la dynamique d'une population théorique. Le modèle estime les captures réalisées sur le stock pour une mortalité par pêche donnée (F). Cette mortalité peut être exprimée en fonction d'un multiplicateur d'effort (mf) relativement à la situation actuelle (F^{curr}) :

$$Y = mf \times a \times \exp(b \times mf) \quad (2.5)$$

Les deux paramètres a et b dépendent uniquement de la dynamique du stock et ne sont pas liés aux caractéristiques d'exploitation. Dans les simulations, les paramètres sont choisis de manière arbitraire afin d'obtenir des captures de valeur 1 pour un effort total de 1.

2.4.1.2 Équations du modèle de simulation

Dans la situation actuelle, le ratio des captures est égal au ratio des efforts et des mortalités par pêche :

$$\alpha = \frac{Y_{reg}^{curr}}{Y_{tot}^{curr}} = \frac{f_{reg}^{curr}}{f_{tot}^{curr}} = \frac{F_{reg}^{curr}}{F_{tot}^{curr}} \quad (2.6)$$

On en déduit une expression de l'effort total scindé en deux composantes :

$$f_{tot}^{curr} = f_{reg}^{curr} + f_{ext}^{curr} \quad (2.7)$$

où

$$\begin{cases} f_{reg}^{curr} = \alpha \times f_{tot}^{curr} \\ f_{ext}^{curr} = (1 - \alpha) \times f_{tot}^{curr} \end{cases} \quad (2.8)$$

On introduit une relation entre les efforts régional et extérieur, sous la forme :

$$\frac{f_{ext}}{f_{ext}^{curr}} = \left(\frac{f_{reg}}{f_{reg}^{curr}} \right)^\beta \quad (2.9)$$

Selon la valeur affectée au « paramètre de réactivité » β , cette relation de type puissance offre une grande flexibilité pour représenter les variations de l'effort de pêche de la flotte extérieure en fonction de celles de l'effort régional. Par conséquent, cette relation détermine comment l'effort de pêche total qui s'exerce sur le stock entier varie suivant une modification des efforts de pêche des flottes régionale ou extérieure.

Les efforts sont exprimés sous forme de multiplicateurs par rapport à f_{reg}^{curr} . Soit :

$$\diamond mf_{reg} = \frac{f_{reg}}{f_{reg}^{curr}} \text{ par définition} \quad (2.10)$$

$$\begin{aligned} \diamond mf_{ext} &= \frac{f_{ext}}{f_{reg}^{curr}} \text{ par définition} \\ &= \frac{1-\alpha}{\alpha} \times \frac{f_{ext}}{f_{ext}^{curr}} \text{ d'après (2.8)} \\ &= \frac{1-\alpha}{\alpha} \times \left(\frac{f_{reg}}{f_{reg}^{curr}} \right)^\beta \text{ d'après (2.9)} \\ &= \frac{1-\alpha}{\alpha} \times (mf_{reg})^\beta \end{aligned} \quad (2.11)$$

$$\begin{aligned} \diamond mf_{tot} &= \frac{f_{reg} + f_{ext}}{f_{reg}^{curr}} \text{ par définition} \\ &= mf_{reg} + mf_{ext} \\ &= mf_{reg} + \frac{1-\alpha}{\alpha} \times (mf_{reg})^\beta \text{ d'après (2.11)} \end{aligned} \quad (2.12)$$

Le modèle de production peut être exprimé en fonction de l'effort total mesuré sous la forme du multiplicateur mf_{tot} , soit :

$$B = a \times \exp(b \times mf_{tot})$$

D'où nous déduisons une expression des biomasses et des captures en fonction du multiplicateur de l'effort régional :

$$\begin{aligned}
\diamond B &= a \times \exp \left[b \times \left(mf_{reg} + \frac{1-\alpha}{\alpha} \times (mf_{reg})^\beta \right) \right] \\
\diamond Y_{tot} &= \left(mf_{reg} + \frac{1-\alpha}{\alpha} \times (mf_{reg})^\beta \right) \times B \\
\diamond Y_{reg} &= mf_{reg} \times B \\
\diamond Y_{ext} &= \frac{1-\alpha}{\alpha} \times (mf_{reg})^\beta \times B
\end{aligned}$$

2.4.1.3 Scénarii de simulation

Différents scénarii d'exploitation sont simulés. Dans un premier temps, l'influence de la part relative (α) de l'effort régional dans l'effort total exercé sur le stock est testée (Scénarii 1-3). Dans une seconde phase, des valeurs croissantes du paramètre de réactivité (β) sont considérées (Scénarii 4-6). Le tableau 2.7 synthétise les valeurs d'entrée des paramètres selon les différentes simulations conduites.

TAB. 2.7 – Valeurs des paramètres d'entrée pour les différents scénarii. Pour toutes les simulations, $a = 3,66$ et $b = -1,3$, de manière à avoir des captures de valeur 1 pour un effort total de 1.

	α	β
Simulation 1	0,3	1
Simulation 2	0,6	1
Simulation 3	0,9	1
Simulation 4	0,3	0
Simulation 5	0,3	0,5
Simulation 6	0,3	1,5

2.4.2 Résultats

2.4.2.1 Multiplicateurs d'efforts

Suivant les valeurs du multiplicateur régional, la combinaison de différentes valeurs des paramètres α et β offre une large gamme d'évolutions des multiplicateurs d'efforts extérieurs et totaux (Fig. 2.11). En particulier, la fonction puissance (Éq. 2.9) permet de générer différentes variations de l'effort extérieur pour un effort régional croissant. Excepté pour une valeur de β nulle, les multiplicateurs d'effort simulés évoluent dans le

même sens que le multiplicateur régional, mais à des vitesses différentes. Pour $\beta < 1$, les variations de f_{ext} sont atténuées par rapport à celles de f_{reg} , tandis que pour $\beta > 1$, elles sont amplifiées.

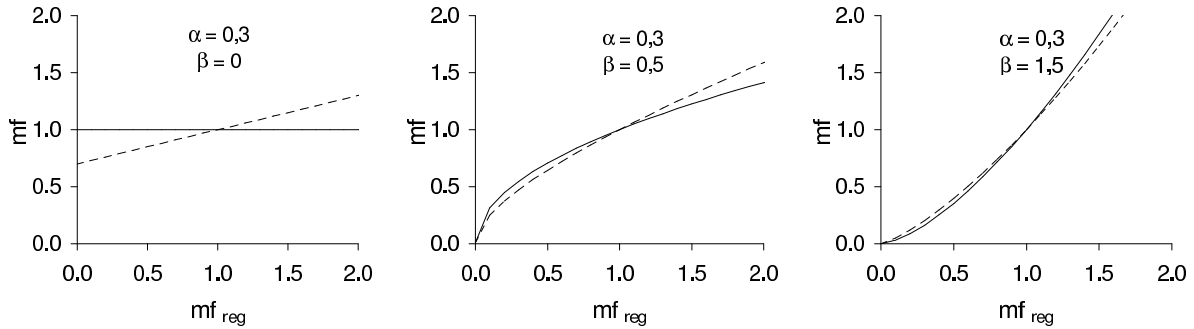


Fig. 2.11 – Différentes évolutions des multiplicateurs d'effort extérieur (mf_{ext} ; trait continu) et total (mf_{tot} ; trait pointillé) selon les valeurs du multiplicateur d'effort régional (mf_{reg}). α représente la part relative de la région dans l'effort total dans la situation actuelle et β est la réactivité de la flotte extérieure.

2.4.2.2 Importance des captures régionales

Dans le premier jeu de simulations, le coefficient de réactivité β est égal à 1, décrivant une réponse linéaire et similaire entre les efforts régional et extérieur. La production du Finistère représente une proportion constante des captures totales réalisées sur le stock. Les simulations montrent logiquement une augmentation des captures régionales lorsque la part relative (α) de l'effort de pêche régional croît (Fig. 2.12).

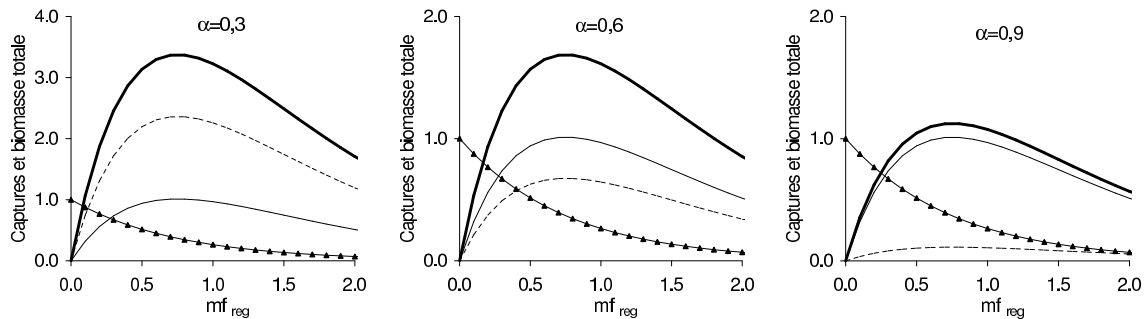


Fig. 2.12 – Biomasse du stock (triangles noirs) et courbes de production des flottes de pêche en fonction du multiplicateur d'effort régional (mf_{reg}) appliqué pour différentes valeurs de α (voir détails dans le texte) avec $\beta = 1$. Les captures totales (trait gras continu) sont composées des captures de la flotte régionale (trait fin continu) et de la flotte extérieure (trait pointillé).

2.4.2.3 Réactivité de la flotte extérieure

Dans le second ensemble de simulations, différentes valeurs du paramètre de réactivité (β) sont testées (Tab. 2.7). Les valeurs permettent d'explorer des situations variées de réponses de l'effort de pêche de la flotte extérieure par rapport à l'effort régional :

- un effort extérieur constant ($\beta = 0$),
- une atténuation des variations de l'effort extérieur ($\beta = 0,5$),
- une amplification des variations de l'effort extérieur ($\beta = 1,5$).

Les résultats des simulations montrent que les courbes de production pour les deux flottes sont grandement modifiées selon les valeurs du paramètre β (Fig. 2.13). Pour une valeur nulle, l'effort de pêche extérieur à la région demeure constant, quelle que soit l'évolution de l'effort régional. Dans ce cas, la valeur de l'effort extérieur est définie par le paramètre α caractérisant la situation actuelle (Éq. 2.12). Par construction, l'effort de pêche total ne peut pas prendre des valeurs plus faibles que celle de l'effort extérieur constant. Cet effort étant fixé, l'augmentation de l'effort total est uniquement liée à une augmentation de l'effort régional. Aussi, les captures extérieures diminuent progressivement au fur à mesure que la part relative de l'effort régional dans l'effort total augmente (Fig 2.13a).

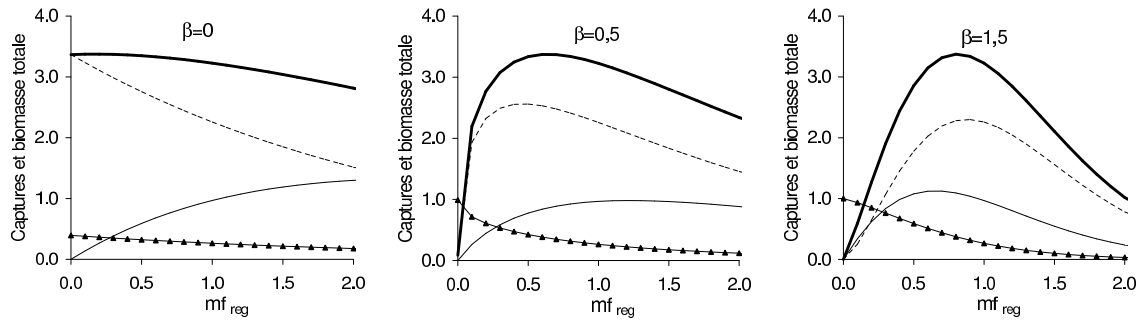


Fig. 2.13 – Biomasse du stock (triangles noirs) et courbes de production des flottes de pêche en fonction du multiplicateur d'effort régional (mf_{reg}) appliqué pour différentes valeurs de β (voir détails dans le texte), avec $\alpha = 0,3$. Les captures totales (trait gras continu) sont composées des captures de la flotte régionale (trait fin continu) et de la flotte extérieure (trait pointillé). (a) $\beta = 0$; (b) $\beta = 0,5$; (c) $\beta = 1,5$.

Pour une valeur de β égale à 0,5, la courbe de production régionale croît avec l'effort régional alors que les captures extérieures diminuent et que le stock présente une surexploitation (Fig. 2.13b). En effet, du fait de la valeur de $\beta < 1$, l'effort extérieur augmente moins vite que l'effort régional. Aussi, la part des captures régionales augmente progressivement avec mf_{reg} . L'augmentation des captures régionales « masque » ainsi la surexploitation du stock.

Admettre une réactivité de l'effort élevée ($\beta = 1,5$) implique une réponse rapide de l'effort extérieur aux variations de l'effort régional. Lorsque l'effort régional augmente, l'augmentation de l'effort extérieur est amplifiée et accélère le phénomène de surexploitation du stock (Fig. 2.13c). La part des captures régionales dans les captures totales diminue quand l'effort régional augmente, et la surexploitation du stock se fait alors ressentir à l'échelle de la région.

2.4.2.4 Expression de la biomasse dans le MEGC

Suivant les notations du modèle de simulation, les captures totales d'un stock étant exploité par une flottille finistérienne (reg) et une flottille extérieure (ext) peuvent s'écrire :

$$\begin{aligned}
 Y_{tot} &= Y_{reg} + Y_{ext} \\
 Y_{tot} &= F_{reg} \times B + F_{ext} \times B \\
 Y_{tot} &= F_{reg} \times B + F_{ext}^{curr} \times \left(\frac{F_{reg}}{F_{reg}^{curr}} \right)^{\beta} \times B \quad d'après (2.9) \\
 Y_{tot} &= F_{reg} \times B \times \left(1 + \frac{F_{ext}^{curr} \times (F_{reg})^{\beta-1}}{F_{reg}^{curr} \times (F_{reg}^{curr})^{\beta-1}} \right) \\
 Y_{tot} &= Y_{reg} \times \left(1 + \frac{1-\alpha}{\alpha} \times \left(\frac{Y_{reg}}{B} \times \frac{B^{curr}}{Y_{reg}^{curr}} \right)^{\beta-1} \right) \quad d'après (2.8) \quad (2.13)
 \end{aligned}$$

L'équation 2.13 estime les captures totales réalisées sur un stock en fonction des captures régionales, de la proportion α des captures régionales dans les captures totales et du paramètre de réactivité β de la flottille extérieure. Dans le MEGC, la biomasse au temps $t+1$ de chaque stock exploité est exprimée de manière discrète en fonction des captures faites sur le stock au temps t . Elle peut ainsi se ré-écrire en fonction des captures finistériennes au temps t (Y_t) :

$$B_{t+1} = B_t + g(B_t) - Y_t \times \left(1 + \gamma \times \left(\frac{Y_t}{B_t} \right)^{(\beta-1)} \right) \quad (2.14)$$

où

$$\begin{cases} \gamma = \frac{1-\alpha}{\alpha} \times \left(\frac{B^{curr}}{Y_{reg}^{curr}} \right)^{(\beta-1)} \\ g(B_t) = r B_t \left(1 - \left(\frac{B_t}{K} \right)^{(m-1)} \right) \quad ou \quad g(B_t) = r B_t \left(1 - \frac{\ln B_t}{\ln K} \right) \end{cases}$$

La fonction g représente le modèle de production adopté pour chaque stock, c.-à-d. exponentiel (Fox 1970) ou généralisé (Pella et Tomlinson 1969) (Section 2.3).

2.4.3 Discussion

2.4.3.1 Contribution régionale à l'effort total

Raisonnement à l'échelle d'une région donnée, afin de quantifier l'impact qu'elle a sur un stock, nécessite au préalable de définir la part relative de l'effort régional dans la pression de pêche totale exercée. En effet, la simulation d'une augmentation de l'effort de pêche régional aura peu d'effet sur l'état du stock si sa part dans l'effort total est faible. Ceci est notamment le cas pour les stocks de poissons migrateurs caractérisés par de très grandes distributions géographiques (p. ex. *Scomber scombrus*). Par ailleurs, plusieurs facteurs concourent à modifier la part de l'effort régional dans l'effort total au cours du temps. En particulier, le comportement compétitif pour l'espace ou la ressource mène souvent à des interactions techniques pouvant conduire à des variations importantes d'allocation de l'effort. De même, les innovations technologiques, les variations de prix du marché, l'abondance des espèces ainsi que des restrictions futures des captures incitent les pêcheurs à adapter l'effort de pêche et ainsi à modifier leurs cibles préférentielles (Ulrich et al., 2001 ; Millisher et al., 1999 ; Marchal et al., 2002). Ceci peut affecter la contribution relative de l'effort d'une flottille donnée à l'effort total. Néanmoins, pour une population largement ciblée par une région, il semble vraisemblable d'admettre que l'importance relative de l'effort régional demeure constante d'une année sur l'autre, par rapport au reste de l'effort qui s'exerce sur le stock. Cette hypothèse est d'autant plus réaliste pour les espèces soumises au système de quotas et à la règle dite de « stabilité relative ».

2.4.3.2 Réactivité de la flotte extérieure

Considérer l'évolution potentielle de l'effort de pêche suivant la mise en place de modes de gestion par exemple, implique d'inclure dans l'analyse les conséquences qu'ils ont sur toutes les flottilles concernées. Ainsi, les modèles bio-économiques se focalisent généralement sur les variations de l'effort régional en considérant le « reste du monde » fixe. Ceci peut mener à des résultats montrant que les pêcheries locales peuvent augmenter les captures d'un stock en accroissant leur effort, sans risque de surexploitation, ou tout au moins en maintenant des captures locales croissantes (Ulrich, 2000). Dans le modèle, le paramètre β quantifie la manière dont la flotte extérieure « répond » à une

modification de l'effort régional et apparaît essentiel pour estimer les conséquences de la mise en place de scénarii de gestion à une échelle régionale. Selon ses valeurs, l'effort extérieur présente des évolutions distinctes de celle de l'effort régional. Par conséquent, la dynamique du stock en est affectée et ceci modifie les captures potentielles de la flotte régionale. La variabilité de l'effort de pêche dans le temps, liée aux stratégies et tactiques de pêche, rend difficile une estimation précise des valeurs de β suivant la mise en place d'une action de gestion. Bien qu'une tendance générale puisse être appréhendée, la prévision de l'évolution de l'effort de pêche extérieur est associée à de nombreux facteurs difficiles à mesurer, tels que le degré de dépendance entre les flottes (compétition, coopération active ou passive), les taux de transfert d'information entre les différents segments des pêcheries, la nature des stocks exploités... Dans ce contexte, la spécification d'une gamme de valeurs possibles de β semble une approche pertinente afin d'analyser la sensibilité des résultats des scénarii de gestion simulés.

De manière plus concrète, dans la situation où des aides financières seraient attribuées au niveau du département du Finistère, pour la construction de nouveaux navires par exemple, une valeur de β faible ($\beta < 0,5$) pourrait être utilisée. Dans ce cas, l'augmentation de l'effort de pêche régional permise par les aides locales ne sera pas aussi importante pour les flottilles extérieures. De la même façon, une valeur de β inférieure à 1 permet de modéliser le cas où les flottilles extérieures ciblant un stock ne respectent pas une diminution de TAC imposée par l'Union Européenne (braconnage par exemple). La diminution de l'effort finistérien sera alors plus rapide que celle des flottilles extérieures. À l'inverse, lorsque des subventions sont allouées aux flottilles extérieures uniquement, leur effort de pêche peut alors croître plus vite que l'effort finistérien et une valeur de β supérieure à 1 est appropriée. Lorsque des décisions sont prises au niveau de l'Union Européenne pour une diminution des aides financières à la construction par exemple, il semble raisonnable de considérer que les efforts des différentes flottilles concernées varient de la même façon, c.-à-d. que la valeur de β est proche de 1.

2.4.4 Conclusion

L'intégration des modèles de production biologiques dans le MEGC soulève le problème du décalage existant entre l'échelle d'étude économique qui se focalise sur une région productrice, et l'échelle d'analyse biologique définie par les limites géographiques de chaque population exploitée. La dynamique des stocks apparaît ainsi potentiellement dépendante de l'effort de pêche qu'exercent des flottilles de pêche non incluses dans le modèle. L'approche de simulation proposée a alors un double intérêt. À partir des résultats de simulations, elle a permis d'une part de présenter différents cas de figure pouvant se retrouver dans des situations réelles. Ceux-ci mettent en évidence la nécessité

de prendre en compte la manière dont va évoluer l'effort de pêche des flottilles extérieures, relativement aux variations de l'effort régional. D'autre part, l'approche de simulation a posé les bases pour modéliser la biomasse des stocks dans le MEGC, en intégrant la possibilité de tester des hypothèses sur les variations d'effort des flottilles extérieures. Ceci permet alors de s'affranchir de l'hypothèse forte, lors de scénarii de simulation, que seule la région du Finistère modifie son effort de pêche et que la pression de pêche exercée par le « reste du monde » demeure constante.

2.5 Conclusion du chapitre

Le dynamisme de la filière pêche du Finistère et son rôle social, à travers les emplois qu'elle génère, font du département une des régions dépendantes de la pêche en Europe. Le Finistère apparaît ainsi comme une zone d'intérêt majeur pour analyser le lien existant entre les outils de production que sont les flottilles, et la nature et l'état des populations marines qui y sont exploitées. La modélisation de la production finistérienne présentée dans ce chapitre constitue une première étape d'analyse afin de mettre en relation les débarquements avec l'ensemble des activités de la filière qui en dépendent, sous la forme simple de fonctions de production par stock.

L'approche envisagée s'est donc orientée à la fois sur les grands types de flottilles du département, afin de représenter de manière synthétique la diversité de métiers pratiqués, et sur les stocks commerciaux correspondant à la majorité des captures débarquées. Cette vision globale a pour objectif de prendre en compte les caractéristiques essentielles décrivant la flotte finistérienne, principalement liées aux différences existant entre petits bateaux très côtiers, majoritaires dans le nord du département, et grands navires industrialisés du sud pouvant opérer au large de l'Irlande ou de l'Écosse. De même, l'approche de modélisation a favorisé le recours à des modèles relativement simples mais de nature homogène pour l'ensemble des stocks sélectionnés. Là encore, le but n'est pas de disposer de fonctions de production très précises pour certaines espèces uniquement, mais d'avoir une vision d'ensemble des stocks exploités et de la production totale à l'échelle du département.

L'analyse a en particulier révélé le décalage pouvant exister entre les études biologiques et/ou écologiques s'intéressant généralement à une zone marine exploitée, et les analyses de type économique qui se focalisent sur une région terrestre où les activités commerciales ont lieu. Il est évidemment important de considérer l'effort de pêche des flottilles non prises en compte dans l'analyse, ce que nous avons proposé au moyen d'un modèle de production régionale. Une limite forte de l'analyse à ce stade reste la non prise en compte des interactions entre espèces. Celle-ci s'exprime à l'échelle de l'écosystème. Or,

les flottilles finistériennes opèrent dans plusieurs zones géographiquement éloignées pouvant correspondre à des écosystèmes distincts. Dans cette perspective, le chapitre suivant vise à définir les grandes zones marines exploitées par le Finistère et à les caractériser par une série d'indicateurs principalement basés sur des données de captures.

Synthèse - Chapitre 2

Ce deuxième chapitre nous permet de présenter la zone d'étude, c.-à-d. le Finistère, considéré comme une des régions les plus dépendantes de la pêche en Europe. Dans un premier temps, l'importance de l'activité de pêche et les enjeux auxquels sont confrontés les professionnels sont soulignés. La pêche occupe un rôle essentiel, de par son poids dans l'histoire du département et la place économique qu'elle joue au sein de toute la filière. La diversité de métiers pratiqués et d'espèces capturées, ainsi que la place prépondérante de la petite pêche rendent difficiles une analyse exhaustive et détaillée des pêcheries finistériennes. Dans ce contexte et en préalable à la modélisation économique, la flotte est segmentée selon le genre de navigation des bateaux et leur quartier maritime d'origine. Les stocks représentant les débarquements les plus importants en tonnage et valeur sont conservés, le reste étant regroupé dans un stock « autres ».

L'hétérogénéité existante en termes de données de captures et d'évaluations, et la nécessité de disposer d'une fonction de production relativement aisée à implémenter dans le MEGC nous conduisent à adopter une approche de modélisation de type global. Celle-ci est adaptée à la structure du lien entre les modules biologique et économique, et apparaît appropriée compte tenu du degré de précision des données économiques régionales. Selon la nature de l'information disponible, deux formulations de modèles reposant sur deux méthodes d'estimation différentes sont retenues. Un diagnostic plurispécifique relativement pessimiste est établi et montre la dépendance du Finistère vis-à-vis de l'état des populations marines qui y sont exploitées. Les stocks d'intérêt commercial majeur pour le département sont en effet pleinement exploités ou surexploités et une augmentation de l'effort à l'échelle globale devrait logiquement conduire à une diminution des débarquements dans les ports finistériens.

La troisième section du chapitre correspond à une approche de modélisation plus théorique. À partir d'un modèle de dynamique de population simple, les difficultés de se restreindre à une région terrestre donnée pour quantifier la production d'un stock exploité sont mises en évidence. Les fonctions de production peuvent en effet être profondément modifiées selon la part de la région dans les captures totales et l'évolution de l'effort de pêche extérieur exercé relativement à l'effort régional. La prise en compte des flottilles extérieures ciblant des stocks exploités par le Finistère semble ainsi nécessaire afin d'évaluer la sensibilité des résultats, au travers d'une gamme possible de comportements de leur effort. Un modèle décrivant l'évolution de la biomasse en fonction des captures régionales et extérieures est finalement proposé, pour être intégré dans le MEGC.

Chapitre 3

Décrire et comparer les grandes zones de pêche européennes via des indicateurs

« [...] the cod fishery, the herring fishery, the pilchard fishery, the mackerel fishery, and probably all the great sea fisheries, are inexhaustible; that is to say nothing we do seriously affect the number of fish ».

Sir Thomas Huxley

Sommaire

3.1	Introduction	141
3.2	Définir des « zones de pêche écosystémiques »	142
3.2.1	Matériel et méthodes	142
3.2.2	Résultats	144
3.2.3	Discussion	145
3.2.4	Conclusion	150
3.3	Décrire les ZPE par des indicateurs écosystémiques	150
3.3.1	Matériel et méthodes	151
3.3.2	Résultats	153
3.3.3	Discussion	157
3.3.4	Conclusion	162
3.4	Spécifier une direction de surexploitation par analyse multivariée	163
3.4.1	Matériel et méthodes	163
3.4.2	Résultats	167
3.4.3	Discussion	173

3.4.4	Conclusion	179
3.5	Analyse de la variabilité du niveau trophique et de l'omni- vorie	179
3.5.1	Matériel et méthodes	181
3.5.2	Résultats	185
3.5.3	Discussion	188
3.5.4	Conclusion	196
3.6	Conclusion du chapitre	197
	Synthèse - Chapitre 3	199

3.1 Introduction

Le chapitre précédent a permis de spécifier quelles sont les principales populations marines exploitées par la flotte de pêche du Finistère. Le but de ce chapitre¹ est d'étendre la vision monospécifique de cette approche à une dimension plus écosystémique. Les navires finistériens opèrent en effet dans différentes zones de pêche des eaux européennes, de l'ouest de l'Écosse au sud du Golfe de Gascogne. Afin d'établir un lien entre les stocks capturés par les pêcheurs finistériens et l'état des écosystèmes où ils sont présents, il semble nécessaire dans une première étape de spécifier leurs limites géographiques. Ceci n'est cependant pas aisé compte tenu du caractère ouvert et dynamique des écosystèmes marins et de leur organisation hiérarchique (O'Neill, 2001 ; Section 1.2.5). Dans cette perspective, des « zones de pêche écosystémiques » (ZPE) sont tout d'abord délimitées à partir d'une analyse des compositions spécifiques des captures réalisées dans les sous-divisions CIEM européennes. Cette approche est basée sur l'hypothèse que les limites géographiques des stocks et les données de captures peuvent être utilisées afin de définir de larges zones pouvant être considérées en première approximation comme des écosystèmes, ou au moins caractérisées par des traits écosystémiques communs. Dans un second temps, les ZPE sont décrites au moyen de trois indicateurs (spectres trophiques, niveau trophique moyen des captures et indice Fishing-In-Balance) afin d'avoir une vision générale des schémas d'exploitation existant en Europe, et une idée des écosystèmes pouvant montrer des signes de surexploitation. Un jeu de métriques, estimées à partir de données de captures et de production primaire, est ensuite utilisé pour décrire la variabilité spatio-temporelle des ZPE et rechercher des patrons de leurs évolutions. Les indicateurs sont majoritairement liés à la production primaire, la productivité halieutique, la diversité des captures et la position trophique des espèces capturées dans les zones. Des indicateurs décrivant la variabilité interannuelle des métriques sont également estimés à partir des séries temporelles de données de captures. Une analyse multivariée est conduite pour synthétiser l'information apportée par l'ensemble des indicateurs considérés et comparer les unités géographiques de pêche dans le temps et l'espace. Les questions abordées au travers du chapitre sont donc les suivantes : 1) Le recours aux limites géographiques des stocks et aux données de captures est-il approprié pour définir des zones de pêche homogènes et adaptées à une perspective écosystémique ? 2) Existe-t-il des différences importantes entre les ZPE européennes au regard des indicateurs utilisés ? 3) Est-il pos-

¹Les trois premières sections de ce chapitre ont fait l'objet d'une communication scientifique à la conférence annuelle du CIEM en 2002 et d'un article actuellement en révision :

- Chassot, E., Gascuel, D. et Laurans, M. (2002). Typology and characterization of European « Ecosystem Fisheries Units » *ICES CM 2002/L : 19 (mimeo)*.
- Chassot, E., Gascuel, D. et Mélin, F. En prép. What can catch-based indicators tell us in the context of Ecosystem Approach to Fisheries ?

sible de déduire de l'analyse des contrastes spatiaux et temporels estimés entre les zones, des patrons généraux d'exploitation dans les eaux européennes ? Par ailleurs, il est fait appel tout au long de l'analyse à la notion de niveau trophique qui est utilisé dans le calcul de plusieurs indicateurs écosystémiques. Celui-ci est généralement assigné à chaque espèce selon des valeurs moyennes mesurées à partir de méthodes isotopiques ou de contenus stomacaux. Néanmoins, la variabilité du régime alimentaire des poissons, généralement caractérisés par un fort degré d'opportunisme, appelle à étudier la variabilité du niveau trophique et de l'omnivorie pour améliorer les indicateurs estimés. Cette analyse fait l'objet de la quatrième section de ce chapitre.

3.2 Définir des « zones de pêche écosystémiques »

Excepté pour certains stocks de langoustine, la délimitation géographique de la grande majorité des stocks évalués par le CIEM est faite au niveau de la sous-division. Dans certains cas, leur distribution peut occuper une part considérable des eaux européennes (p. ex. merlu nord). Ces limites, établies souvent depuis plusieurs décennies, ont rarement été modifiées au cours du temps et constituent l'échelle spatiale à laquelle sont mises en place les évaluations et pensés les processus d'aménagement des pêcheries. Bien que le stock soit idéalement associé à une population biologique, il renvoie à la notion d'exploitation et correspond à une « unité de gestion » (Laurec et Le Guen, 1981). Nous avons vu que l'AEP implique de passer à une autre échelle de gestion, par définition proche de l'écosystème, mais sans remettre en cause la possibilité d'évaluer les principaux stocks exploités. Aussi, l'objectif de cette section est de s'appuyer sur l'ensemble de l'information disponible à travers les délimitations des stocks européens afin de définir des grandes zones de pêche en Europe. Le regroupement des sous-divisions en ZPE doit ainsi favoriser la transition d'une approche centrée sur les stocks à une échelle plus globale, intégrant à la fois une dimension multispécifique et un aspect de gestion inhérent aux stocks.

3.2.1 Matériel et méthodes

La définition des ZPE s'appuie sur des méthodes d'analyse multivariée, en regroupant entre elles les sous-divisions dont les profils de captures, en termes de stocks, apparaissent similaires.

3.2.1.1 Profils de captures

L'ensemble des sous-divisions CIEM, excepté la mer Baltique et les zones du grand Nord (sous-divisions Ia-b, IIa-b, XIVa-b), est pris en compte (Fig. 3.1). Les données de captures par année, espèce et sous-division sont extraites de la base de données du CIEM à partir du logiciel FishStatPlus pour la période 1997-2001, avant d'être moyennées sur cette période. Les espèces dont les captures représentent au moins 0,1% des captures totales pour l'ensemble des sous-divisions d'intérêt sont retenues. Les captures sont ensuite redistribuées entre les différents stocks pouvant exister pour chaque espèce. Chaque sous-division est ainsi caractérisée par un profil de captures, incluant à la fois les stocks et les espèces non évaluées (c.-à-d. pour lesquelles les stocks ne sont pas explicitement définis) qui y sont exploitées. D'autres catégories incluant des espèces décrites par une large catégorie écologique (p. ex. groundfishes) sont exclues de l'analyse car les espèces qui les composent peuvent grandement différer entre les sous-divisions CIEM. Finalement, chaque sous-division CIEM est décrite par 122 variables correspondant à 56 espèces, parmi lesquelles 22 espèces sont réparties entre 88 stocks, et 34 sont conservées comme espèces restantes.

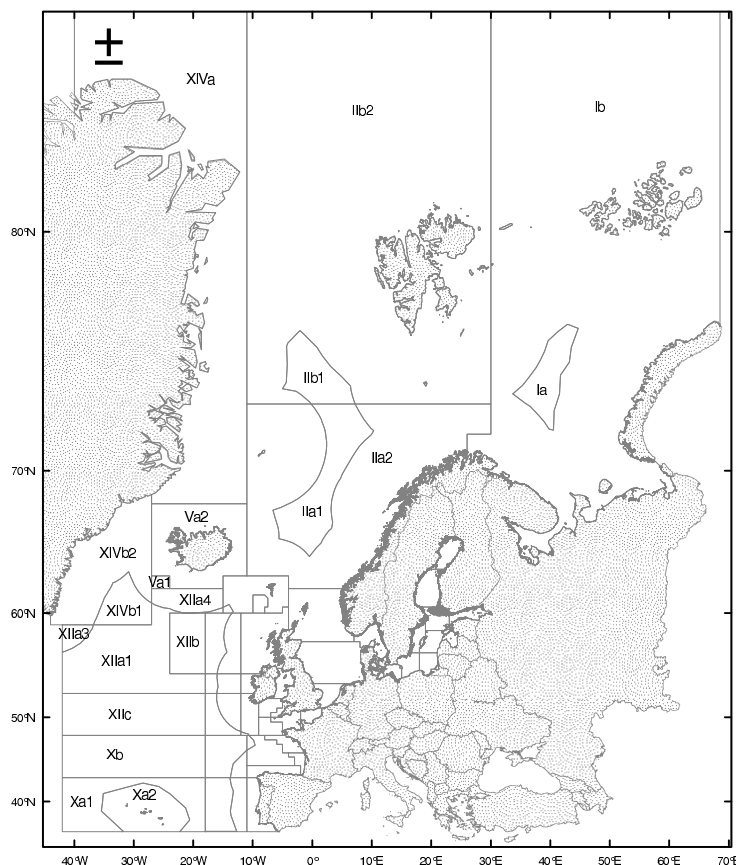


Fig. 3.1 – Carte de l'ensemble de la zone géographique couverte par le CIEM.

3.2.1.2 Analyse factorielle des correspondances

Afin de définir des grande unités géographiques homogènes du point de vue de l'exploitation, les sous-divisions CIEM sont regroupées en classes appelées « zones de pêche écosystémiques » à partir d'analyses multivariées. Une analyse factorielle des correspondances (AFC) ainsi qu'une classification ascendante hiérarchique sur les principaux axes de l'AFC sont conduites en utilisant le logiciel SPADN 2.5 (Lebart, 1994). L'AFC ne nécessite aucune hypothèse particulière pour la distribution sous-jacente des variables, et les individus et les variables jouent un rôle symétrique (Greenacre et Blasius, 1994). Cette méthode permet de comparer les profils de captures de chaque sous-division et de regrouper les sous-divisions présentant les profils les plus proches. Ici, l'AFC est utilisée comme analyse préliminaire et les résultats ne seront pas détaillés. La procédure de classification CAMAC de SPADN 2.5 est utilisée afin de prendre en compte les contiguïtés spatiales existant entre les individus statistiques (c.-à-d. les sous-divisions). La contrainte de contiguïté imposée permet d'obtenir des clusters présentant une continuité spatiale, condition nécessaire à la définition d'une zone marine à vocation écosystémique.

3.2.2 Résultats

Suivant l'AFC appliquée aux données de composition des captures de chaque sous-division CIEM, 8 axes expliquant 70% de la variance sont retenus pour la classification ascendante hiérarchique. La prise en compte dans l'analyse des espèces décrites par une large catégorie écologique ne modifie pas les résultats. Considérer entre 6 et 10 axes (aucune différence nette de la variance expliquée entre les valeurs propres) lors de la classification affecte peu les résultats, en dépit de modifications mineures conduisant à une réallocation de quelques sous-divisions. Une partition regroupant les 28 sous-divisions en 7 clusters ou ZPE a été choisie afin de disposer d'un nombre raisonnable d'unités géographiques à analyser, pertinentes en termes écologiques (Fig. 3.2). Les ZPE présentent des tailles très différentes, allant de très grandes zones comme la région ibérique et des Açores qui couvre une surface de 3,9 millions de km², à des petites unités telle que la mer d'Irlande occupant 52,1 milliers de km² (Fig. 3.3). Le plateau islandais et la mer d'Irlande ne sont composés que d'une sous-division CIEM alors que le plateau celtico-gascon en regroupe huit.

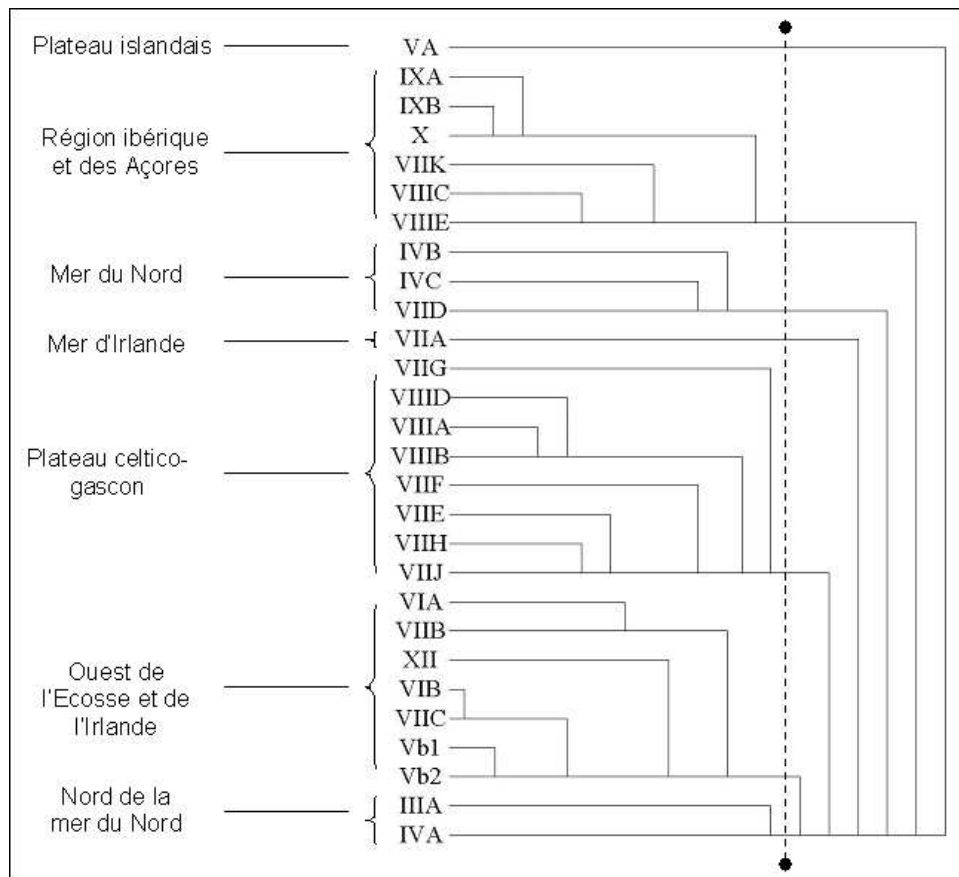


Fig. 3.2 – Représentation graphique de l'arbre hiérarchique montrant le regroupement des sous-divisions CIEM en zones de pêche écosystémiques (ZPE), suivant leurs profils de captures.

3.2.3 Discussion

3.2.3.1 Des données de captures

L'analyse est notamment basée sur l'hypothèse que les compositions spécifiques des captures renseignent sur les biomasses présentes dans les zones d'intérêt. On emploie ici le terme de captures plutôt que de débarquements car la base de données du CIEM y fait explicitement mention. Ces données ne tiennent cependant pas compte des rejets qui peuvent être souvent très importants (Alverson et al., 1994 ; FAO, 2004). Le recours aux données de captures plutôt qu'aux données de biomasses sous-jacentes s'est fait pour plusieurs raisons. D'une part, seuls les effectifs des stocks évalués par le CIEM sont estimés en Europe et il existe ainsi un grand nombre d'espèces exploitées pour lesquelles on ne dispose pas de données de biomasses (cf. Chapitre 2). De plus, l'évaluation des effectifs des stocks se fait à l'échelle de leur distribution géographique. Aussi, la réallocation de la biomasse entre les sous-divisions se fait généralement au prorata des captures (p. ex.

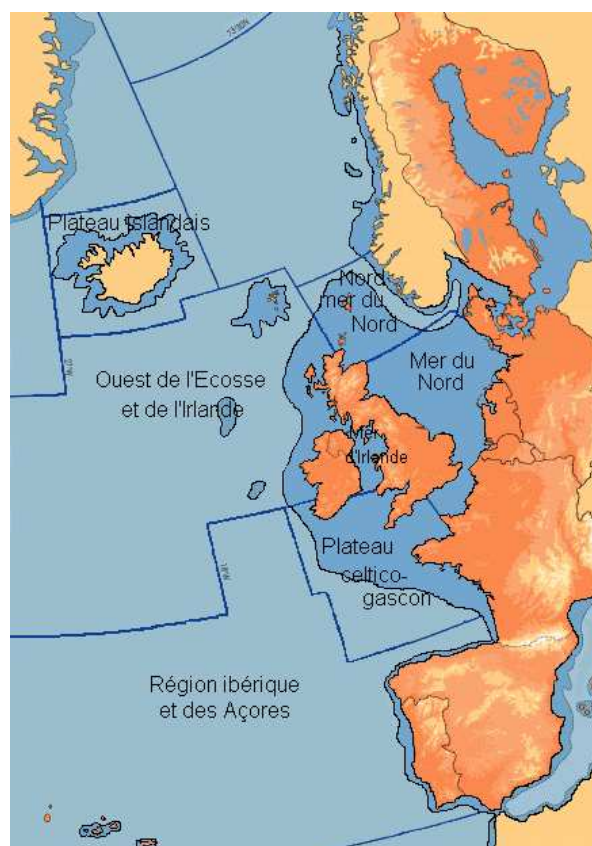


Fig. 3.3 – Carte des zones de pêche écosystémiques (ZPE).

Pinnegar et al., 2003b). Dans ce cas, les profils de captures et de biomasses estimés sont identiques. Des indices d'abondance sont néanmoins estimés pour la majorité des espèces échantillonnées lors des campagnes scientifiques nationales. La collecte de ces données à l'échelle de l'Europe est cependant peu réalisable et nécessiterait des procédures de standardisation complexes. De plus, la comparaison d'indices d'abondance issus des navires océanographiques anglais et français ayant opéré dans la même zone a montré des différences importantes dans les tendances des abondances au niveau monospécifique (Trenkel et al., 2004b). Dans ce contexte, les séries temporelles de captures demeurent généralement les seules données disponibles pour un grand nombre d'espèces à une échelle spatiale aussi large (Caddy, 2000 ; De Leiva Moreno et al., 2000). En dépit de biais dus à des différences de schémas d'exploitation ou à des demandes de marché particulières, les captures des espèces commerciales principales doivent généralement refléter les ordres de grandeur relatifs des populations (Klyashtorin, 1998 ; Pauly et al., 1998a). Ceci doit particulièrement se vérifier dans les eaux européennes où la pêche a commencé depuis plusieurs siècles et où les ressources marines commerciales apparaissent globalement pleinement exploitées, voire surexploitées.

3.2.3.2 Associer écologie et gestion

Cette analyse permet de définir des grandes zones de pêche dans les eaux européennes à partir de données disponibles à l'échelle de la sous-division CIEM, et intégrant une dimension écosystémique. Les limites des stocks apportent en effet de l'information sur la distribution géographique des populations exploitées. Elles expriment à la fois une réalité écologique liée aux préférences d'habitat des populations et un aspect d'exploitation renvoyant à la définition pragmatique et opérationnelle du stock comme unité de gestion. Les profils de captures permettent ainsi de comparer les grands schémas d'exploitation mis en œuvre au sein de chaque sous-division et de regrouper les plus proches en s'appuyant sur la connaissance ancienne et officielle des délimitations juridiques des stocks. La méthode associe de l'information sur les écosystèmes sous-jacents et une composante de gestion via l'utilisation des sous-divisions CIEM comme unités de base. Cette approche pragmatique est en adéquation avec les recommandations liées à la définition des écosystèmes qui doivent être délimités de manière opérationnelle et se baser sur des discontinuités des caractéristiques des écosystèmes et des échelles de gestion (Christensen et al., 1996 ; Sissenwine et Murawski, 2004).

3.2.3.3 Intérêt des ZPE

Les ZPE dérivées de l'analyse sont consistantes en terme d'unités spatiales continues et suivant la connaissance dont nous disposons *a priori* sur les écosystèmes européens. En particulier, certaines d'entre elles correspondent à des grands écosystèmes marins (plateau islandais et plateau celtico-gascon ; Sherman, 1991) (Fig. 3.4) ou à des divisions des provinces des plateaux de l'Atlantique nord-est (Longhurst, 1998). Elles sont également proches des zones couvertes par les comités consultatifs régionaux (CCR) récemment créés par la Commission européenne afin de promouvoir la participation des différents acteurs à l'aménagement des pêcheries (Fig. 3.4). Ces résultats n'étaient pas évidents au regard du nombre de stocks et d'espèces considérés dans l'analyse et ont nécessité une part de subjectivité lors du choix du nombre d'axes inclus dans la classification. Cependant, la sélection du nombre approprié de clusters n'est pas simplement liée à des considérations statistiques, mais dépend également des objectifs de l'analyse. Une approche relativement similaire a été adoptée par Garibaldi et Limongelli (2003) afin de regrouper des grands écosystèmes marins en quelques clusters à des fins de comparaison. Excepté quelques cas, la majorité des stocks européens ont une distribution géographique s'inscrivant dans les ZPE délimitées.

La définition de grandes zones de pêche basée sur des méthodes quantitatives est une première étape préalable à la mise en place progressive d'une approche écosystémique

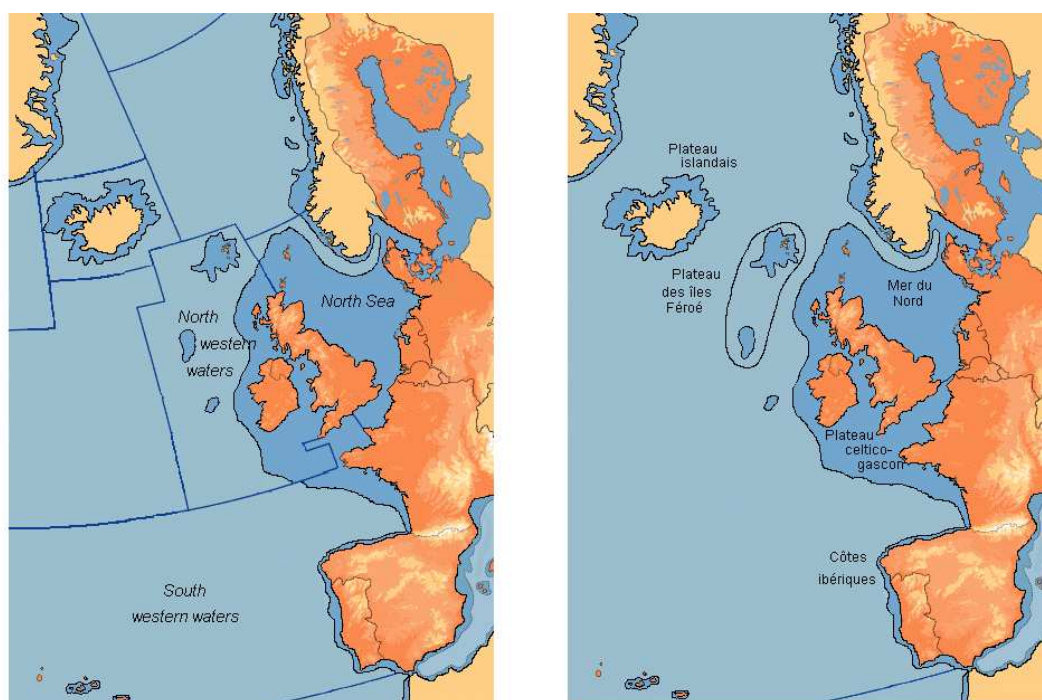


Fig. 3.4 – Cartes présentant les zones géographiques correspondant aux comités consultatifs régionaux (CCR) récemment mis en place en Europe (à gauche) et aux grands écosystèmes marins (LME) de la zone d'étude (à droite).

des pêches (AEP). La délimitation des ZPE en se limitant à des données de captures constitue cependant une approche rudimentaire mais suffisante pour les objectifs de notre analyse. Le recours à des données de biomasses ainsi qu'à des paramètres physico-chimiques (température, courants, sédimentologie...) afin de circonscrire et caractériser de manière plus précise les écosystèmes marins en Europe constitue cependant un travail essentiel complémentaire au développement d'une gestion des pêches plus écosystémique. Des projets de cartographie des habitats marins à une échelle plus fine et via des techniques sophistiquées basées sur d'importants jeux de données sont actuellement en cours (ICES, 2003a). Ceci devrait notamment favoriser des analyses à une échelle différente et plus large que les évaluations monospécifiques courantes. L'appréhension de l'état des ressources marines à un niveau global et la compréhension des mécanismes de fonctionnement des écosystèmes passe notamment par une description de leur structure et des interactions prenant place entre les espèces (cf. Chapitre 1). Par ailleurs, les ZPE constituent des zones marines de grande taille pour lesquelles des comparaisons peuvent être envisagées afin de détecter des patrons à une échelle globale. L'application d'indicateurs écosystémiques à l'ensemble de ces zones apparaît ainsi comme une voie possible pour décrire leurs propriétés et éventuellement analyser les effets de la pêche (Section 3.4). Dans cette perspective, la spécification des ZPE concorde parfaitement avec les recommandations de la FAO (2001) :

« Un aspect important à prendre en considération pour l'élaboration d'indicateurs est la sélection des « unités » géographiques pour lesquelles ils seront établis. Celles-ci devraient rendre compte de l'échelle géographique de processus écologiques qui définissent raisonnablement les frontières des écosystèmes (tout en reconnaissant que les frontières sont toujours ouvertes dans le cas des écosystèmes aquatiques), des ressources halieutiques et de l'activité de pêche, ainsi que des juridictions politiques. »

3.2.3.4 Les ZPE exploitées par les flottilles finistériennes

Les stocks d'intérêt commercial sélectionnés pour le secteur pêche du Finistère (cf. Chapitre 2) sont principalement inclus dans le plateau celtico-gascon : baudroie (VIIb-k, VIIla,b,d), cardine (b,c,e-k, VIIla,b,d), églefin (VIIb-k), langoustine (b,c,j,k), langoustine (f,g,h), langoustine (a,b), merlan (VIIe-k) et morue (VIIe-k). La distribution géographique du lieu noir (IIIa, IV, VIa,b) chevauche la mer du Nord, le nord de la mer du Nord et l'ouest de l'Écosse et de l'Irlande. La distribution du grenadier (Vb, VI, VII) se situe à la fois sur le plateau celtico-gascon et l'ouest de l'Écosse et de l'Irlande, et celle du merlu (IIIa, IV, VI, VII, VIIla,b,d) est comprise dans les quatre ZPE citées. Le tourteau (VIIId-e) se situe entre la mer du Nord et le plateau celtico-gascon. Lorsque les captures sont considérées par zone de pêche écosystémique, il apparaît alors que les flottilles finistériennes opèrent principalement dans le plateau celtico-gascon qui représente environ 80% des débarquements totaux réalisés en tonnage et 84% en valeur (Tab. 3.1). Le reste, c.-à-d. environ 19% des captures en tonnage et 14% en valeur, provient majoritairement de l'Ouest de l'Écosse et de l'Irlande. Une part très faible des captures (< 3%) est également réalisée dans la région ibérique et des Açores, principalement dans la sous-division VIIk.

TAB. 3.1 – Zones de pêche écosystémiques (ZPE) d'origine des débarquements finistériens exprimés en valeur ('000 €), pour les flottilles définies dans le chapitre 2. PP = petite pêche; PC = pêche côtière; PL = Pêche au large; N = Nord Finistère; S = Sud Finistère.

ZPE	PPN	PCN	PLN	PPS	PCS	PLS
Plateau islandais	0	0	0	0	0	0
Nord mer du Nord	0	0	0	0	0	42
Mer du Nord	12	0	155	0	0	10
Ouest Écosse-Irlande	0	0	57	0	2	23 625
Mer d'Irlande	0	0	0	0	0	184
Plateau celtico-gascon	4 661	4 148	9 115	35 051	16 534	76 343
Région ibérique et des Açores	0	0	43	2	158	4 423

3.2.4 Conclusion

La définition des limites d'un écosystème dépend principalement des échelles spatio-temporelles des processus physiques, chimiques et biologiques en jeu, ainsi que des objectifs de l'étude (Christensen et al., 1996). Différentes segmentations des eaux européennes en écosystèmes ont été proposées (p. ex. Longhurst, 1998; ICES, 2003). Néanmoins, les écosystèmes définis ne correspondent généralement pas à l'échelle spatiale pour laquelle des informations sur les stocks exploités sont disponibles. Dans ce contexte, nous proposons ici une méthode de délimitation des eaux européennes en grands ensembles géographiques homogènes, s'appuyant sur les discontinuités existant entre les compositions spécifiques des captures de chaque sous-division. Cette approche combine ainsi des aspects d'écologie, d'exploitation et de gestion. Les limites des écosystèmes dans le contexte de l'AEP doivent en effet considérer au maximum les échelles des interactions et processus ayant lieu au sein des écosystèmes, mais sont en fin de compte déterminées pas les questions politiques et les problèmes de gestion (Garcia et al., 2003). Suivant la disponibilité en données, différents indicateurs peuvent ensuite être estimés pour chaque ZPE définie afin de décrire et analyser les effets de la pêche. Leur transposition en règles de décision, peu abordée pour l'instant (Link, 2005; Section 1.4.3), nécessitera notamment de faire le lien entre les valeurs ou directions de référence recherchées et la pression de pêche exercée. La spécification de zones d'étude en adéquation avec les limites géographiques des stocks, échelle à laquelle le contrôle de la mortalité par pêche et le suivi des biomasses sont réalisés, apparaît alors tout à fait pertinente.

3.3 Décrire les ZPE par des indicateurs écosystémiques

En se focalisant notamment sur le plateau celtico-gascon au sein duquel opèrent la grande majorité des flottilles finistériennes, nous nous proposons dans cette section² de décrire les ZPE par le niveau trophique moyen des captures (MTL; Pauly et al., 1998a),

²Cette section a donné lieu à la présentation d'un poster au symposium international sur les « indicateurs écosystémiques quantitatifs pour l'aménagement des pêches » et à la co-rédaction d'un article :

- Chassot, E., Laurans, M., Bozec, Y., Colomb, A. et Gascuel, D. (2004). Using trophic spectra for comparative analyses of fishing areas : Application to European fisheries. Quantitative Ecosystem Indicators for Fisheries Management. International Symposium, 31 March-3 April 2004, Paris, France, p12
- Gascuel, D., Bozec, Y., Chassot, E., Colomb, A. et Laurans, M. (2005). The trophic spectrum : theory and application as an ecosystem indicator. *ICES Journal of Marine Science*, 62 : 443–452.

l'indice Fishing-In-Balance (FIB ; Pauly et al., 2000) et les spectres trophiques (Gascuel, 2002 ; Gascuel et al., 2005) de captures et de production primaire requise (PPR). Dans une première étape, les spectres sont tracés pour chaque ZPE afin de visualiser quels niveaux trophiques sont ciblés dans les écosystèmes sous-jacents, et ainsi avoir une vision générale des grands types d'exploitation en place dans les eaux européennes. Les spectres de PPR permettent en particulier de comparer l'importance des prises réalisées à chaque niveau trophique, en standardisant le spectre en production primaire. Dans un second temps, les évolutions temporelles des spectres, du niveau trophique moyen et de l'indice FIB pour une ZPE donnée renseignent sur les modifications de ciblage des pêcheries et les possibles changements dans l'écosystème sous-jacent (Cury et al., 2005b ; Gascuel, 2005). Ces évolutions montrent des changements importants des types d'exploitation et des tendances des indicateurs au cours des trois dernières décennies, suggérant une possible dégradation de certains écosystèmes marins européens.

3.3.1 Matériel et méthodes

3.3.1.1 Données de captures et niveaux trophiques

Les données de captures sont extraites de la base du CIEM. Les séries temporelles s'étendent de 1973 à 2001, quelques années manquant au début ou en cours de période pour certaines sous-divisiones. Des niveaux trophiques moyens sont ensuite attribués à toutes les espèces ou groupes d'espèces (p. ex. clupéidés) capturés. Ces niveaux trophiques sont supposés égaux pour l'ensemble de l'Atlantique Nord-Est, et constants au cours de la période d'étude. Des niveaux trophiques estimés par isotopes stables sont utilisés pour 41 espèces (Pinnegar et al., 2002). Pour les autres espèces, des niveaux trophiques moyens, généralement estimés à partir de données de contenus stomacaux, sont extraits de la base de données FishBase (Froese et Pauly, 2000).

3.3.1.2 Les spectres trophiques

Le spectre trophique d'une variable X (biomasse, capture, abondance, ...) se définit comme la distribution de cette variable par classe trophique (conventionnellement par pas de 0,1) des herbivores et détritivores aux top-prédateurs (Gascuel, 2002 ; Gascuel et al., 2005). La construction des spectres trophiques se base sur des données agrégées de captures ou PPR par espèce, et des estimations d'un TL moyen par espèce, obtenues à partir de contenus stomacaux, d'analyses isotopiques ou de résultats de modélisation (p. ex. Ecopath). Le niveau trophique pouvant varier entre les individus d'une espèce

donnée (avec la taille par exemple), il est approprié de distribuer la variable d'intérêt (captures ou PPR) d'une espèce sur une gamme de valeurs de TL autour de la moyenne, suivant la variance intraspécifique du TL. Cette variance étant généralement inconnue, nous recourons ici à une approche pragmatique qui consiste à appliquer trois fois de suite une moyenne mobile centrée d'ordre 3, après avoir agrégé la variable pour toutes les espèces par classe de 0,1 TL. Cette méthode conduit à répartir de manière symétrique la valeur de la variable sur 7 classes trophiques contiguës, selon une distribution proche d'une loi normale (Fig. 3.5).

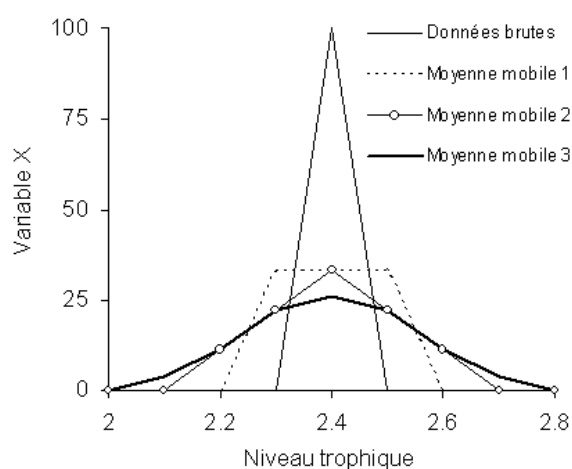


Fig. 3.5 – Représentation graphique de la succession de trois moyennes mobiles centrées d'ordre 3 pour répartir de manière symétrique la valeur de la variable d'intérêt X , ici connue en $TL = 2,4$.

Les spectres trophiques de captures et de PPR sont construits pour toutes les ZPE par périodes de temps de 5 ans, suivant la disponibilité en données de captures. Dans un premier temps, les spectres sont comparés pour la période la plus récente (1997-2001) afin de décrire les différences de schémas d'exploitation entre ZPE. Les surfaces des ZPE étant très différentes, les données de captures et de PPR sont rapportées à la surface totale de chaque ZPE (Tab. 3.2), estimée avec la fonction `grdvolume` de l'outil générique de cartographie (Generic Mapping Tool ; <http://gmt.soest.hawaii.edu/>). Puis, l'évolution temporelle des spectres est mise en parallèle avec l'indice FIB, calculé pour chaque ZPE, de manière à interpréter les tendances observées.

TAB. 3.2 – Tableau donnant les surfaces (km²) des zones de pêche écosystémiques (ZPE). Surface *prof<1000m* et surface *prof<200m* correspondent respectivement aux surfaces au-dessous desquelles la profondeur est inférieure à 1000 m et à 200 m.

ZPE	Surface <i>tot</i>	Surface <i>prof<1000m</i>	Surface <i>prof<200m</i>
Plateau islandais	375 000	267 000	107 000
Nord mer du Nord	329 000	318 000	244 000
Mer du Nord	386 000	386 000	386 000
Ouest Écosse-Irlande	2 921 000	413 000	174 000
Mer d'Irlande	52 000	52 000	52 000
Plateau celtico-gascon	564 000	348 000	312 000
Région ibérique et des Açores	3 892 000	139 000	52 000

3.3.2 Résultats

3.3.2.1 Variabilité spatiale

Les spectres trophiques des captures et de PPR montrent des schémas d'exploitation différents entre les zones, en termes de production et de niveaux trophiques capturés (Fig. 3.6 et 3.7). Le plateau islandais et les deux ZPE de mer du Nord présentent des niveaux de captures très importants par rapport aux autres ZPE (Fig. 3.6a), les pics de production pouvant atteindre entre 450 et 750 kg.km⁻² pour des TL intermédiaires, c.-à-d. compris entre 2,8 et 4. Les maxima de production, toutes ZPE confondues, s'observent pour ces trois zones et correspondent respectivement à des TL égaux à 3, 3,2 et 3,8. Les spectres trophiques de captures de la mer du Nord et du nord de la mer du Nord sont très dissemblables, reflétant à la fois des espèces ciblées distinctes et des écosystèmes sous-jacents de structure trophique différente. La région ibérique et des Açores présente la production la plus faible, le maximum étant observé pour un TL de 3,6. Le plateau celtico-gascon a une position intermédiaire avec un pic de production supérieur à 100 kg.km⁻² autour de TL = 3,8 (Fig. 3.6b). La mer d'Irlande et l'Ouest de l'Écosse et de l'Irlande ont des spectres de captures assez proches et de même ordre de grandeur, bien qu'ils présentent un décalage d'environ 0,2 TL et que des espèces de bas TL (principalement des bivalves) soient capturées en mer d'Irlande (Fig. 3.6c). En résumé, les zones de pêche écosystémiques ont des profils de captures reflétant des potentiels de production et des schémas d'exploitation très différents. Les niveaux de captures sont les plus élevés pour les TL intermédiaires (2,8-4,0) et sont rarement importants dans les hauts TL (> 4), excepté le cas du plateau islandais (environ 150 kg.km⁻² pour TL = 4,2-4,6), et dans les bas TL, excepté en mer d'Irlande (environ 70 kg.km⁻² pour TL = 2,1).

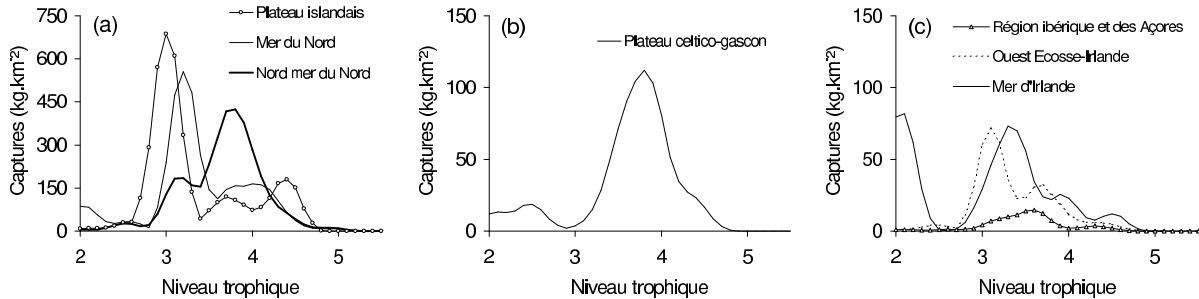


Fig. 3.6 – Spectres trophiques des captures des zones de pêche écosystémiques (ZPE) pour la période 1997-2001.

Les spectres trophiques de PPR révèlent des patrons différents des spectres de captures (Fig. 3.7). La ré-expression de la production en terme de PPR modifie la forme des spectres en attribuant beaucoup de « poids » aux hauts TL (un facteur 10 à chaque niveau trophique), et peu aux faibles.

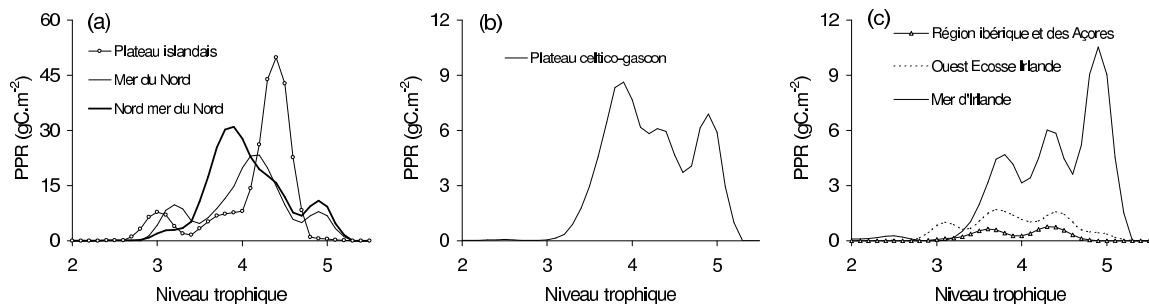


Fig. 3.7 – Spectres trophiques de PPR des zones de pêche écosystémiques (ZPE) pour la période 1997-2001.

Le plateau islandais, la mer du Nord et le nord de la mer du Nord demeurent logiquement les zones de plus forte PPR, avec des pics entre 30 et 45 gC.m^{-2} (Fig. 3.7a). Néanmoins, alors que le pic de captures pour le plateau islandais se situait autour de $\text{TL} = 3$, notamment du fait des prises de capelan (*Mallotus villosus*), le pic de PPR est observé pour les hauts niveaux trophiques ($\text{TL} = 4,4$; gadidés). Les spectres des deux zones de mer du Nord exprimés en PPR apparaissent plus proches que les spectres de captures. Le plateau celtico-gascon présente un spectre caractérisé par trois modes relativement proches les uns des autres, dont les PPR sont comprises entre 6 et 8,5 gC.m^{-2} (Fig. 3.7b). Les PPR pour la région ibérique et des Açores et l'ouest de l'Écosse et de l'Irlande, c.-à-d. les régions des eaux européennes les plus océaniques, sont faibles et proches de 0,5 à 1,5 gC.m^{-2} pour toute la gamme de niveaux trophiques compris entre 2,8 et 5 (Fig. 3.7c). Bien que les captures des hauts niveaux trophiques soient généralement de faible

importance, ce sont généralement ces composantes de l'écosystème qui requièrent la part de la production primaire la plus élevée pour être produits.

3.3.2.2 Évolution temporelle

• Niveau trophique moyen et indice FIB

Des tendances significativement décroissantes du niveau trophique moyen sont observées pour le plateau islandais, la mer du Nord, l'ouest de l'Écosse et de l'Irlande et la mer d'Irlande sur toute la période (Fig. 3.8). Le nord de la mer du Nord montre également une tendance significative à la baisse lorsque la série est considérée à partir de 1990. Les diminutions de TL sont d'environ 0,01 TL par an soit 0,1 TL par décennie. Le déclin le plus important est observé pour la mer d'Irlande, le MTL passant de plus de 3,6 au milieu des années 1970 à moins de 3,0 pour les dernières années (Fig. 3.8c). Seuls la région ibérique et des Açores et le plateau celtico-gascon ne montrent pas de tendance dans le MTL, bien qu'un déclin du MTL semble s'amorcer dans cette dernière zone au cours des dernières années (Fig. 3.8b).

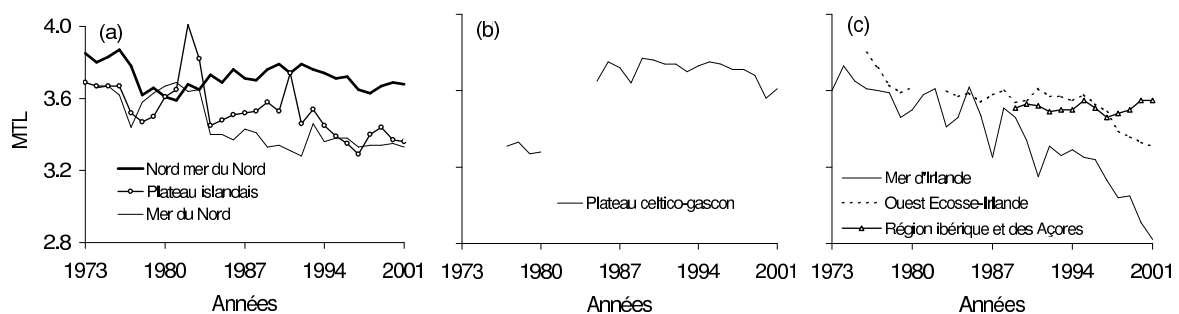


Fig. 3.8 – Évolution temporelle du niveau trophique moyen des captures pour les zones de pêche écosystémiques (ZPE).

L'absence de phase d'augmentation des indices FIB (Fig. 3.9) montre que le développement des pêcheries s'est opéré avant les années considérées dans l'étude, c.-à-d. disponibles via la base de données du CIEM. Cinq des sept ZPE présentent des tendances linéaires significativement décroissantes du FIB. La diminution de l'index est particulièrement marquée dans le cas de la mer du Nord, du nord de la mer du Nord, et de la mer d'Irlande. Elle présente cependant pour la mer du Nord un changement amorcé, c.-à-d. une tendance à la hausse depuis 1991. À nouveau, seuls le plateau celtico-gascon et la région ibérique et des Açores présentent un indice FIB stable dans le temps et proche de 0. Pour le plateau celtico-gascon, l'année 1999 semble particulière, le FIB prenant une valeur de -0,3 contre 0,04 en 1998 (Fig. 3.9b). Toutes les pêcheries européennes

apparaissent ainsi pleinement exploitées ou en phase de surexploitation au sens de l'indice FIB : la baisse des captures dans les hauts niveaux trophiques n'est pas compensée par un accroissement « équivalent » de captures dans les niveaux trophiques inférieurs.

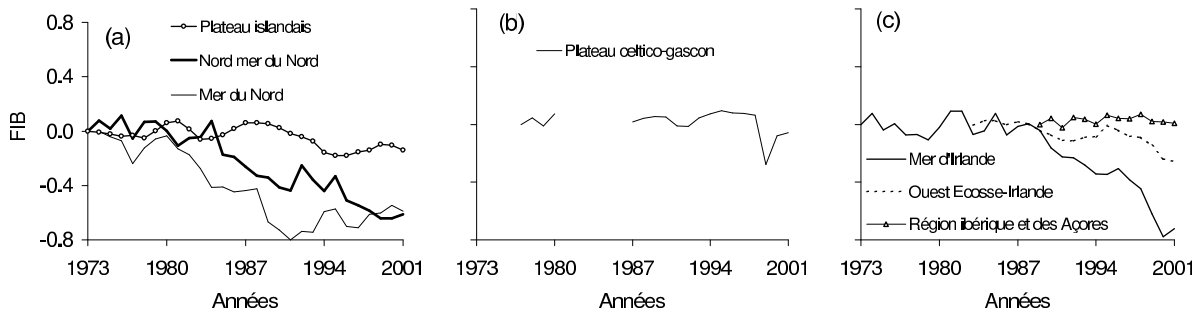


Fig. 3.9 – Évolution temporelle de l'indice Fishing-In-Balance (FIB) pour les zones de pêche écosystémiques (ZPE).

• Spectres de captures et de PPR

Seules les évolutions temporelles des spectres de captures et de PPR du plateau celtico-gascon et de la mer d'Irlande sont présentées (Fig. 3.10). Le spectre des captures du plateau celtico-gascon conserve une forme similaire entre 1987 et 2001, suggérant une stabilité des captures et du diagramme d'exploitation à l'échelle de l'écosystème. Néanmoins, les captures pour les hauts TL (entre 4,2 et 4,8) ont diminué au cours de cette période alors que la production pour les TL intermédiaires a augmenté puis diminué (Fig. 3.10a). Ces modifications sont mieux observées avec les spectres de PPR où deux pics se détachent dans les hauts TL (4,4 et 4,9), diminuant respectivement de 8,5 à 6,7 gC.m^{-2} et de 10,4 à 6,0 gC.m^{-2} au cours de la période (Fig. 3.10b). Cette diminution de PPR est en partie compensée par l'augmentation de 7,3 à 8,6 gC.m^{-2} observée pour TL = 3,9.

La tendance décroissante très importante du FIB pour la mer d'Irlande s'explique de manière détaillée via l'analyse des spectres trophiques de captures et de PPR. Pour la période 1973-1976, le spectre de captures a une forme similaire aux autres périodes mais présente un pic de production très élevé pour TL = 3,8, correspondant au hareng (*Clupea harengus*). La diminution importante de ce pic sur une période aussi courte suggère un changement de cible de la pêcherie, probablement en relation avec la fermeture de la pêcherie de hareng de mer Celtique entre 1977 et 1982. À partir de 1976, le spectre conserve une forme relativement similaire mais révèle une diminution progressive des captures pour les trois modes correspondants aux TL égaux à 3,8, 4,3, et 4,9, parallèlement à une augmentation pour les niveaux trophiques compris entre 2,1 et 2,5 (Fig. 3.11a). Cette évolution temporelle est encore plus flagrante avec les spectres de



Fig. 3.10 – Évolution temporelle des spectres de captures (a) et PPR (b) pour le plateau celtico-gascon de 1987 à 2001.

PPR où la diminution de PPR est très importante pour les hauts niveaux trophiques (TL = 4,9), la PPR passant de près de 60 gC.m⁻² au début des années 1980 à environ 10 gC.m⁻² pour la période la plus récente (Fig. 3.11b). Cette diminution de PPR dans les hauts TL n'est pas compensée par l'augmentation des captures pour les bas TL et explique la tendance observée du FIB.

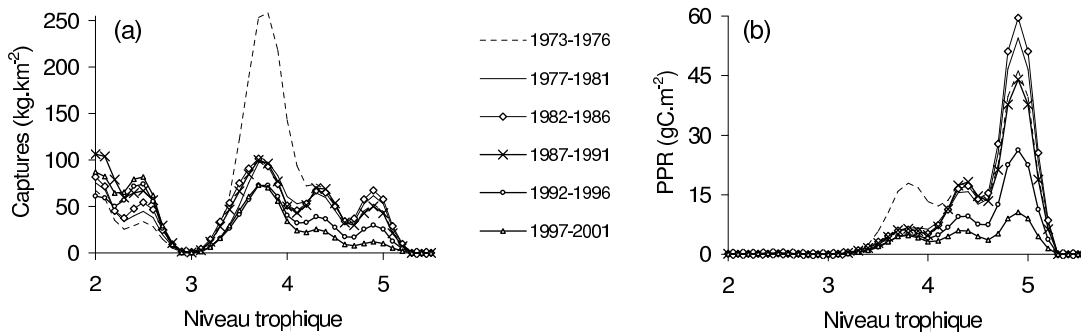


Fig. 3.11 – Évolution temporelle des spectres de captures (a) et PPR (b) pour la mer d'Irlande de 1973 à 2001.

3.3.3 Discussion

3.3.3.1 Spectres et niveaux trophiques

L'AEP appelle explicitement à l'utilisation d'indicateurs pour évaluer les effets de la pêche sur les écosystèmes (Garcia et al., 2003 ; Chapitre 1). Dans ce contexte, Gascuel et al. (2005) ont proposé le spectre trophique comme représentation graphique d'une

variable d'intérêt le long d'un continuum de niveaux trophiques, correspondant aux différentes composantes d'un écosystème donné. Des approches relativement similaires mais ne tenant pas compte de la variabilité interindividuelle des TL ont été utilisées par d'autres auteurs (Pahl-Wostl, 1997 ; Pauly et al., 2001 ; Froese et al., 2001). Plus récemment, une méthode proche des spectres trophiques, mais représentant la variable d'intérêt de manière cumulée, a également été appliquée dans le Golfe du Mexique par Sosa-López et al. (2005).

La technique de lissage est une approche pragmatique permettant de répartir les captures (ou la PPR) sur une gamme de niveaux trophiques autour d'une valeur moyenne, suivant la variabilité escomptée du régime d'une espèce donnée. En réalité, la répartition est censée représenter la variabilité interindividuelle du TL, non pas pour une espèce, mais pour l'ensemble des espèces dont le TL a été affecté à une valeur moyenne identique. Le recours à un formalisme mathématique plus rigoureux, basé sur la spécification d'une loi de distribution dont l'écart type exprimerait la variabilité interindividuelle du TL, constituerait une étape supplémentaire dans l'optique de l'utilisation des spectres trophiques comme indicateurs. L'estimation de cette variabilité pourrait notamment s'appuyer sur la littérature grandissante portant sur les applications des méthodes isotopiques en milieu marin (Jennings et al., 2001a, 2002c ; Pinnegar et al., 2002 ; Le Loc'h et Hily, 2005). La relation entre moyenne et écarts types des niveaux trophiques estimés par isotopes stables devrait permettre de s'affranchir de l'hypothèse peu réaliste d'une variabilité interindividuelle du TL constante, comme le suppose la technique de lissage requise pour la construction des spectres. Néanmoins et compte tenu du manque d'études portant sur la variabilité du niveau trophique (nous y reviendrons en section 3.5), cette méthode apparaît pour le moment satisfaisante, les différences entre spectres n'étant probablement pas dépendantes de la technique de lissage de répartition utilisée.

La représentation graphique du spectre renvoie également à la question de l'estimation des niveaux trophiques moyens assignés aux espèces et supposés constants dans le temps et l'espace. En particulier, les TL de FishBase sont estimés à partir de contenus stomacaux pouvant provenir de diverses sources et sont parfois issus d'un faible nombre d'échantillons (cf. Technique de bootstrap du logiciel Trophlab, Froese et Pauly, 2000). Ces estimations d'un TL moyen attribué au niveau mondial à chaque espèce masquent ainsi la variabilité spatiale et temporelle du régime alimentaire des poissons, pourtant caractérisés par un comportement opportuniste remarquable (p. ex. Shin, 2000). Les TL de FishBase ne mettent également pas en évidence les modifications de TL liées à des changements ontogéniques pouvant s'opérer au cours de la vie des poissons (Section 3.5). Par contraste avec les données de contenus stomacaux ne représentant que des « images instantanées » de la position d'un individu dans le réseau trophique, les valeurs de TL estimées par isotopes stables constituent des variables intégrées sur une période de temps plus longue, de l'ordre de l'année (Post, 2002), et semblent donc plus adaptées pour les

spectres trophiques. Bien que les tailles d'échantillons demeurent généralement faibles (p. ex. Pinnegar et al., 2002), des valeurs de TL pour différentes tailles de poissons en mer du Nord et dans le Golfe de Gascogne sont aujourd'hui disponibles (Jennings et al., 2002a ; Le Loc'h et Hily, 2005). En dépit de ces considérations, la forme des spectres trophiques apparaît relativement peu sensible aux TL utilisés (isotopes vs. FishBase), bien que des décalages des modes le long des TL puissent se produire (résultats non présentés). Des analyses comparatives ont en effet montré des corrélations fortes entre les estimations de TL issues des deux méthodes (Vander Zanden et al., 1997 ; Kline et Pauly, 1998 ; Davenport et Bax, 2002 ; Pinnegar et al., 2003a). Les spectres de captures et de PPR ont principalement été employés ici comme outils graphiques, dans l'optique de décrire qualitativement les grands schémas d'exploitation entre ZPE et leur évolution au cours du temps. Parallèlement, des méthodes quantitatives permettant de mettre en évidence des différences significatives entre spectres ont été développées (Laurans et al., 2004 ; Bozec et al., 2005). D'autres métriques associées à des points de référence, telles que la gamme de TL, le nombre de modes et la pente du spectre, pourraient constituer des points de départ afin de compléter l'approche présentée. Le développement de ces métriques devra se faire en suivant les différents critères établis par Rice et Rochet (2005) (Section 1.4.2).

3.3.3.2 Potentiels d'exploitation dans les bas TL

L'exploitation des eaux européennes étant très ancienne, les spectres trophiques permettent ainsi de décrire, à travers les profils de captures, le type de sélectivité trophique mis en œuvre par les pêcheries, c.-à-d. quels niveaux trophiques sont exploitables au sein des écosystèmes européens. La variabilité spatiale observée laisse supposer des différences importantes dans les gammes de TL ciblés et dans les potentiels de production entre ZPE. Les hauts niveaux trophiques ($TL > 4$) utilisent le plus de production primaire en Europe, mais les plus fortes productions halieutiques proviennent des TL intermédiaires (3-4). Il existe actuellement peu d'espèces exploitées (et exploitables?!) dans les bas TL (2-3) bien que ces niveaux puissent offrir des potentiels naturels de production très élevés (biomasses importantes, métabolisme élevé). Les différences spatiales marquées entre les ZPE en termes de potentiels de captures, notamment dans les bas niveaux trophiques, suggèrent ainsi des degrés différents de résistance à la pêche, au sens de l'indice FIB. Selon les ZPE considérées, les diminutions de captures constatées dans les hauts TL pourront, ou non, être compensées par des augmentations de captures dans les TL intermédiaires ou faibles. Le faible potentiel d'exploitation actuel dans les bas niveaux trophiques suggère cependant qu'il existe des risques importants de surexploitation à l'échelle des écosystèmes. Ceci pourrait changer à moyen ou long terme selon que les

bas niveaux trophiques deviennent exploitables pour des raisons technologiques et/ou économiques.

3.3.3.3 Des signes de surexploitation

Les déclin du niveau trophique moyen des captures observés pour la plupart des ZPE suggèrent que les pêcheries ciblent progressivement des espèces placées plus bas dans la chaîne trophique, certainement du fait de la surexploitation des poissons de haut TL. Les diminutions sont proches des ordres de grandeurs estimés par Pauly et al. (1998) à l'échelle mondiale, dépassant même souvent un taux de -0,1 TL par décennie. L'évolution temporelle du FIB confirme les tendances observées via le niveau trophique moyen des captures et indique que la majorité des ZPE présentent une tendance à la baisse, c.-à-d. que la surexploitation des hauts niveaux trophiques entraînant progressivement des diminutions de captures n'est pas compensée à l'échelle de l'écosystème par une augmentation des captures des niveaux inférieurs. La diminution du FIB est interprétée comme la traduction d'une modification de la structure trophique de l'écosystème et d'une altération de son fonctionnement (Cury et al., 2005b ; Pauly et Watson, 2005).

Le suivi des spectres trophiques de captures et de PPR dans le temps apporte de l'information complémentaire au tracé du MTL et du FIB en décrivant les modifications ayant eu lieu au sein des ZPE. Le plateau celtico-gascon présente une relative stabilité de la production dans le temps, en termes d'importance et de TL des captures, engendrant un FIB relativement constant et proche de 0. Ceci s'explique par des niveaux de PPR globalement similaires entre les groupes trophiques capturés, la légère diminution des hauts TL correspondant à une augmentation quasi-équivalente des TL intermédiaires en termes de PPR. En revanche, ces phénomènes de compensation ne s'observent pas pour la mer d'Irlande où la diminution du FIB est particulièrement marquée et du même ordre de grandeur que celle observée par Pauly et al. (2000) pour l'Atlantique nord-ouest. Dans cette ZPE, les spectres montrent que la diminution continue des TL hauts et intermédiaires n'est pas contrebalancée par l'augmentation des captures dans les bas TL, et suggèrent qu'un phénomène de surexploitation est en train de s'opérer à l'échelle de l'écosystème. Les diminutions du FIB sont moins accentuées sur le plateau islandais, vraisemblablement du fait des captures de capelan (*Mallotus villosus*) qui demeurent pour l'instant très élevées, et dans l'ouest de l'Écosse et de l'Irlande grâce au développement de la pêcherie de merlan bleu (*Micromesistius poutassou*), destiné à la fabrication de surimi. De même, le développement des pêcheries minotières ciblant le lançon (*Ammodytes spp.*) explique une grande part de la remontée du FIB en mer du Nord, observé depuis le début des années 1990. La relative résistance à la surexploitation semble donc souvent liée à quelques espèces particulières et très produc-

tives, généralement de TL intermédiaire. Leur exploitation pourrait cependant accélérer le déclin des poissons de hauts TL car ces espèces fourrages peuvent constituer une part essentielle de leur régime (Adlerstein et Welleman, 2000 ; Carscadden et al., 2001). Ces questions se posent actuellement en mer du Nord où un conflit oppose les pêcheurs de morue aux pêcheries industrielles de lançon, ces dernières étant accusées d'être en partie responsables de l'état de surexploitation du stock de morue.

3.3.3.4 Caractéristiques des « ZPE du Finistère »

Le plateau celtico-gascon correspond à la zone d'où provient la majeure partie des captures finistériennes. Il est caractérisée par des niveaux de captures de l'ordre de 1 t.km^{-2} et de production primaire requise de l'ordre de $50 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$, ce qui la situe approximativement dans la moyenne des ZPE considérées. Le niveau trophique moyen des captures, après une période de relative stabilité entre 1985 et 1998, présente une diminution à partir de 1999. Cette modification de la composition des captures se retrouve au niveau de l'indice FIB, dont les valeurs proches de 0 tout au long de la période sont marquées par une nette diminution en fin de période considérée. L'année 1999 est caractérisée par une forte diminution des captures totales, qui passent d'une moyenne annuelle de l'ordre de 485 000 tonnes entre 1993 et 1998, à moins de 285 000 tonnes. Les prises importantes de chinchard (*Trachurus trachurus*) et de maquereau (*Scomber scombrus*) en 1999 ne permettent pas de compenser la diminution des captures de plusieurs espèces, dont le merlan. Cette espèce représente environ 5% des captures mais jusqu'à 30% de la PPR, compte tenu de son niveau trophique élevé (TL = 4,94). Alors que les captures des niveaux trophiques intermédiaires (3,6-4,1) compensaient la diminution dans les hauts niveaux trophiques (TL > 4) pour la période 1992-1996, ceci pouvant être éventuellement lié à un effet top-down, tout se passe comme si ces niveaux intermédiaires commençaient également à être surexploités pendant la dernière période. Il y a alors une diminution de leur production, et par conséquent de l'indice FIB. Le plateau celtico-gascon qui constitue une des ZPE les moins affectées par l'exploitation au sens des indicateurs utilisés, montre donc en fin de période considérée des signes avant-coureurs indiquant un possible impact de la pêche à l'échelle de l'écosystème sous-jacent.

L'ouest de l'Écosse et de l'Irlande est caractérisé par une production moyenne d'environ $0,5 \text{ t.km}^{-2}$ et une PPR d'environ $15 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Ces valeurs sont plus faibles que pour le plateau celtico-gascon et masquent en réalité de grandes hétérogénéités au sein de cette zone, entre la partie du plateau continental qui apparaît très productive, et l'océan ouvert beaucoup plus pauvre (sous-division CIEM XII). Par rapport au plateau celtico-gascon, cette ZPE présente une diminution significative du niveau trophique moyen des captures et de l'indice FIB, associée à une augmentation importante des captures

totales depuis 1991. Ces tendances sont principalement dues à la pêcherie de merlan bleu (*Micromesistius poutassou*; TL = 3,14), localisée dans les sous-divisions VIa-b et VIIb-c, dont la production est passée de 400 000 tonnes environ en 1987 à 800 000 tonnes en moyenne sur la période 1997-2001. Après avoir stagné à environ 30% des captures totales réalisées au sein de la ZPE de 1978 à 1991, la part du merlan bleu n'a fait que croître pour atteindre 60% de la production en 2001. Aussi, l'augmentation des captures de merlan bleu explique la diminution du niveau trophique moyen des captures. Elle reflète dans ce cas plus directement une demande croissante pour le marché de surimi, que de réels changements dans l'écosystème pouvant être imputés à la pêche. Néanmoins, il est important de souligner que la diminution de l'indice FIB est en réalité amoindrie par l'augmentation des captures de merlan bleu. Celle-ci ne suffit pas pour compenser les déclin de production qui touchent à la fois des espèces de gadidés telles que la morue (*Gadus morhua*), l'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*), le lieu noir (*Pollachius virens*), et de pélagiques comme le maquereau (*Scomber scombrus*), le chinchard (*Trachurus trachurus*) et le hareng (*Clupea harengus*). L'ouest de l'Écosse et de l'Irlande apparaît ainsi comme une ZPE où des modifications importantes de la composition des captures ont eu lieu au cours des vingt dernières années, suggérant des changements importants de la structure trophique de l'écosystème.

3.3.4 Conclusion

Les spectres trophiques apparaissent complémentaires du niveau trophique moyen des captures (MTL) et de l'indice FIB pour décrire les changements de captures étant survenus au cours du temps, qui peuvent notamment révéler des modifications importantes de la structure trophique des écosystèmes sous-jacents. En Europe, la majorité des zones de pêche écosystémiques présentent un déclin des valeurs pour ces deux indicateurs, qui pourrait suggérer dès à présent des phénomènes de surexploitation écosystémique. La grande proportion de biomasse inexploitable actuellement dans les bas niveaux trophiques, ainsi que leur faible valeur marchande (Pinnegar et al., 2002), entraînera en effet systématiquement une chute du FIB en cas de surexploitation des populations commerciales d'intérêt majeur de haut niveau trophique. La mise en place d'une gestion centrée sur des indicateurs devra notamment passer par la définition de points de référence seuils ou limites pour les indices MTL et FIB. Les valeurs de référence devront être fixées au cas par cas, compte tenu de la spécificité de chaque écosystème et des schémas d'exploitation les caractérisant.

3.4 Spécifier une direction de surexploitation par analyse multivariée

La section 3.2 a introduit le concept de « zone de pêche écosystémique », correspondant à de grandes unités géographiques caractérisées par des schémas d'exploitation différents. Dans cette section et en complément de la section 3.3 à vocation descriptive, nous nous proposons de comparer ces zones via un ensemble d'indicateurs mesurant certaines de leurs propriétés. Peu d'analyses comparatives sont conduites à cette échelle, bien que ce type d'approche puisse se révéler utile pour appréhender des patrons généraux et éviter les écueils liés à l'analyse d'un écosystème particulier (De Leiva Moreno et al., 2000). A l'échelle de l'Europe et tout comme pour la délimitation des ZPE, des difficultés associées à la collecte et à la synthèse de données pour les différents écosystèmes considérés se posent. Des données de captures et de production primaire sont de nouveau utilisées pour le calcul des indicateurs. Différentes études ont en effet révélé l'intérêt de ce type de données pour quantifier le potentiel d'exploitation et mettre en évidence l'impact de la pêche sur les écosystèmes (Caddy et al., 1995 ; Pauly et al., 1998a ; Cury et al., 2005a).

3.4.1 Matériel et méthodes

3.4.1.1 Données de captures et de production primaire

Les données de captures et de niveaux trophiques sont identiques à celles utilisées dans la section 3.3. La productivité primaire³ est calculée à partir d'un modèle de résolution en longueur d'onde et profondeur pour la période de 1997 à 2001 (Mélin, 2003). Le modèle suit pour l'essentiel les principes exposés par Platt et Sathyendranath (1988), implémentés à l'échelle du globe par Longhurst et al. (1995). Les paramètres photo-synthétiques de la courbe lumière-photosynthèse et la structure du profil vertical de chlorophylle sont définis sur la base de provinces biogéographiques (Longhurst, 1998). Les calculs sont réalisés en utilisant des cartes mensuelles mondiales de concentration en chlorophylle *a* fournies comme produits SeaWiFS par le Goddard Space Flight Center (NASA). La production primaire (PP), estimée à partir des cartes de chlorophylle *a*, est ensuite moyennée pour chaque sous-division CIEM et chaque année de 1997 à 2001 (Fig. 3.12). Les différences de PP entre sous-divisions sont en effet supérieures à la variabilité interannuelle de chaque sous-division qui est faible (< 5%).

³Ce travail a été mené en collaboration avec Frédéric Mélin et Nicolas Hoepffner du Joint Research Centre d'Ispira, Italie, dont les activités de recherche portent principalement sur le traitement des données « couleur de l'eau ».

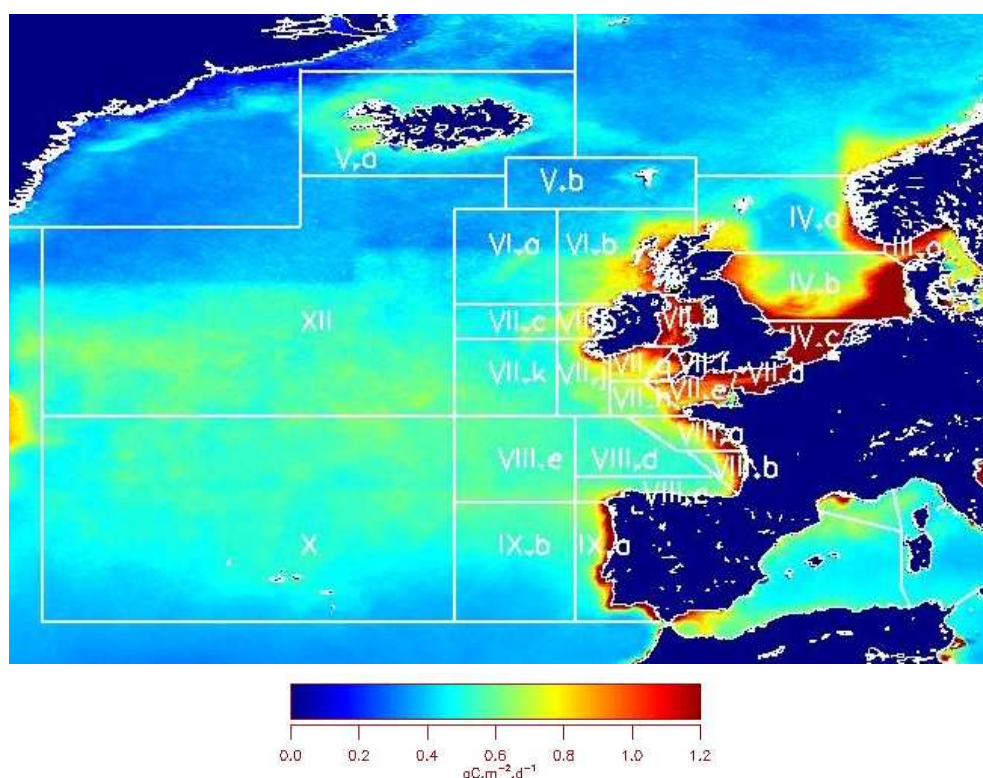


Fig. 3.12 – Moyenne annuelle de productivité primaire estimée pour la période 1997-2001 dans les sous-divisions CIEM.

3.4.1.2 Une sélection d'indicateurs

Un jeu d'indicateurs écosystémiques est calculé à partir des données de captures du CIEM et des estimations de productivité primaire, de manière à décrire certaines des propriétés majeures des ZPE précédemment définies (Tab. 3.3) :

- La production primaire, estimée pour chaque ZPE est supposée constante au cours du temps et égale à la moyenne pour la période 1997-2001,
- La production halieutique a été quantifiée par les débarquements en tonnes de poids frais par unité de surface. Par convention, nous utilisons l'ensemble de la surface des zones pour les débarquements totaux et de pélagiques, alors que les démersaux et les bivalves sont exprimés respectivement en fonction des isobathes 1000 m et 200 m (Tab. 3.2). Ce choix de partition bathymétrique s'explique pour les raisons suivantes. Les espèces pélagiques peuvent être exploitées n'importe où dans les zones de pêche. En revanche, les espèces démersales sont généralement dépendantes de la présence d'un plateau continental et sont principalement capturées à une profondeur inférieure à 1000 m. Finalement, les débarquements de bivalves proviennent majoritairement des

eaux côtières et les gisements de coquillages se trouvent rarement à une profondeur excédant 200 m,

- La production primaire requise (PPR) pour soutenir les pêcheries (Pauly et Christensen, 1995 ; Section 1.4.2.1) est estimée en assumant une efficacité trophique moyenne de 12,5% (Ware, 2000), supposée constante entre chaque niveau trophique et au sein de la zone d'étude. En réalité, une PPR « locale » est estimée en ne considérant que les captures des espèces démersales et benthiques (voir le ratio P/D), c.-à-d. résidentes, et en excluant toutes les espèces pélagiques, une part importante de leur biomasse pouvant être produite hors de la zone de pêche.
- Sur la période 1997-2001, la proportion de production primaire utilisée par la pêche (ratio PPR/PP) est calculée comme un index global d'exploitation des espèces démersales et benthiques,
- La diversité des captures est exprimée en fonction de la richesse spécifique (SR) qui donne le nombre d'espèces capturées et l'équitabilité (E) qui reflète la possible dominance de quelques espèces dans les captures,
- Le niveau trophique moyen des captures (MTL ; Section 1.4.2.1) indique quel niveau du réseau trophique est exploité par les pêcheries,
- Le ratio P/D est calculé comme le ratio des captures de petits pélagiques sur les prises d'espèces démersales et benthiques (Caddy et al., 1998). Ce ratio est considéré comme un index de productivité planctonique dans les écosystèmes marins semi-fermés (De Leiva Moreno et al., 2000). C'est également un indicateur des effets de la pêche, qui reflète une diminution attendue de la proportion de poissons piscivores comme résultat de la pêche (Rochet et Trenkel, 2003). Les catégories de comportement alimentaire sont attribuées selon la classification de FishBase (Froese et Pauly, 2000). Suivant De Leiva Moreno et al. (2000), les petites espèces majoritairement planctivores comme les lançons (*Ammodytes spp.*) sont incluses dans la catégorie petits pélagiques alors que les pélagiques moyens (p. ex. *Trachurus trachurus*) en sont exclus. De la même manière, les bivalves, les poissons anadromes, catadromes et les grands pélagiques, ainsi que les grandes catégories de poissons ne sont pas pris en compte dans le calcul du ratio P/D.

Tous les indices sont moyennés sur des périodes de 4 ou 5 ans de 1973 à 2001, suivant la disponibilité en données. Ceci permet de réduire la variabilité interannuelle potentiellement élevée des indicateurs, afin de rechercher des patrons généraux et des changements globaux dans le temps. Par ailleurs, le degré d'instabilité pour chaque période de temps est estimé par un index de variabilité interannuelle calculé pour tous les indicateurs excepté la PP, dont la variabilité interannuelle n'est connue que sur la période récente 1997-2001. Cet index est la variation relative de la valeur de l'indicateur pour une année donnée relativement à la valeur de l'indicateur calculé à partir d'une moyenne mobile sur 5 ans :

$$VX_t = \frac{|X_t - \bar{X}_{t-2,t+2}|}{\bar{X}_{t-2,t+2}} \quad (3.1)$$

où VX_t est la variabilité de l'indicateur X pour l'année t et $\bar{X}_{t-2,t+2}$ est la valeur de la moyenne mobile pour l'année t .

La moyenne de cet index pour une période donnée quantifie ainsi le degré d'instabilité de l'indicateur correspondant, et ne tient pas compte d'une composante de variabilité liée à une tendance dans la série. Les indices de variabilité décrivent l'ampleur et la nature des changements affectant les captures au cours du temps. Ces indicateurs dans le cas des captures sont notamment considérés comme des indices de perturbations des systèmes puisque les stocks surexploités tendent généralement à présenter des variations interannuelles plus grandes des captures et des recrutements (Cushing, 1982 ; Murawski, 2000).

3.4.1.3 Analyse en composantes principales

Les indicateurs sont utilisés comme variables dans une analyse en composantes principales centrée réduite (ACP ; Hotelling (1933) cité par Legendre et Legendre (1998)) afin de résumer le nombre de dimensions multivariées à un plus faible nombre de combinaisons linéaires expliquant la plus grande variance. Dans cette analyse, les individus statistiques actifs sont les ZPE* périodes moyennées sur les périodes suivantes : 1987-1991, 1992-1996 et 1997-2001 ($n = 21$). L'année 1987 (1989 dans le cas d'une des ZPE) est choisie comme année initiale pour l'analyse car les données de captures ne sont pas disponibles pour plusieurs sous-divisions CIEM avant cette période. Ceci permet également d'éviter des biais possibles qui seraient dus à des changements importants de la fiabilité des données de captures pour les premières années de collecte statistique (début des années 1970). Les individus statistiques pour les années précédant 1987 sont néanmoins conservés comme individus illustratifs ($n = 15$).

Les variables actives considérées dans l'analyse incluent les 9 indices présentés précédemment (Tab. 3.3) ainsi que leur composante de variabilité. La PP, le ratio PPR/PP, les captures totales et leur composante de variabilité sont définies comme variables illustratives car nous ne disposons pas de toutes les années pour la PP et le ratio PPR/PP, et que les larges différences de surface totale entre zones biaisent les valeurs de captures agrégées par km^2 de surface totale. Aussi, chaque individu est décrit par 18 variables actives (9 moyennes, 9 variabilités) et 4 variables illustratives. Toutes les variables continues sont par ailleurs codées en modalités afin d'aider à l'interprétation des composantes principales. En effet, le logiciel SPADN caractérise chaque modalité par

une valeur test. Ces valeurs tests sont statistiquement significatives lorsque leur valeur absolue est supérieure à 2 (Lebart et al., 1997).

TAB. 3.3 – Indicateurs utilisés comme variables dans l’analyse en composantes principales et acronymes correspondants.

Indicateur	Acronyme	Variable
Production de démersaux	Y_{dem}	Active
Production de petits pélagiques	Y_{pel}	Active
Production de moyens et gros pélagiques	Y_{LMP}	Active
Production de bivalves	$Y_{bivalves}$	Active
Niveau trophique moyen	MTL	Active
Richesse spécifique	SR	Active
Équitabilité	E	Active
Ratio pelagique-démersal	P/D	Active
Production primaire requise	PPR	Active
Production primaire	PP	Illustrative
Ratio PPR/PP	PPR/PP	Illustrative
Production totale	Y_{tot}	Illustrative

En premier lieu, tous les individus statistiques de chaque ZPE, correspondant aux différentes périodes de temps, sont positionnés dans le premier plan factoriel et connectés à leur centre de gravité (moyenne des périodes de chaque ZPE), afin de visualiser la gamme possible de valeurs prises dans le plan et de décrire et comparer leurs caractéristiques récentes. Ceci permet également de mettre en évidence quelles ZPE sont les plus variables dans le temps, sur la base des indicateurs considérés. Le premier plan factoriel est défini à partir de l’ensemble multidimensionnel de valeurs des indicateurs prises par les ZPE pour la période de 1987 à 2001. Dans une deuxième étape, les contrastes spatiaux et temporels existant entre les ZPE sont utilisés pour appréhender la variabilité temporelle de chaque ZPE sur l’intégralité de la période étudiée. La trajectoire de chaque zone dans le temps est ainsi tracée de manière à analyser leur évolution temporelle.

3.4.2 Résultats

3.4.2.1 Caractériser les ZPE par des indicateurs estimés à partir de données de captures

Les ZPE présentent des niveaux différents de production primaire et des caractéristiques variées d’exploitation au regard des indicateurs considérés (Fig. 3.13). Pour la période

1997-2001, la production primaire prend des valeurs allant de plus de 400 $\text{gC.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ pour la mer du Nord et la mer d'Irlande à environ 200 $\text{gC.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ pour les zones plus occidentales et moins côtières incluant le plateau islandais, l'ouest de l'Écosse et de l'Irlande, et la région ibérique et des Açores (Fig. 3.13a). Assez logiquement, les ZPE peu profondes apparaissent comme les zones les plus productives d'Europe alors que les zones comprenant une large partie océanique sont moins productives. Il est important de mentionner que la grande dimension de certaines ZPE peut masquer de forts gradients spatiaux de PP, de l'upwelling ibérique au plein océan Atlantique par exemple. De même, les moyennes interannuelles de PP effacent les cycles saisonniers, particulièrement marqués dans le cas des régions de haute latitude.

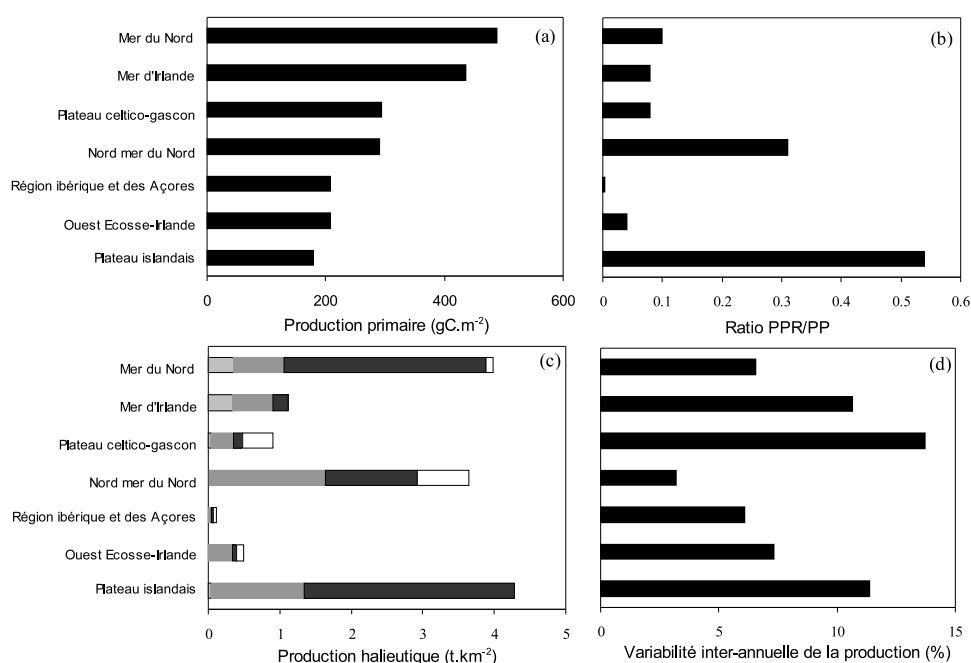


Fig. 3.13 – Histogrammes de (a) la production primaire (b) du ratio PPR/PP (c) de la production halieutique (d) de la variabilité interannuelle des captures totales de poisson, pour la période 1997-2001. La production par catégorie de poisson est estimée pour la surface totale de chaque ZPE : bivalves (gris clair), demersaux (gris foncé), petits pélagiques (noir), grands et moyens pélagiques (blanc).

Le ratio PPR/PP estimé pour les espèces démersales et benthiques souligne qu'une part très importante de la production primaire est utilisée par les pêcheries du plateau islandais (54%) et du nord de la mer du Nord (31%) (Fig. 3.13b). Dans les autres ZPE, le ratio varie de 10% pour la mer du Nord à moins de 5% pour la région ibérique et des Açores. Ceci peut s'expliquer par la faible proportion de la surface totale représentée par le plateau continental de cette région, où les pêcheries démersales opèrent. Sur la même période, la production totale halieutique a avoisiné 4 t.km^{-2} au nord de la mer du Nord, en mer du Nord et sur le plateau islandais, qui présentent des captures importantes de petits pélagiques. Par opposition, les espèces démersales dominent dans les autres ZPE

dont la production varie de 1.24 t.km^{-2} pour la mer d'Irlande à moins de 0.15 t.km^{-2} dans la région ibérique et des Açores (Fig. 3.13c). La production totale semble ainsi pour partie liée aux catégories de poissons pêchées, qui reflètent les écosystèmes sous-jacents. Les différences entre ZPE sont par ailleurs illustrées par l'index de variabilité interannuelle de la production totale, qui varie entre 3% pour le nord de la mer du Nord, caractérisant une production très stable d'une année à l'autre, à plus de 10% pour la mer d'Irlande, le plateau islandais et le plateau celtico-gascon (Fig. 3.13d). Ceci montre encore que les systèmes sont soumis à des schémas d'exploitation distincts et suggère qu'ils puissent répondre différemment à la pression de pêche.

3.4.2.2 Des constrates spatiaux importants

Les trois premiers axes de l'ACP expliquent 62% de la variance. La première composante principale (27,6% de la variance) oppose les zones de faible diversité (richesse et équitabilité), de production importante en petits pélagiques (plateau islandais; valeur test = 3,1), aux zones très diversifiées de faible production halieutique et de haute variabilité de la composante démersale des captures (plateau celtico-gascon; valeur test = -2,4) (Fig. 3.14). Les ZPE ayant des coordonnées positives sur le premier axe présentent une production totale significativement plus haute que les autres zones, dominée par quelques espèces pélagiques et des captures démersales stables dans le temps (valeur test > 2). Ces ZPE sont caractérisées par des indices PPR/PP et P/D élevés, une PPR moyenne et un faible niveau trophique moyen des captures, variable dans le temps. La production totale est logiquement et significativement corrélée avec la PPR ($r^2 = 0,69$; $p < 0,001$) et la production de petits pélagiques ($r^2 = 0,87$; $p < 0,001$), ainsi qu'avec le ratio P/D ($r^2 = 0,42$; $p < 0,005$).

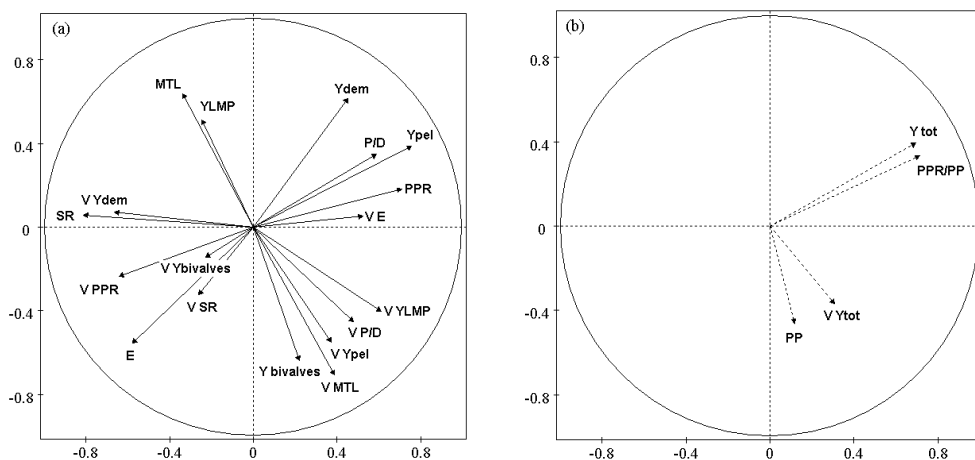


Fig. 3.14 – Représentation graphique des variables dans le premier plan factoriel (a) Variables actives (b) Variables illustratives. Toutes les variables sont présentées dans le tableau 3.3.

La deuxième composante principale (19,0% de la variance) oppose le nord de la mer du Nord (valeur test = 2,3) à la mer d'Irlande (valeur test = -3,7). Les ZPE ayant des valeurs positives sur cet axe sont caractérisées par des captures élevées de démersaux et de grands et moyens pélagiques, des valeurs de PPR et PPR/PP élevées et des niveaux trophiques moyens élevés et stables ($VT > 2$). A l'opposé, les zones de pêche avec des coordonnées négatives sur le second axe présentent une faible production halieutique composée d'espèces de bas niveaux trophiques exploitées à des niveaux de production équivalents entre eux, une production primaire élevée, un faible ratio P/D et un faible ratio PPR/PP, traduisant un bas degré d'utilisation de la production primaire du système. Le troisième axe (15,7% de la variance) non présent sur les figures est moins aisé à interpréter mais se rapporte principalement à la variabilité interannuelle de l'équitabilité et de la richesse spécifique, ce qui traduit des changements de compositions des captures et de dominance d'espèces particulières. Cet axe oppose la mer du Nord (valeur test = 2,3) dont la diversité des captures est stable, au nord de la mer du Nord ($VT = -2,4$) caractérisé par des changements importants de composition spécifique des captures au cours du temps.

Suivant l'interprétation des axes présentée précédemment, la position d'une ZPE dans le plan donne une image globale de ses caractéristiques en termes d'exploitation. L'analyse concernant la période 1997-2001 permet de comparer les zones (Fig. 3.15).

Le plateau islandais et la mer du Nord sont très productifs avec des captures dominées par quelques espèces et un ratio PPR/PP élevé, suggérant qu'elles figurent parmi les zones de pêche les plus exploitées d'Europe (Fig. 3.15a). La production halieutique importante, associée à un niveau trophique moyen d'environ 3,3 pour les deux zones et à un ratio P/D élevé, est principalement liée à un petit nombre d'espèces : le capelan (*Mallotus villosus*; $TL = 3,05$) pour le plateau islandais, et les lançons (*Ammodytes spp.*; $TL = 3,19$) et le sprat (*Sprattus sprattus*, $TL = 4,09$) en mer du Nord. Ces espèces représentent plus de 50% des captures totales dans chaque zone pour la période 1997-2001. A l'opposé, les pêcheries localisées dans les grands zones plus pauvres de la région ibérique et des Açores et sur la plateau celtico-gascon sont caractérisées par une faible production halieutique composée d'un grand nombre d'espèces, plus de 150 en moyenne étant capturées dans chaque ZPE durant la période 1997-2001. Ces zones montrent une haute variabilité dans le temps de la production démersale (VY_{dem} variant entre 12% et 18%) et de la PPR associée, et présentent un niveau trophique moyen supérieur à 3,5 (3,51 pour la région ibérique et des Açores et 3,65 pour le plateau celtico-gascon). Le nord de la mer du Nord et l'ouest de l'Écosse et de l'Irlande apparaissent dans une position intermédiaire sur le premier axe par rapport aux ZPE précédemment décrites mais ont des coordonnées positives et supérieures sur le second axe. Elles sont ainsi caractérisées par des captures démersales élevées (respectivement $1,68 \text{ t.km}^{-2}$ et $2,41 \text{ t.km}^{-2}$) et de même que par des captures élevées des espèces de grands et moyens pélagiques ($0,71$

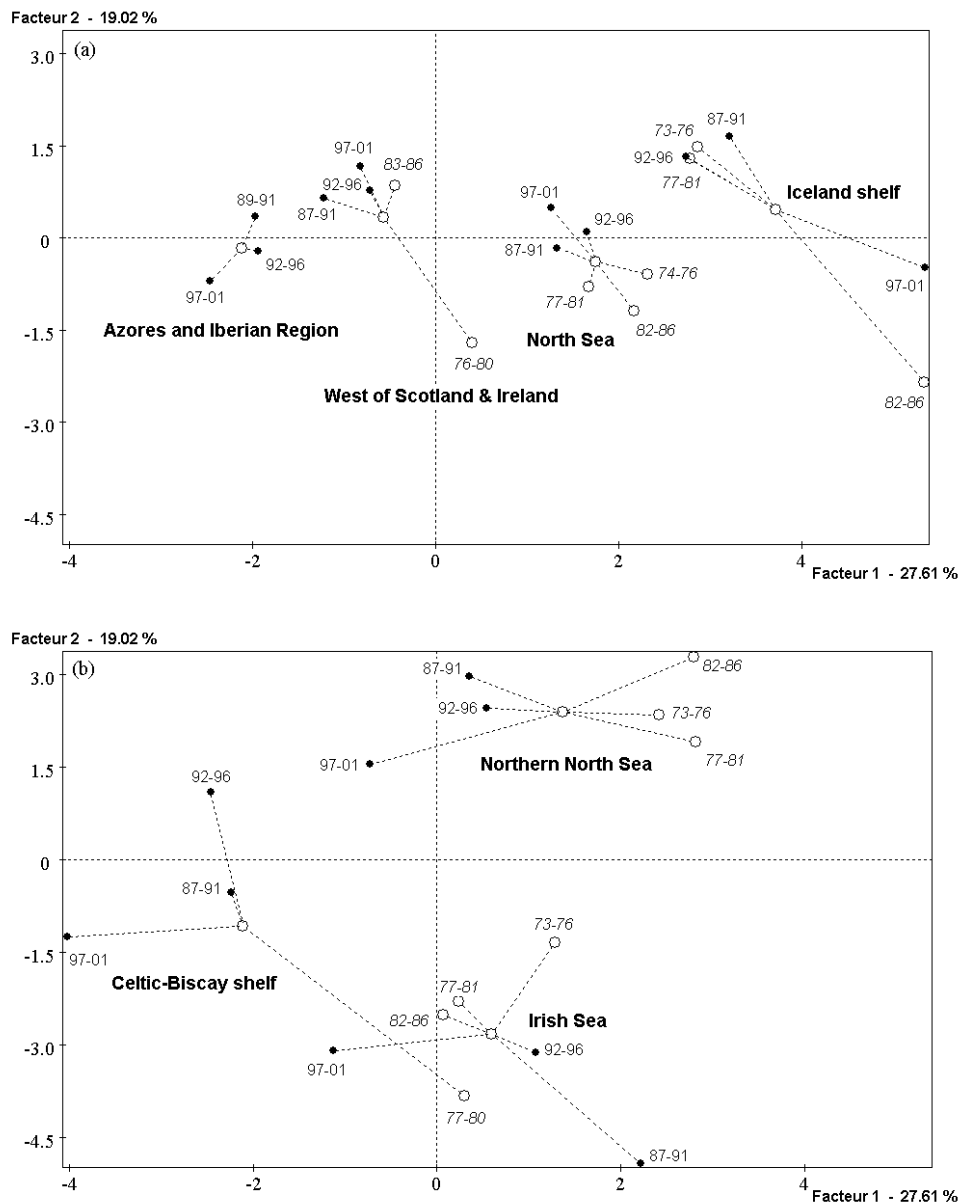


Fig. 3.15 – Graphes en étoile dans le premier plan factoriel reliant les individus statistiques actifs (cercles noirs) et illustratifs (cercles blancs) représentant les zones de pêche écosystémiques (ZPE) à leurs centres de gravité (carrés noirs). Les individus actifs correspondent aux périodes les plus récentes et les illustratifs aux plus anciennes. (a) Plateau islandais, mer du Nord, Ouest de l'Écosse et de l'Irlande, région ibérique et des Açores (b) Nord de la mer du Nord, plateau celtico-gascon et mer d'Irlande.

t.km⁻²) associées à un MTL haut pour le nord de la mer du Nord (3,66). Au cours de la période 1997-2001, les captures démersales à l'ouest de l'Écosse et de l'Irlande ont été largement dominées par le merlan bleu (*Micromesistius poutassou*; TL = 3,14) qui représentait plus de 50% de la production totale et explique la position de la ZPE dans le plan. Finalement, la mer d'Irlande apparaît bien séparée des autres ZPE dans le pre-

mier plan factoriel (Fig. 3.15b). Elle est principalement caractérisée par une production importante de bivalves et ainsi un bas niveau trophique moyen (3,0 durant la dernière période) hautement variable dans le temps. Les variations du niveau trophique moyen combinées à celles des captures de pélagiques et du ratio P/D montrent des modifications des catégories de poissons capturées dans cette ZPE, liées à des changements importants de la composition spécifique des captures.

3.4.2.3 Variabilité temporelle

L'analyse de la variabilité temporelle met également en évidence de grandes différences entre les ZPE (Fig. 3.15). Dans le premier plan factoriel, la mer du Nord, l'ouest de l'Écosse et de l'Irlande et la région ibérique et des Açores présentent une faible gamme de valeurs des coordonnées, caractérisée par des graphes en étoiles peu étendus dans le plan. Ceci traduit une certaine constance dans le temps des indicateurs utilisés et suppose une relative stabilité de la composition des captures dans ces ZPE, qui pourrait refléter une certaine stabilité des stratégies d'exploitation ou un certain degré de résistance des écosystèmes sous-jacents à la pêche. L'ouest de l'Écosse et de l'Irlande pour la période 1976-80 montre une position dans le plan éloignée des autres périodes (1983 à 2001), suggérant des caractéristiques d'exploitation différentes durant cette période. Les autres ZPE (le plateau islandais, le nord de la mer du Nord, le plateau celtico-gascon et la mer d'Irlande) montrent des graphes en étoile plus étendus dans le premier plan factoriel, reflétant des modifications importantes des captures entre les périodes dans les écosystèmes d'intérêt. Les graphes de la mer du Nord et plus particulièrement du nord de la mer du Nord semblent révéler des patrons similaires de changement entre les individus statistiques illustratifs (1973 à 1986) et actifs (1987 à 2001) (Fig. 3.15).

Le suivi des trajectoires des ZPE peut permettre de mieux comprendre la variabilité observée avec les graphes en étoile (Fig. 3.16).

Encore une fois, chaque trajectoire peut être décrite suivant l'interprétation des composantes principales. La reconstruction des trajectoires temporelles des ZPE dans le premier plan factoriel montre des évolutions variées rendant difficile la détection de patrons clairs. Comme déjà observé avec les graphes en étoile, la mer du Nord et l'ouest de l'Écosse et de l'Irlande sont très stables dans le premier plan factoriel. Le nord de la mer du Nord, le plateau celtico-gascon et la région ibérique et des Açores présentent une direction similaire vers le quadrant gauche du bas du plan, au cours de la dernière période. De la même manière, la mer d'Irlande tend à se déplacer vers ce quadrant bien que sa position initiale était plus basse sur le deuxième axe contrairement aux autres ZPE présentant cette tendance. Seul le plateau islandais présente un mouvement vers la

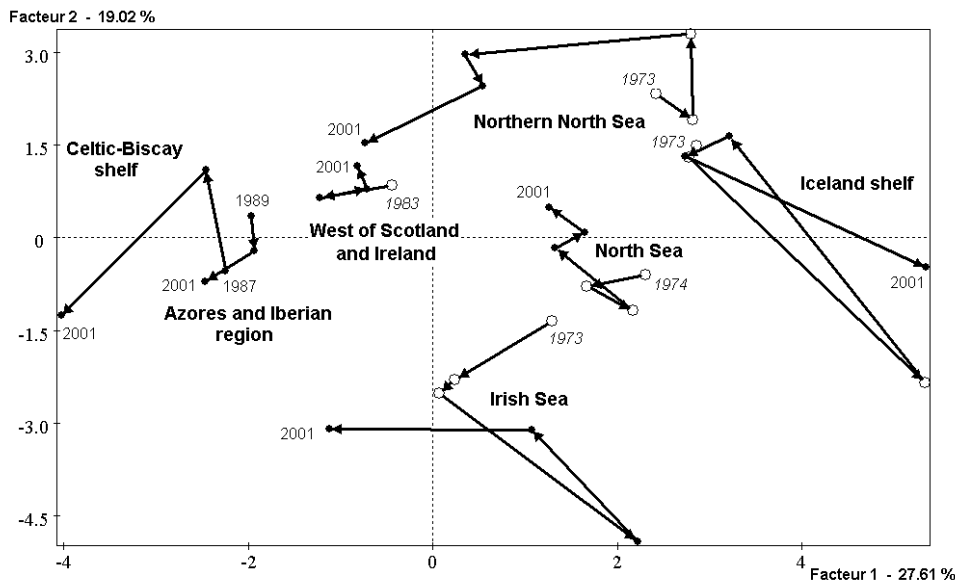


Fig. 3.16 – Évolution temporelle des ZPE dans le premier plan factoriel (a) Plateau islandais, mer du Nord, Ouest de l'Écosse et de l'Irlande, région ibérique et des Açores (b) nord de la mer du Nord, plateau celtico-gascon et mer d'Irlande.

droite du plan, suggérant une augmentation de la production halieutique qui pourrait être due à une augmentation de la pression de pêche.

3.4.3 Discussion

3.4.3.1 Données de captures et de production primaire

Les limites de l'analyse tiennent notamment au manque possible de fiabilité des données de captures utilisées. De fait, les rejets, les sous ou non-déclarations et les difficultés logistiques inhérentes à la collecte statistique se combinent pour affecter le degré de fiabilité des statistiques de captures (Larkin, 1996). De plus, la qualité des statistiques s'est même potentiellement détériorée au cours du temps, en raison de la mise en place d'un système de gestion basé en partie sur les quotas (Daan, 1987). De tels problèmes sont difficiles à quantifier et surmonter. D'un autre côté, les données de débarquements de pêche constituent la seule série d'information à long terme disponible à l'échelle de l'Europe pour un ensemble d'espèces aussi important. Les données utilisées sont gérées par le CIEM depuis très longtemps et ceci suggère une bonne homogénéité des jeux de données en dépit de possibles différences marquées dans la précision des reports de cap-

tures entre les pays membres (voir tableau de conformité de la PCP⁴). Les rejets n'ont pas été pris en compte dans l'analyse bien qu'ils puissent représenter une part substantielle de la production halieutique chaque année (Alverson et al., 1994). Cependant, le manque d'échantillonnages systématiques et les faibles niveaux de précision qui leur sont associés (ICES, 2003c) nous ont contraint à supposer des niveaux de rejets homogènes entre les zones. Une analyse de sensibilité pourrait être conduite pour estimer les modifications que la prise en compte de rejets aurait sur la définition des ZPE ou leur position dans le premier plan factoriel. Ceci nécessiterait cependant de disposer d'ordres de grandeur pour les rejets à l'échelle des sous-divisions CIEM ou ZPE considérées, ou au niveau des grands groupes d'espèces, alors que ceux-ci sont généralement estimés pour des flottilles particulières (p. ex. Rochet et al., 2002). De l'incertitude demeure sur les niveaux de rejets et il est raisonnable de penser que leur prise en compte pourrait affecter les ZPE et modifier les résultats de l'analyse. Cette étude constitue cependant une première étape relativement exploratoire et nous pouvons admettre que l'échelle d'étude est appropriée pour négliger les problèmes liés à la qualité des données de captures puisque nous cherchons des tendances générales et des patrons à grande échelle. Peu d'analyses comparatives à cette échelle spatiale ont été conduites en halieutique bien qu'elles puissent s'avérer être de puissants outils pour détecter des patrons à une échelle globale (De Leiva Moreno et al., 2000).

La PP estimée dans chaque sous-division CIEM est utile pour caractériser la productivité naturelle des ZPE et pour calculer l'index PPR/PP qui est un indicateur du degré d'exploitation des écosystèmes (Pauly et Christensen, 1995). Les sources d'incertitude d'estimation de PP sont de deux ordres. Tout d'abord, la récupération des données de concentration de chlorophylle *a* à partir des données de télédétection de couleur de l'eau, qui servent comme paramètres majeurs d'entrée des modèles de PP, est toujours associée à des incertitudes importantes dans les zones côtières dont les eaux sont caractérisées par des propriétés optiques complexes. Ceci est typiquement le cas pour la mer du Nord et peut expliquer les différences entre les moyennes de PP utilisées dans la présente étude (surestimation d'un facteur de 2 à 3) et les valeurs basées sur des mesures de terrain synthétisées par (Greenstreet et al., 1997). La précision des données Seawifs de chlorophylle *a* est bien meilleure pour les océans ouverts (Gregg et Casey, 2004). Par ailleurs, le modèle simplifié de représentation de la physiologie du phytoplancton et de sa distribution verticale est responsable de décalages de l'ordre d'un facteur 2 en général, entre les sorties des modèles et les mesures *in situ* (Campbell et al., 2002). Cette incertitude est atténuée lorsque des moyennes spatiales et/ou temporelles sont calculées (Siegel et al., 2001). En dépit de ces limites, les distributions de PP fournies par les données « couleur de l'eau » et les modèles appropriés demeurent la source majeure d'information pour une cartographie synoptique et consistante de l'activité phytoplanctonique sur de larges

⁴http://europa.eu.int/comm/fisheries/scoreboard/index_en.htm

échelles de temps et d'espace. De plus, dans la présente analyse, les moyennes annuelles de PP ont été utilisées à des fins comparatives et comme variables illustratives dans l'ACP. Elles ne participent donc pas à la définition des composantes principales mais ont pour but d'aider à leur interprétation.

3.4.3.2 Patrons d'exploitation

Les indicateurs montrent d'importants contrastes entre les ZPE reflétant des systèmes d'exploitation et des écosystèmes sous-jacents très variés. L'index PPR/PP souligne des degrés différents d'utilisation de la production primaire en Europe et est hautement corrélé à la production totale. La PPR a été calculée avec une efficacité de transfert supérieure à celle utilisée dans l'étude de Pauly et Christensen (1995) et uniquement basée sur la composante démersale et benthique des captures. L'utilisation d'une efficacité de 10% aurait conduit à des estimations de PPR/PP anormalement élevées, proches ou supérieures à 1 dans certaines zones (p. ex. plateau islandais). Ceci suggère des importations de production via des migrations d'espèces pélagiques dans les zones de pêche. Pour cette raison, le calcul de l'index PPR/PP restreint aux espèces démersales et benthiques apparaît moins sensible aux espèces migratrices et doit permettre de mieux comparer l'importance de l'exploitation entre les ZPE. Les ratios de PPR/PP auraient même dû être plus élevés puisque les estimations de PP utilisées tendent à être surestimées en zone côtière (voir précédemment).

Les calculs de PPR ayant été restreints aux espèces démersales et benthiques, la PP devrait être calculée dans les sous-zones où sont capturées ces espèces, c.-à-d. la surface correspondant à l'isobathe 1000 m dans l'analyse. Les valeurs de PP sont ici moyennées à l'échelle de la sous-division, puis de la ZPE car les données de PP pour les zones les plus côtières sont généralement moins fiables. L'océan côtier est une zone aux dynamiques physiques et biologiques complexes qui nécessitent le recours à des modèles couplant physique et biogéochimie pour les estimations de PP (Huret, 2005). Le développement et la validation de ces modèles sont en cours pour certaines régions européennes mais les données ne sont pas encore disponibles à l'échelle de notre étude. L'utilisation des sorties de PP de ces modèles pour des analyses plus locales semble en revanche conseillée par rapport aux données employées dans notre approche.

Les ratios élevés de PPR/PP pour certaines ZPE soulèvent également des questions sur l'hypothèse d'efficacité de transfert constante entre les niveaux trophiques et les ZPE, puisque celle-ci diffère entre les grands types d'écosystèmes (Ryther, 1969). Cette hypothèse demeure acceptable au niveau mondial (Pauly et Christensen, 1995) mais peut avoir des conséquences sur les résultats compte tenu de notre échelle d'étude. Encore

une fois, le manque de connaissances sur ces paramètres à l'échelle de notre étude nous a contraint à utiliser les valeurs moyennes de la littérature.

L'analyse comparative que nous avons menée combine des dimensions spatiale et temporelle avec pour objectif de parvenir à détecter des patrons d'exploitation. Elle montre notamment que la production totale dans les eaux européennes est principalement dominée par les captures d'espèces pélagiques. Ceci est particulièrement le cas dans les ZPE les plus productives telles que le plateau islandais et la mer du Nord. La prédominance d'espèces pélagiques semble intuitive car les petits pélagiques sont généralement bien plus abondants que les espèces démersales dans les écosystèmes marins, et les plus bas niveaux trophiques demeurent pour l'instant exploités à des niveaux moindres pour des raisons techniques et commerciales. Cette tendance se retrouve à l'échelle mondiale où les petits pélagiques représentaient environ 75% des 10 espèces de poissons les plus exploitées en 1993, contre 60% en 1973 (Fischer et al., 1997).

Les résultats mettent également en relief des degrés différents de variabilité des ZPE dans le temps ainsi que des évolutions variées dans le premier plan factoriel. L'ACP permet notamment de détecter des tendances suggérant des changements importants des caractéristiques d'exploitation. En particulier, le changement du nord de la mer du Nord le long du premier axe à partir de 1987 pourrait être lié à « l'explosion des gadidés » qui a commencé dans les années 1960 et s'est terminé au milieu des années 1980. En effet, cette ZPE était dominée dans les années 1970 par des captures de lieu noir (*Pollachius virens*), de tacaud norvégien (*Trisopterus esmarkii*), de morue (*Gadus morhua*) et d'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*). Ces espèces de gadidés ont diminué en termes d'abondance et par conséquent de débarquements jusqu'au milieu des années 1980 (Hislop, 1996). Ceci s'est traduit par des variations des captures totales et de la composition spécifique des captures dans la zone, pouvant s'observer dans le plan sous la forme d'une séparation relativement nette entre les deux périodes. Parmi les ZPE, seul le plateau islandais se « déplace » vers le quadrant droit du bas du plan, c.-à-d. vers une direction notamment associée à une augmentation de la production halieutique, une plus grande variabilité des captures de pélagiques et une diminution du niveau trophique. Cette trajectoire suggère un stress croissant sur l'écosystème. Celui-ci peut être en partie dû à l'augmentation des captures de capelan (*Mallotus villosus*), qui ont représenté la majorité de la production islandaise au cours des dernières périodes. La tendance croissante d'abondance du capelan, associée à une plus grande variabilité temporelle, pourrait être en partie liée à un relâchement de prédation sur cette espèce, occasionné par le déclin de ses prédateurs majeurs dans l'Atlantique nord-ouest (Carscadden et al., 2001).

3.4.3.3 Directions de référence

Afin de représenter les variables majeures corrélées aux composantes principales et de proposer une synthèse des caractéristiques d'exploitation observées et de leur interprétation en terme de direction de surexploitation, un schéma conceptuel du premier plan factoriel est proposé (Fig. 3.17).

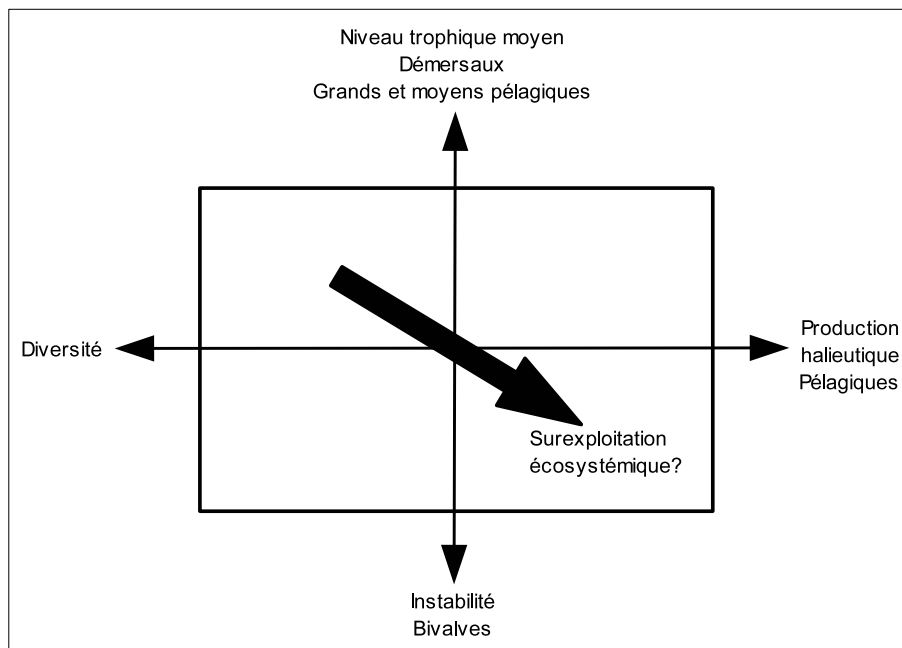


Fig. 3.17 – Schéma conceptuel résumant l'information apportée par les deux premières composantes principales de l'ACP. La flèche montre la direction suggérant une surexploitation écosystémique.

Le schéma suggère qu'une évolution vers le quadrant droit du bas du plan pourrait caractériser une tendance vers une pression de pêche croissante et, *in fine*, vers une surexploitation de l'écosystème. Comme mentionné auparavant, le quadrant droit du bas du plan correspond à des plages de valeurs pour les indicateurs décrivant un système productif pélagique, dont les captures centrées sur quelques espèces de bas niveaux trophiques sont variables dans le temps. Chaque ZPE étant contrainte par les propriétés de l'écosystème sous-jacent, c.-à-d. la capacité biotique, l'existence de niches écologiques, etc., leur évolution dans le plan doit être limitée à une certaine gamme de coordonnées possibles. Définir un quadrant cible ou limite commun à toutes les ZPE n'apparaît alors pas approprié et l'identification de directions de référence à éviter semble une approche plus pertinente (Link et al., 2002 ; Section 1.4.3). L'observation d'une trajectoire dans la direction du quadrant droit du bas du plan devrait ainsi indiquer une possible détérioration de l'écosystème allant vers une diminution des captures de démersaux (p. ex. Christensen et al., 2003), une simplification d'un état diversifié à un système pélagique plus productif via un relâchement de prédation (Caddy et Rodhouse, 1998

; Pauly et al., 1998a, 2002), une diminution du niveau trophique des captures (Pauly et al., 2001) et l'utilisation d'une grande partie de la productivité naturelle pour la pêche (Pauly et Christensen, 1995).

Les modifications importantes des coordonnées d'une ZPE dans le plan traduisent des variations importantes de la composition des captures et suggèrent des changements des espèces ciblées ou des écosystèmes. L'ACP apparaît utile pour détecter et interpréter ces transitions en termes d'indicateurs globaux et pour soulever des questions sur les causes possibles de ces changements. Une bonne connaissance des pêcheries complétée par des évaluations des espèces semblant en particulier impliquées dans les patrons observés pourrait aider à mieux comprendre les changements importants prenant place au sein des écosystèmes marins sous-jacents. L'approche adoptée dans l'analyse demeure cependant exploratoire car très peu de données sont disponibles à une échelle d'étude aussi large. Néanmoins, la combinaison des données de production primaire et de captures a permis de définir et comparer les grands systèmes d'exploitation halieutique d'Europe. La quantification d'indices de pression de pêche à l'échelle de l'écosystème constitue cependant un point essentiel qui reste à développer pour étudier et comprendre les relations entre les indicateurs écosystémiques des effets de la pêche et le niveau d'exploitation (Daan, 2005).

3.4.3.4 Quel diagnostic pour les pêcheries du Finistère ?

Le plateau celtico-gascon et l'ouest de l'Écosse et de l'Irlande sont situés dans des quadrants du premier plan factoriel plutôt favorables au sens défini dans le schéma 3.17. Le plateau celtico-gascon est caractérisé par des positions dans le plan assez différentes d'une période à l'autre, ce qui reflète des changements importants des captures au cours du temps. L'évolution du plateau entre les périodes 1992-96 et 1997-2001 est perpendiculaire à la direction de surexploitation, après avoir été en sens inverse entre 1987-91 et 1992-96. L'évolution entre les deux dernières périodes considérées met cependant en évidence une diminution de la production et du niveau trophique moyen des captures, associée à une augmentation de la diversité des captures et de leur variabilité. Ce diagnostic confirme ainsi ce qui a été observé auparavant au travers des indices MTL et FIB (Section 3.3), c.-à-d. le plateau celtico-gascon semble montrer pour la période la plus récente des signes de dégradation de l'écosystème sous-jacent.

À l'inverse, les coordonnées de l'ouest de l'Écosse et de l'Irlande dans le premier plan factoriel sont très proches entre les périodes, suggérant une certaine stabilité des valeurs des indicateurs considérés. Cette zone de pêche écosystémique apparaît ainsi comme l'une des ZPE les moins affectées par la pêche sur la période d'étude. Comme nous

l'avons déjà souligné auparavant, ceci peut notamment s'expliquer par le développement de la pêcherie de merlan bleu, espèce considérée comme démersale dans l'analyse, dont l'augmentation des captures « compense » les déclinés constatés pour plusieurs stocks dans cette zone.

3.4.4 Conclusion

L'évaluation de l'état des écosystèmes marins constitue un point essentiel de l'AEP au regard des impacts de la pêche, qui ne se limitent pas aux populations exploitées mais affectent l'ensemble de leurs composantes (cf. Chapitre 1). Compte tenu de la complexité des écosystèmes, l'utilisation d'indicateurs complémentaires est recommandée, de manière à appréhender les différentes propriétés d'intérêt (Fulton et al., 2005 ; Rice et Rochet, 2005). Dans cette section, nous avons montré que les ZPE présentent des propriétés différentes selon l'ensemble des indicateurs sélectionnés, et qu'il est possible d'établir un diagnostic de leur évolution dans un plan factoriel, synthétisant l'information apportée par les indicateurs. L'identification de directions semblant indiquer une dégradation à l'échelle des écosystèmes apparaît comme une première étape nécessaire à l'établissement d'une définition du concept de surexploitation écosystémique (Murawski, 2000), de la même manière que des critères précis ont été mis en place pour définir la surexploitation au niveau du stock individuel (Section 1.4.1). Les étapes suivantes consisteront à analyser les différentes causes possibles pouvant expliquer les tendances observées (climat vs. pêche ; p. ex. Blanchard et al., 2005), à définir des valeurs de référence seuil ou limites pour les indicateurs, et à transcrire ces valeurs (ou directions) en critères de décision (Link, 2005 ; Section 1.4.3). Ces questions formeront certainement la base des futurs travaux portant sur les approches indicateurs en halieutique, afin de parvenir à franchir le pas entre l'établissement de concepts centrés sur l'observation et la compréhension des processus en jeu, à leur utilisation comme partie intégrante de l'aménagement des pêcheries. Cette transition ne pourra pas se réaliser sans une modification en profondeur des systèmes de gouvernance actuellement en place (cf. Chapitre 1).

3.5 Analyse de la variabilité du niveau trophique et de l'omnivorie

L'un des objectifs majeurs en écologie est le développement de modèles complets de niche écologique, c.-à-d. du rôle joué par une espèce dans sa communauté ou son écosystème (Begon et al., 1996). Dans cette perspective, une voie explorée par les écologues réside

dans l'étude des relations alimentaires prenant place au sein des réseaux trophiques. Plusieurs concepts tels que l'espèce, le rôle, le niveau, la position ou le groupe trophiques ont été proposés afin de réduire la complexité trophique, via l'identification de classes d'espèces « isotrophiques », c.-à-d. occupant des positions analogues dans le réseau trophique (Luczkovich et al., 2003). Parmi ces concepts, le niveau trophique (TL) a une grande importance en écologie théorique et appliquée (Pimm et Lawton, 1977, 1978 ; Levine, 1980 ; Pace et al., 1999 ; Post, 2002 ; Williams et Martinez, 2004). Le TL indique la position d'un individu au sein d'un réseau trophique et est déterminé par le nombre de transferts énergétiques menant à ce niveau. Le concept a été critiqué par certains auteurs, notamment en raison de l'absence de prise en compte des prédateurs dans sa définition et de la vision simplifiée qu'il offre du réseau trophique (Murdoch, 1966 ; Cousins, 1987 ; Burns, 1989 ; Persson, 1999). Néanmoins, la notion de niveau trophique continu, suggérée par Kerr (1974) et introduite de manière pratique par Odum et Heald (1975) et Adams et al. (1983), a permis de compléter l'approche discrète et de promouvoir l'utilisation des niveaux trophiques en écologie marine. Dès lors, le calcul des TL a été implémenté en routine dans le logiciel EwE (Christensen et Pauly, 1992) et des valeurs de niveaux trophiques ont été estimées pour un grand nombre d'espèces à partir de données de contenus stomacaux (Pauly et al., 1998 ; Cortès, 1999 ; Stergiou et Karpouzi, 2002). Parallèlement, l'émergence de méthodes basées sur les ratios isotopiques du carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) et de l'azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) permettant l'estimation du TL (Owens, 1987), s'est révélée très utile pour l'analyse des réseaux trophiques (Cabana et Rasmussen, 1994 ; Vander Zanden et al., 1999 ; Post et al., 2000).

Bien que l'application de ces approches apparaisse en plein développement, la grande majorité des valeurs disponibles via FishBase ou la littérature est issue d'analyses stomacales. Ces niveaux trophiques sont généralement des valeurs moyennes supposées constantes dans le temps et l'espace et assignées à une espèce donnée (Section 3.3). Nous avons vu qu'elles sont en particulier utilisées pour l'estimation d'indicateurs permettant de quantifier les effets de la pêche à l'échelle des écosystèmes (Pauly, 1995 ; Pauly et al., 1998a, 2000 ; Bundy et al., 2005 ; Gascuel, 2005 ; Sosa-López et al., 2005). L'estimation de valeurs non biaisées pour les niveaux trophiques apparaît ainsi comme une phase clé de ce type d'approche. Les tendances des indicateurs, tels que le niveau trophique moyen des captures, peuvent en effet être fortement influencées par quelques espèces lorsque celles-ci représentent une majorité des captures. Ceci se vérifie par exemple dans les ZPE étudiées où le capelan sur le plateau islandais et le merlan bleu dans l'ouest de l'Écosse et de l'Irlande, représentent chacun plus de la moitié de la production halieutique. Attribuer une valeur moyenne de TL, issue d'une analyse dans un écosystème particulier par exemple, peut alors avoir un impact non négligeable sur les valeurs estimées des indicateurs et biaiser *in fine* l'évaluation de l'état de l'écosystème.

L'omnivorie, définie comme la faculté de « se nourrir sur plus d'un niveau trophique » (Pimm et Lawton, 1978) et renvoyant à la dimension trophique de la niche écologique, a été beaucoup moins étudiée que le niveau trophique. Nous verrons pourtant qu'elle semble jouer un rôle essentiel dans la dynamique de l'écosystème (cf. Chapitre 4). Certains auteurs ont proposé des indices en vue de la mesurer (p. ex. Levine, 1980), mais ceux-ci demeurent globalement peu employés en halieutique.

Dans ce contexte et dans l'optique d'améliorer les estimations des niveaux trophiques, nous proposons d'analyser⁵ ici un jeu de données de contenus stomacaux pour cinq espèces de mer Celtique mis à notre disposition par M.H. du Buit. Ces données permettent d'explorer la variabilité du TL et de l'omnivorie en fonction de la taille du prédateur, de la profondeur et de la saison. L'omnivorie est mesurée via un indice original, exprimant la variabilité des TL au sein du régime alimentaire de chaque prédateur. L'objectif est de décrire la variabilité des deux indices et de hiérarchiser les effets pouvant l'expliquer. Leur couplage permet en particulier de décrire le comportement alimentaire des populations de poissons (c.-à-d. généraliste vs. spécialiste) et de mettre en évidence des patrons révélant la nécessité de développer des indicateurs centrés sur l'omnivorie.

3.5.1 Matériel et méthodes

3.5.1.1 Données de contenus stomacaux

L'échantillonnage a été réalisé de 1977 à 1988 par M.H. du Buit (Museum National d'Histoire Naturelle, Concarneau) et la couverture temporelle des données disponibles est présentée dans le tableau 3.4. La période (jour, mois, année), la profondeur et la sous-division sont généralement disponibles, sauf pour la morue et le merlan où la profondeur n'a pas été enregistrée. Les poissons ont été collectés à bord de chalutiers commerciaux (Agora, Elsinor, Galaxie, Madiana, Melodie, Opera, Peoria, Symphonie et Valeriane) lors d'opérations de pêche menées sur le plateau celtico-gascon. Ces données ont été largement documentées (p. ex. Du Buit, 1995, 1996) mais pas dans le contexte de la variabilité des TL et de l'omnivorie. Pour chaque estomac, la taille du prédateur, le nombre de proies, l'identité des proies et la masse des proies (g) ont été enregistrés. Sur l'ensemble des estomacs collectés, 215 types de proies ont été identifiés, au niveau

⁵Cette étude a été réalisée en étroite collaboration avec T. Rouyer et a fait l'objet d'un poster présenté au 7^e forum halieumétrique en Juin 2005 :

- Chassot, E., Rouyer, T., Trenkel, V. et D. Gascuel. (2005). Variabilité spatiale et temporelle du niveau trophique : analyse pour cinq espèces de mer Celtique. 7^e forum halieumétrique, 21-23 juin 2005, Nantes, France.

spécifique ou au niveau du groupe taxonomique lorsque ce n'était pas possible (polychète ($n = 19$), échinoderme ($n = 20$), cnidaire ($n = 6$), céphalopode ($n = 6$), mollusque ($n = 20$), crustacé ($n = 93$), poisson ($n = 51$)). Les estomacs vides sont exclus de l'analyse. Les espèces ayant le plus grand nombre d'estomacs non vides sont conservées : la morue (*Gadus morhua* ; $n = 1051$), l'églefin (*Melanogrammus aeglefinus* ; $n = 739$), le merlu (*Merluccius merluccius* ; $n = 992$), la cardine (*Lepidorhombus whiffiagonis* ; $n = 998$), le merlan (*Merlangius merlangus* ; $n = 846$).

TAB. 3.4 – Nombre d'estomacs de prédateurs non vides durant la période d'échantillonnage.

Année	Espèces prédatrices				
	Morue	Églefin	Merlu	Cardine	Merlan
1977	8	3	17	18	47
1978	0	15	26	19	79
1979	26	21	3	8	2
1981	65	206	54	23	39
1982	46	5	24	9	0
1983	2	57	184	214	61
1984	806	328	181	207	498
1985	91	46	318	403	68
1986	0	1	122	59	52
1987	7	56	5	1	0
1988	0	1	58	37	0

3.5.1.2 Niveau trophique des proies

L'estimation du TL des prédateurs nécessite de disposer de TL moyens pour les proies. Des valeurs par défaut sont généralement utilisées, notamment dans le logiciel Trophlab (Froese et Pauly, 2000). Néanmoins, des TL issus de l'application des méthodes isotopiques sont maintenant disponibles dans la littérature et permettent d'intégrer le régime alimentaire du prédateur sur une longue période de temps (Post et al., 2000). Pour cette raison, les TL issus d'une revue de la littérature (Jennings et al., 2002a ; Pinnegar et al., 2002 ; Le Loc'h, 2004) ont été employés :

- lorsque la proie est identifiée au niveau de l'espèce, le TL issu des méthodes isotopiques est utilisé s'il est disponible ($n = 35$ espèces),
- lorsque la proie est identifiée au niveau du groupe taxonomique, un TL estimé comme la moyenne arithmétique des TL issus des méthodes isotopiques pour les espèces appartenant au groupe taxonomique est utilisé ($n = 158$ espèces ; Tab. 3.5).

- lorsqu'aucune valeur isotopique n'est disponible pour la proie, les valeurs standards de FishBase sont utilisées ($n = 22$ espèces).

TAB. 3.5 – Niveau trophique moyen recalculé à partir des valeurs estimées par ratios isotopiques de la littérature et attribué aux proies lorsque l'identification n'a été possible qu'au niveau du groupe taxonomique. n indique le nombre d'espèces à partir desquelles les valeurs de TL sont recalculées.

Groupes taxonomiques	TL _{standard}	TL _{recalculé}	Ecart type TL _{recalculé}
Céphalopodes ($n = 3$)	3,2	4,2	0,2
Mollusques autres ($n = 6$)	2,2	3,4	0,8
Crustacés ($n = 18$)	2,4	3,6	0,4
Échinodermes ($n = 14$)	2,4	3,0	0,4
Polychètes ($n = 6$)	2,1	3,0	0,4

3.5.1.3 Calcul des indices

Le niveau trophique (TL) pour chaque estomac (prédateur) est estimé suivant la formule de Adams et al. (1983) :

$$TL_j = 1 + \sum_{i=1}^n DC_{i,j} \times TL_i \quad (3.2)$$

où $DC_{i,j}$ représente la part du poids de la proie i dans l'estomac du prédateur j et TL_i est le TL moyen de la proie i .

Un indice d'omnivorie (IO) est proposé pour exprimer la variabilité du régime alimentaire de chaque prédateur, c.-à-d. l'étendue de la gamme des TL des proies ingérées :

$$IO_j = \frac{\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (TL_i - (TL_j - 1))^2}{n - 1}}}{TL_j} \quad (3.3)$$

où TL_i représente le TL de la proie i et TL_j le TL du prédateur. Des boîtes à moustaches permettent tout d'abord de visualiser les TL et OI estimés. Dans un deuxième temps, l'ensemble des estomacs disponibles sont regroupés pour chaque espèce et des classes de taille sont spécifiées. Les indices TL et IO ainsi que l'écart type du TL et le nombre de

proies identifiées dans chaque estomac sont ensuite représentés en fonction des classes de taille pour chaque espèce prédatrice.

3.5.1.4 Modèles additifs généralisés

Nous avons modélisé les niveaux trophiques de chaque individu échantillonné comme une fonction de l'année, de la sous-division, de la profondeur et de la longueur individuelle au moyen de modèles additifs généralisés (GAM). Les GAM sont des généralisations non-paramétriques des techniques de régression linéaires multiples (Hastie et Tibshirani, 1990). Ils permettent en particulier de s'affranchir d'une forme paramétrique rigide, exprimant la dépendance entre la variable à expliquer et la (ou les) variable(s) explicative(s). Les méthodes d'ajustement GAM s'appuient sur des transformations empiriques basées sur des techniques de smoothing local. La formulation générale d'un GAM est :

$$S(Y_j) = \sum_i T_i(X_i(j)) + \epsilon(j) \quad (3.4)$$

où Y_j est la valeur de la variable à expliquer pour l'observation j , X_i sont les variables explicatives, S est la fonction de lien, T sont des fonctions inconnues estimées non paramétriquement à partir de smoothers, et ϵ est une variable aléatoire d'une distribution de la famille exponentielle.

Dans la présente analyse, l'année et la sous-division ont été modélisées comme des facteurs et ont pour principal objectif de s'affranchir des effets confondus liés au déséquilibre du plan d'échantillonnage. La saison, la profondeur et la longueur ont été introduites comme des variables continues non paramétriques. Le jour d'échantillonnage a été utilisé comme effet saisonnier. La forme générale du modèle ajusté pour chaque espèce i est alors :

$$TL_i = \text{année} + \text{division} + s_i(\text{jour}) + s_i(\text{prof}) + s_i(\text{taille}) \quad (3.5)$$

où $s_i()$ représente une fonction de smoothing (régression spline) différente pour chaque espèce i . La profondeur n'a pas pu être testée pour la morue et le merlan par manque de données. L'ajustement du modèle (erreur de distribution normale et fonction de lien identité) et la sélection automatique des degrés de liberté pour les régressions splines sont réalisés en utilisant la librairie *mgcv* de R (R Development Core Team, 2004) (Wood et Augustin, 2002).

3.5.2 Résultats

3.5.2.1 Description des données

Les boîtes à moustaches (Fig. 3.18) montrent l'existence d'une grande variabilité des TL et des IO entre espèces et entre individus pour une même espèce. Les TL et IO diffèrent significativement entre les cinq espèces d'intérêt (Fisher, $p < 0,001$). Parmi elles, le merlan apparaît comme l'espèce ayant la position trophique la plus élevée avec un TL moyen de 4,86 alors que l'églefin présente le TL moyen (4,29) le plus bas (3.18a).

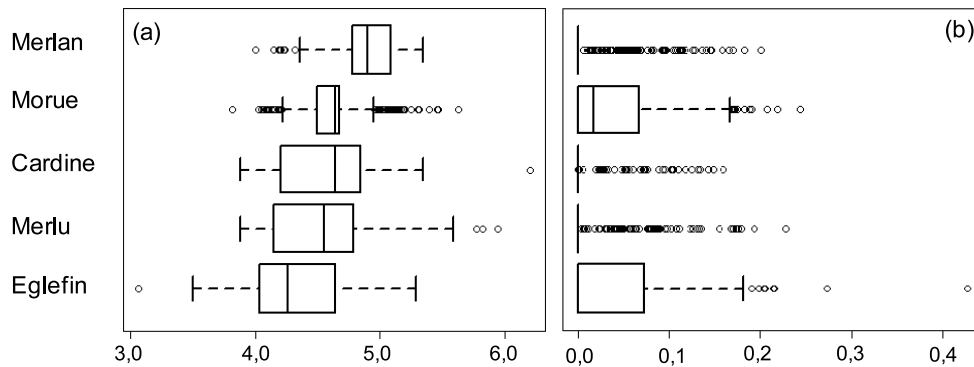


Fig. 3.18 – Représentation graphique en boîte à moustaches pour (a) les niveaux trophiques (TL) et (b) les indices d'omnivorie (IO) des cinq espèces d'intérêt.

Les écarts interquartiles de TL pour la morue et le merlan sont plus faibles (environ 0,2 et 0,3 TL respectivement) que pour les trois autres espèces (0,6 à 0,7 TL), traduisant une variabilité interindividuelle faible (Fig. 3.18a). La majorité des IO sont nuls car plus de 70% des estomacs échantillonnés ne contiennent qu'une unique proie. Pour cette raison, les IO prennent des valeurs faibles, la majorité des valeurs étant comprises entre 0 et 0,2. La morue et l'églefin présentent un degré d'omnivorie supérieur aux autres espèces (Fig. 3.18b). La combinaison des deux graphes permet de décrire le type de régime alimentaire des espèces, c.-à-d. leur caractère spécialiste ou généraliste. La population de merlan apparaît comme la plus spécialiste et est constituée d'individus de TL relativement proches, se nourrissant sur des proies ayant une position trophique proche. Par contraste, la population de morue est composée d'individus de TL proches mais caractérisés par un indice d'omnivorie élevé, chacun ciblant un spectre de proies plus large au sein du réseau trophique. Les populations de cardine et de merlu sont composées d'individus ayant des TL variables mais des IO faibles, reflétant un généralisme de type B, c.-à-d. le généralisme constaté à l'échelle de la population est lié à des individus spécialistes se nourrissant sur des gammes de TL des proies étroites, mais différentes. À l'inverse, le généralisme de l'églefin indiqué par la large gamme de TL semble dû à des comportements

individuels généralistes et similaires (généralisme type A) (Van Valen (1965) cité par (Bearhop et al., 2004)).

3.5.2.2 Effets de la taille

Pour les cinq espèces, les relations entre le nombre moyen de proies présentes dans les estomacs et la classe de taille sont significativement croissantes (Spearman, $p < 0,001$). Les estomacs de morue présentent le plus grand nombre moyen de proies par classe de taille, les plus grandes tailles (95-120 cm) ayant en moyenne 3,7 proies dans leur estomac (Fig. 3.19). Le régime alimentaire de l'églefin est également caractérisé par un nombre de proies élevé, de 1,3 à 2,4 pour les classes allant respectivement de 24-35 cm à 70-90 cm, par rapport aux trois autres espèces. Les estomacs de cardine ne contiennent en grande majorité qu'une proie, quelque soit la taille de l'individu.

Les effets de la taille sur le TL diffèrent grandement entre les espèces (Fig. 3.19). La morue est caractérisée par une relation linéaire significativement croissante entre la taille et le TL (Spearman, $r^2 = 0,69$, $p < 0,001$). Le TL de la cardine augmente de 4,5 à 4,7 jusqu'à la classe de taille 40-42,5 cm, puis diminue pour atteindre 4,6 pour les plus grandes tailles (50-65 cm). Le TL du merlu diminue de 4,6 à 4,4 pour les tailles allant de 25-35 cm à 50-55 cm, puis augmente jusqu'à 4,8 pour les individus les plus grands (> 75 cm). Le TL de l'églefin demeure quasiment constant (légère augmentation non significative) prenant une valeur d'environ 4,3 pour la gamme de taille considérée (24-90 cm). Enfin, le merlan présente une diminution significative du TL avec la taille ($r^2 = 0,84$, $p < 0,001$), le TL passant de 4,9 à environ 4,7 pour des tailles respectivement comprises dans les classes 14-30 cm et 50-70 cm.

Excepté le cas du merlan qui présente une augmentation significative de l'écart type du TL avec la taille (Spearman, $r^2 = 0,75$, $p < 0,001$), la variabilité interindividuelle du TL apparaît relativement constante en fonction de la taille des prédateurs (Fig. 3.19).

Les cinq espèces montrent une augmentation significative de l'IO avec la taille (Spearman, $p < 0,001$) (Fig. 3.19). Pour la morue, l'IO croît de 1% pour la classe 0-40 cm à plus de 4% pour les tailles comprises entre 95 et 120 cm. L'églefin présente également une augmentation importante, de 0,9% à 2,6% sur toute la gamme de tailles. Les évolutions de l'IO du merlan, du merlu et de la cardine en fonction de la taille sont moins marquées, les valeurs demeurant inférieures à 1%.

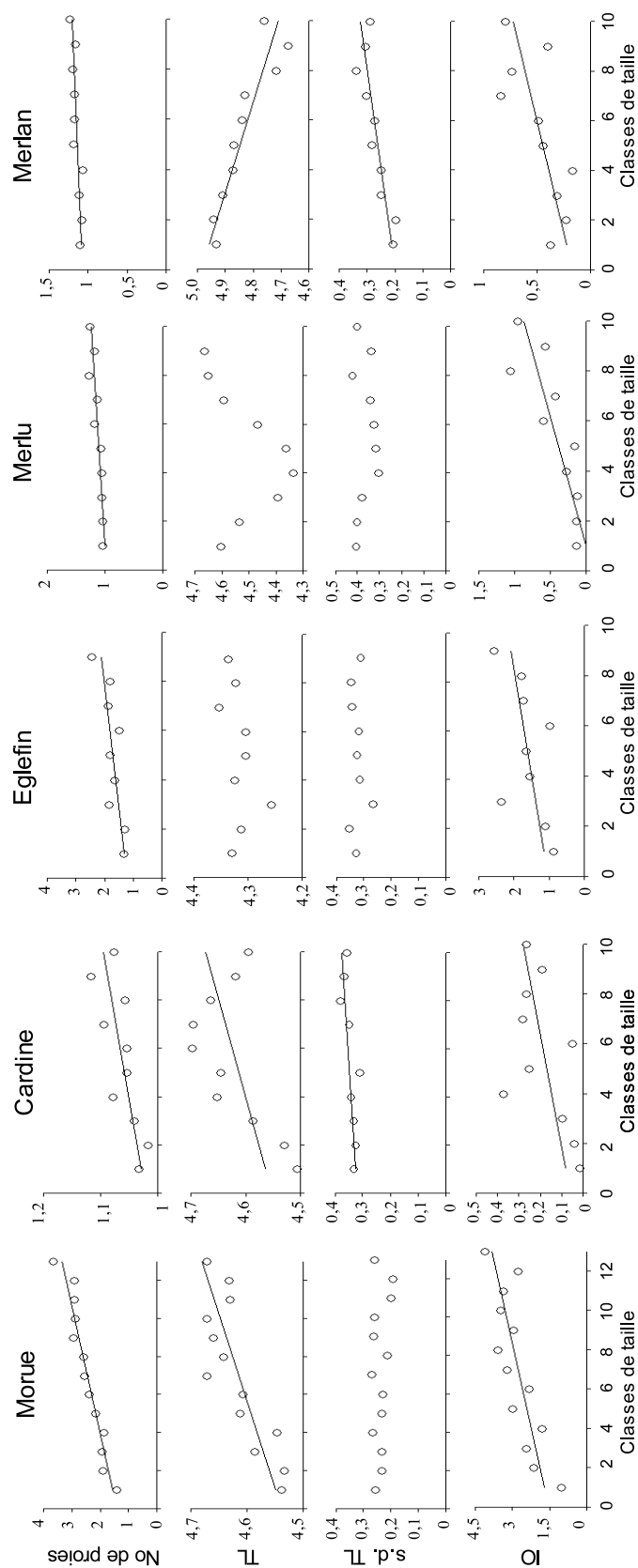


Fig. 3.19 – Relations entre le nombre de proies, le niveau trophique (TL), l'écart type du niveau trophique (s.d. TL), l'indice d'omnivorie (IO) et les classes de taille pour les cinq espèces étudiées.

3.5.2.3 Résultats de GAM

Les résultats des régressions GAM mettent en évidence des effets significatifs de la taille, saison et profondeur sur le niveau trophique des prédateurs. Les effets diffèrent entre les espèces étudiées (Tab. 3.6). La variabilité saisonnière du TL est importante pour toutes les espèces, sauf pour l'églefin dont le TL évolue peu au cours de l'année.

TAB. 3.6 – Tableau présentant les résultats des modèles additifs généralisés. Le niveau de significativité des effets est indiqué par les astérisques : *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$. NA = Non disponible.

	Année	Sous-division	Taille	Saison	Profondeur
Morue	***	-	***	***	NA
Cardine	***	-	-	***	***
Églefin	***	**	-	-	-
Merlu	***	**	***	***	***
Merlan	***	*	***	***	NA

Les GAM montrent un effet significatif croissant de la taille sur le TL pour la morue et le merlu, indiquant des changements de régime au cours de la vie des poissons (Fig. 3.20). L'effet de la taille est croissant pour l'églefin mais non significatif. Le merlan présente un TL croissant avec la taille jusqu'à environ 30 cm, puis un déclin du TL. Des effets significatifs décroissants de la profondeur sur le TL sont également mis en évidence pour la cardine et le merlu (Fig. 3.20), suggérant une modification de l'environnement en proies disponibles dans la colonne d'eau. Aucun effet profondeur n'est détecté pour l'églefin.

3.5.3 Discussion

3.5.3.1 Données de contenus stomacaux

L'analyse des contenus stomacaux constitue une source majeure d'information pour les études portant sur la prédation, la compétition et les dynamiques trophiques au sein des réseaux trophiques (Trites, 2003). La description du régime alimentaire d'une population est généralement basée sur la fréquence d'occurrence et l'abondance relative des différentes proies, en nombre, volume ou poids (Hyslop, 1980 ; Amundsen et al., 1996). Dans cette analyse, le poids relatif de chaque proie présente dans les estomacs a été utilisé pour le calcul du TL des prédateurs, en faisant l'hypothèse que ce poids quantifie l'importance de la voie énergétique que représente la proie (Odum et Heald, 1975). Les valeurs de poids sont cependant affectées par l'état de digestion de la proie,

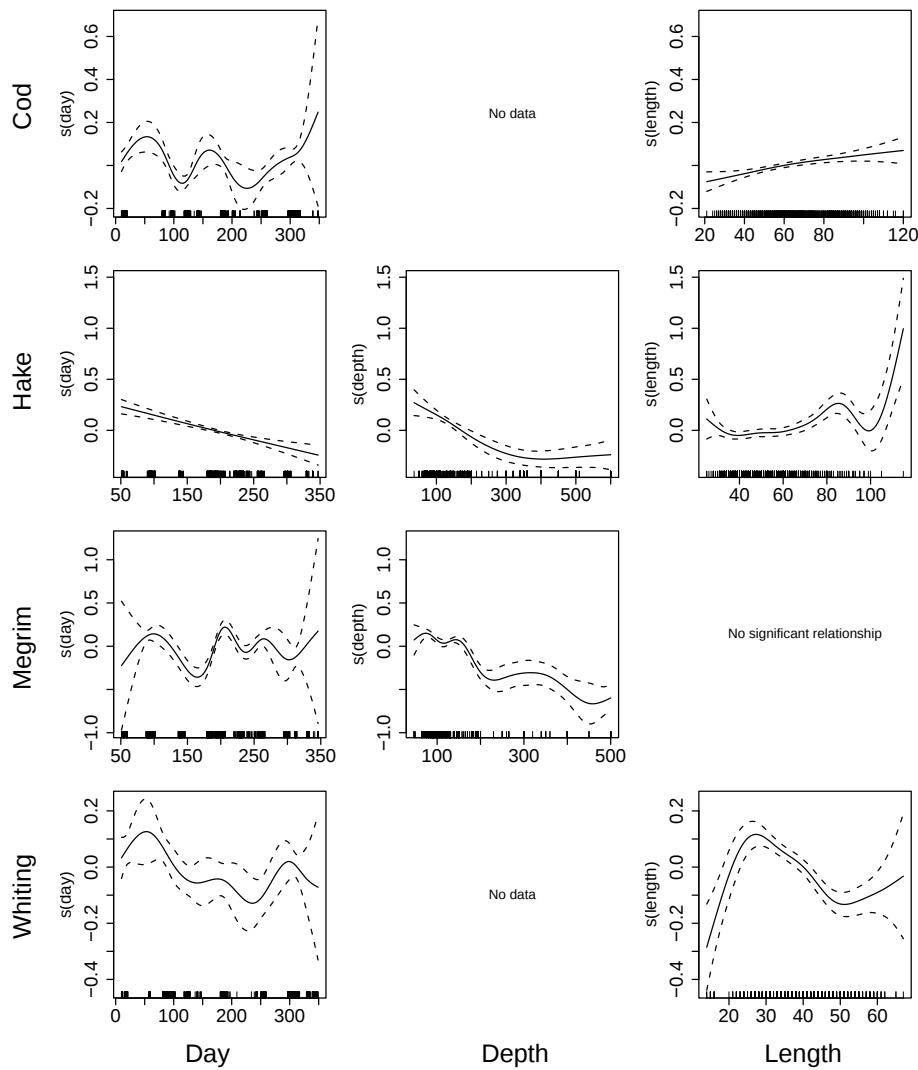


Fig. 3.20 – Résultats de régression GAM (ligne continue) montrant les effets saison (Day), profondeur (Depth) et taille du prédateur (Length) sur le niveau trophique (TL). Les lignes pointillées donnent l'intervalle de confiance à 95% et les tirets sur l'axe des abscisses indiquent les valeurs observées.

qui dépend à la fois des différences de digestibilité des tissus et des efficacités de digestion des prédateurs (Rosen et Trites, 2000). Des proies telles que les crustacés peuvent ainsi mieux résister aux enzymes et sucs gastriques et entraîner des surestimations de leur importance dans le régime des prédateurs. Certains auteurs ont proposé de corriger les poids estimés par des coefficients attribués à chaque type de proie selon la nature de leur tissu (Beukers-Stewart et Jones, 2004). Une telle approche n'a pas pu être employée dans la présente analyse compte tenu du manque d'information sur les taux de digestion des espèces étudiées. La quantification de ces taux pour chaque couple prédateur-proie en milieu expérimental pourrait permettre d'améliorer notre connaissance sur la variabilité de digestibilité entre tissus, et *in fine* sur les régimes et taux de consommation des prédateurs.

Une difficulté inhérente à l'analyse des contenus stomacaux réside dans l'identification des proies, notamment dépendante de l'état de digestion dans lequel elles se trouvent. Dans la présente étude, le degré de résolution taxonomique est particulièrement important puisque 215 taxons différents ont été identifiés parmi les proies. La grande majorité des poissons ont pu être identifiés au niveau de l'espèce ($n = 28$) ou de la famille ($n = 19$). En revanche, les espèces de céphalopodes, crustacés, polychètes, cnidaires, échinodermes et mollusques ont rarement pu être précisées et l'identification s'est généralement restreinte au groupe taxonomique. Le degré de résolution taxonomique adopté dans l'étude pour le calcul des TL des prédateurs apparaît cependant bien supérieur aux niveaux de précision généralement employés pour ce type de calcul (voir Pauly et al., 1998b ; Cortès, 1999).

Les TL moyens assignés aux proies pour le calcul du niveau trophique des prédateurs ne proviennent pas des standards de FishBase mais sont issus d'une synthèse bibliographique des applications des méthodes isotopiques aux écosystèmes marins. Les analyses menées en parallèle avec les niveaux trophiques moyens issus de FishBase pour les proies (résultats non présentés) conduisent globalement aux mêmes résultats qualitatifs. Quelles que soient les valeurs de TL considérées pour les proies, les relations croissantes entre l'indice d'omnivorie et la taille sont observées pour les cinq espèces étudiées. Les relations entre niveau trophique et taille sont cependant plus marquées pour la morue, l'églefin et la cardine, du fait des différences plus grandes de valeurs entre les TL des groupes taxonomiques dans FishBase. Une différence importante entre les résultats est en revanche observée pour le merlan, dont le niveau trophique croît de manière significative lorsque les TL de FishBase sont utilisés. Ceci semble principalement lié aux niveaux trophiques des crustacés et du sprat (*Sprattus sprattus* ; 4,09 (isotopes) vs. 3,0 (FishBase)), qui constituent une part importante du régime des jeunes merlans. La valeur de TL = 4,09 est en adéquation avec les résultats de Jennings et al. (2002a) en mer du Nord qui ont estimé un TL de 4,3 pour le sprat à 70% de sa longueur maximale. La relation entre TL et taille pour le sprat en mer du Nord est de plus décroissante, suggérant que les valeurs de niveau trophique pour les petits sprats consommés par les jeunes merlans sont proches, voire supérieures à 4,0.

Le recours aux valeurs de la littérature permet d'obtenir des valeurs de TL pour des groupes taxonomiques dont le régime alimentaire est relativement mal connu. C'est notamment le cas pour les polychètes et crustacés pour lesquels des analyses isotopiques ont été récemment conduites (Jennings et al., 2002a ; Le Loc'h, 2004). Les valeurs de TL retenues dans l'analyse apparaissent nettement plus élevées que celles généralement utilisées par FishBase (Froese et Pauly, 2000 ; Tab. 3.5). Ceci peut s'expliquer pour les crustacés carnivores qui se nourrissent notamment de détritus et d'organismes morts. Alors que les analyses de contenus stomacaux leur attribuent conventionnellement un niveau trophique de 1, quelque soit le degré de décomposition des proies, les méthodes

isotopiques intègrent dans le calcul du TL de prédateur la position trophique de ce type de proie. Pour les polychètes la valeur de 3,0 a été estimée pour six espèces de polychètes du Golfe de Gascogne et est supérieure à la valeur de 2,1 généralement employée par FishBase. Comme le mentionnent Jennings et al. (2002a) à propos du régime alimentaire de petites espèces démersales se nourrissant sur des polychètes :

« Existing methods of assigning trophic level based on diet data rarely take realistic account of the complex trophic linkages which support smaller fishes, and incorrectly assume that their small invertebrate prey consistently feed at very low trophic levels. »

La valeur élevée du niveau trophique moyen recalculé pour les mollusques autres que les céphalopodes ($TL = 3,4$) provient de ce que les données issues de la littérature incluent quatre espèces de gastéropodes et deux espèces de bivalves. L'écart type estimé pour le TL des mollusques (0,8) est ainsi important par rapport aux autres taxons puisque le groupe taxonomique inclut potentiellement des espèces caractérisées par des régimes alimentaires très différents. La valeur recalculée et affectée aux 20 espèces de mollusques non identifiées dans l'analyse peut ainsi surestimer les niveaux trophiques des prédateurs. Néanmoins, les moyennes arithmétiques calculées de manière à estimer les TL au niveau des groupes taxonomiques constituent une méthode pragmatique, compte tenu du manque de connaissance sur les abondances de chaque groupe à cette échelle d'étude, et des préférences des poissons pour un type de proie en particulier. Pour les poissons, les valeurs de TL utilisées sont supérieures aux valeurs reportées dans FishBase. Ceci peut en particulier s'expliquer car les TL estimés par Pinnegar et al. (2002) correspondent aux grandes gammes de taille de poissons (70% de la taille maximale), alors que les tailles des poissons présents dans les estomacs des espèces étudiées sont généralement plus petites (Pinnegar et al., 2003b). Celles-ci n'ont cependant pas été mesurées lors de l'analyse des contenus stomacaux. Les TL obtenus pour les prédateurs sont donc surestimés. Cette approche a été préférée afin de recourir aux « meilleures » estimations de TL et dans un souci d'homogénéité des valeurs de TL des proies. Ceci ne devrait pas modifier de manière importante les résultats de l'analyse puisque la même approche a été appliquée aux cinq espèces. Néanmoins, la connaissance de relations entre la taille des proies et leur TL devrait permettre de corriger les valeurs estimées.

3.5.3.2 Caractérisation du régime alimentaire

La connaissance du niveau trophique individuel et de l'indice d'omnivorie à l'échelle de la population permet de caractériser son type de régime alimentaire dans un écosystème donné. En particulier, la description de la gamme de TL représentés dans la popula-

tion, indiquant la taille de la niche trophique des proies, peut se faire via la variabilité interindividuelle du TL des prédateurs. L'écart interquartile ou l'écart type des TL des prédateurs apparaissent comme des indicateurs de la taille de la niche et permettent de préciser le caractère généraliste ou spécialiste d'une population donnée. Dans un deuxième temps, le boxplot des indices d'omnivorie renseigne sur le fait que les poissons sont individuellement omnivores ou spécialistes et permet de faire le distinguo entre des populations généralistes de type A ou B. Deux composantes distinctes contribuent en effet à la largeur totale d'une niche trophique (Amundsen et al., 1996 ; De Crespin de Billy et al., 2000) :

- chaque individu présente des variations dans ses propres ressources (« within-phenotype component », WPC),
- il existe une variabilité dans l'utilisation des ressources entre individus (« between-phenotype component », BPC),

3.5.3.3 Variabilité du niveau trophique

Pour les cinq espèces d'intérêt, la variabilité (écart type) du niveau trophique pour les gammes de taille considérées apparaît globalement faible et inférieure à 0,4. Ceci est en partie lié aux valeurs de TL attribuées aux proies (voir précédemment), ainsi qu'à l'absence de données pour les plus petites tailles des prédateurs, pour lesquelles les changements de régime alimentaire peuvent être très importants. Par ailleurs, la faible gamme de TL observée est également due au caractère piscivore des prédateurs étudiés, sauf l'églefin dont le régime contient une très faible proportion de poisson ($< 9\%$). Excepté l'églefin, les résultats mettent en évidence des changements ontogéniques marqués dans le régime des espèces d'intérêt, qui se traduisent par des relations généralement croissantes entre le TL et la taille des individus. Ces modifications de régime, généralement associées à une augmentation de la piscivorie avec la taille, sont bien documentées (Aubin-Ottenheimer, 1987 ; Du Buit, 1995, 1996 ; Link et Garrison, 2002). De tels changements ont été mis en évidence via des contenus stomacaux et des méthodes isotopiques pour différentes espèces (Reñones et al., 2002 ; Stergiou et Karpouzi, 2002 ; Cocheret de la Morinière et al., 2003 ; Deudero et al., 2004 ; Le Loc'h et Hily, 2005). En revanche, l'analyse montre que le merlan présente une diminution du TL au cours de sa vie, bien que Jennings et al. (2002a) aient mis en évidence par isotopes stables une augmentation du TL avec la taille pour cette espèce en mer du Nord. La diminution observée n'est pas liée à des changements de consommation entre les groupes taxonomiques puisque le merlan apparaît piscivore pour toute la gamme de taille considérée, 90% des proies identifiées correspondant à des poissons. Par contre, la croissance du merlan est caractérisée principalement par une diversification des espèces consommées, accompagnée d'une dimi-

nution du sprat (*Sprattus sprattus* ; TL = 4,09) dans les estomacs qui représente jusqu'à 60% du régime des petits merlans, et d'une augmentation des tacauds (principalement *Trisopterus minutus* ; TL = 3,67) et du merlan bleu (*Micromesistius poutassou* ; TL = 3,14) qui explique le déclin du TL constaté. Encore une fois, la connaissance des TL des proies pour les gammes de tailles consommées devrait améliorer les estimations des TL des prédateurs et permettre de confirmer ou d'infirmer les tendances observées à l'échelle de la population.

Des effets lieu, c.-à-d. entre sous-divisions CIEM, sur le TL des prédateurs ont été recherchés via des modèles linéaires (résultats non montrés). Les analyses n'ont cependant pas permis de conclure, du fait du trop grand déséquilibre du plan d'échantillonnage, conduisant à des effets confondus entre les facteurs année, zone et taille. Les régimes alimentaires des espèces peuvent cependant grandement différer entre les écosystèmes ou à une échelle locale (Du Buit, 1995 ; Adlerstein et Welleman, 2000), et ainsi entraîner une variabilité spatiale des TL des prédateurs. Ceci apparaît d'autant plus vrai que les espèces sont opportunistes et que l'abondance des proies semble alors principalement expliquer la composition des régimes alimentaires (Floeter et Temming, 2003 ; Pinnegar et al., 2003b). Les effets saison et profondeur mis en évidence corroborent ce caractère opportuniste observé en mer Celtique pour le merlan, la morue, la cardine et le merlu (Trenkel et al., 2005).

3.5.3.4 Quantifier l'omnivorie

L'omnivorie est un concept écologique essentiel permettant de décrire le comportement alimentaire des organismes (Martinez, 1995) et se définit comme la faculté de se nourrir sur plus d'un niveau trophique (Pimm et Lawton, 1978)⁶. Cette caractéristique des populations semble particulièrement importante à quantifier dans les écosystèmes aquatiques où les relations prédateurs-proies sont principalement expliquées par la taille (voir Shin, 2000), et où la connectivité apparaît bien plus élevée que dans les écosystèmes terrestres ou d'eau douce (Link, 2002a). Plusieurs indices ont été proposés pour mesurer le degré d'omnivorie des organismes (Pimm et Lawton, 1978 ; Levine, 1980 ; Christensen et Pauly, 1992 ; Williams et Martinez, 2004), mais peu ont réellement été appliqués dans le contexte de l'approche indicateurs revendiquée par l'AEP (cf. Chapitre 1). Christensen et Pauly (1992) ont proposé un indice d'omnivorie dont le calcul a été implémenté dans le logiciel EwE :

⁶La définition de l'omnivorie *sensu* Pimm et Latwton (1978) repose sur une vision discrète des TL alors que les indices mesurant le degré d'omnivorie d'un organisme s'appuient en majorité sur des valeurs continues de TL.

$$IO_j = \sum_{i=1}^n (TL_i - (TL_j - 1))^2 \times DC_{ij} \quad (3.6)$$

où IO_j est l'indice d'omnivorie du prédateur j , TL_i est le TL de la proie i , TL_j est le TL du prédateur et DC_{ij} représente la part de la proie i dans l'estomac du prédateur j (en poids, volume ou nombre). Contrairement à ce qui est mentionné dans FishBase, cet indice n'est pas une variance et par conséquent, sa racine carrée ne correspond pas à une erreur standard du niveau trophique moyen.

Par rapport à l'indice défini par l'équation 3.6 qui pondère chaque écart à la moyenne par la part relative de la proie dans l'estomac, l'indice proposé dans la présente analyse ne tient pas compte de l'importance des voies énergétiques (raisonne en nombre de proies et non en biomasse) et se focalise sur la gamme de niveaux trophiques ciblés par le prédateur. Cet indice mesure ainsi le degré d'omnivorie de chaque individu prédateur au sens de Pimm et Lawton (1978), c.-à-d. la capacité que chaque individu a à se nourrir sur plusieurs niveaux trophiques. L'indice calculé individuellement permet comme nous l'avons vu précédemment de déterminer le type de généralisme en déterminant si la variabilité du régime est liée à des individus généralistes, ou spécialistes sur des niches différentes ; il n'apporte ainsi pas la même information que l'écart type des TL. Celui-ci peut théoriquement prendre une valeur nulle dans le cas d'une population omnivore, composée d'individus généralistes dont le niveau trophique moyen serait égal mais qui se nourriraient tous sur une large gamme de TL.

L'étude de la variabilité de l'IO en fonction de la taille des prédateurs a permis de mettre en évidence des degrés d'omnivorie différents entre les espèces d'intérêt, l'églefin et la morue étant beaucoup plus omnivores que le merlan, le merlu et la cardine ; ces trois espèces sont en effet caractérisées par des régimes majoritairement piscivores. Par ailleurs, l'analyse a montré des patrons similaires d'augmentation de l'omnivorie avec la taille pour les cinq espèces, qui indiquent une extension de la gamme de TL exploités par les prédateurs au fur à mesure qu'ils grandissent. Ces relations peuvent s'expliquer notamment par l'augmentation de la taille de la bouche et de la capacité natatoire des poissons au cours de leur croissance, leur permettant d'ingérer des proies plus grosses et d'accéder à une gamme de proies plus grande (Karpouzi et Stergiou, 2003). Les GAM n'ont pas été conduits sur les IO individuels compte tenu de la structure des données qui présentent un grand nombre de valeurs nulles, liées aux poissons n'ayant qu'une proie dans leur estomac. Des GAM exploratoires conduits uniquement sur les valeurs positives d'IO (résultats non présentés) confirment l'augmentation de l'IO avec la taille pour les cinq espèces étudiées. Un modèle de mélange associant une loi binômiale, de manière à discerner les valeurs positives des nulles, et un GAM est en cours de développement afin de rechercher les effets de la taille, la profondeur et la saison sur l'omnivorie.

L'activité de pêche entraînant une diminution de la taille moyenne des populations en exploitant préférentiellement les poissons de plus grande taille (Shin et al., 2005), le degré d'omnivorie des populations étudiées devrait diminuer sous une pression croissante de la pêche. Des analyses complémentaires sur d'autres espèces et dans différents écosystèmes devront ainsi être conduites à partir de l'indice proposé et d'autres indices d'omnivorie afin de rechercher des patrons similaires à ceux observés en mer Celtique, de manière à tester l'hypothèse avancée. Ceci pourrait également contribuer à préciser la relation entre TL et omnivorie à l'échelle des communautés de poissons, différents auteurs ayant suggéré que l'omnivorie devrait augmenter avec la position trophique des organismes (Froese et Pauly, 2000 ; Christian et Luczkovich, 1999 ; France, 1997). A l'échelle des écosystèmes, les modèles classiques de dynamiques des populations (voir May, 1973) prévoient que l'omnivorie devrait être un phénomène rare dans les réseaux trophiques et qu'elle tend globalement à déstabiliser les communautés écologiques (Pimm et Lawton, 1978 ; Pimm et al., 1991). Des données empiriques ont cependant infirmé cette assertion et montré que l'omnivorie est répandue, particulièrement dans les écosystèmes marins (p. ex. Martinez, 1991 ; Link, 2002a). Des études théoriques et expérimentales suggèrent comment l'omnivorie (Fagan, 1997 ; McCann et Hastings, 1997 ; Fussman et Heber, 2002 ; Emmerson et Yearsley, 2004) et les interactions faibles (McCann et al., 1998) stabilisent les réseaux trophiques. Aussi, le comportement généraliste des espèces, le degré de recouvrement entre niches trophiques et la connectivité élevée existant dans les écosystèmes marins conduisent à des forces d'interaction faibles entre espèces et constituent des facteurs pouvant expliquer la stabilité de ces systèmes (Link, 2002a). Dans ce contexte, l'étude des relations d'omnivorie entre les espèces, notamment via des estimations de TL par contenus stomacaux et ratios isotopiques et le calcul d'indicateurs, devrait permettre d'améliorer notre connaissance de cette caractéristique essentielle des réseaux trophiques marins. Le calcul d'un indice d'omnivorie moyen par espèce, dans l'optique d'estimer un indice d'omnivorie moyen des captures pourrait être envisagé. L'évolution temporelle de cet indice complèterait ainsi le niveau trophique moyen des captures et le FIB (Pauly et al., 1998a, 2000), et pourrait être reliée aux concepts de stabilité et de variabilité (pour une revue voir Dunne et al. (2005)), concepts fondamentaux pour comprendre les réponses des écosystèmes marins exploités.

3.5.3.5 Améliorer les estimations des indicateurs

L'analyse a permis de montrer que la variabilité du niveau trophique diffère entre espèces et qu'elle peut être importante entre les individus d'une même population. Le régime alimentaire dépend en effet à la fois des caractéristiques anatomiques et physiologiques des individus et de l'environnement physique auquel ils ont accès, qui définit la gamme de proies exploitables, c.-à-d. la niche trophique. Par conséquent, il semble nécessaire de

disposer d'une bonne connaissance de la variabilité des valeurs de niveaux trophiques lorsque ceux-ci sont attribués à une espèce donnée sur une grande zone géographique et pour une longue période de temps. Dans le contexte d'estimation d'indicateurs des effets de la pêche, le niveau trophique moyen des captures (MTL), la PPR et l'indice FIB devraient notamment être calculés à partir de valeurs de TL estimées « localement », c'est à dire dans l'écosystème d'intérêt. De plus, compte tenu de l'importance des effets de la pêche sur la structure en taille des populations, il semblerait plus judicieux de disposer de relations TL-taille, ou au moins de valeurs de TL attribuées à des classes de taille pour chaque espèce, plutôt que de considérer une valeur moyenne pour l'ensemble de la population. Les structures en taille sont en effet généralement disponibles via les groupes de travail du CIEM pour les stocks représentant souvent la majorité de la biomasse des écosystèmes. Ceci permettrait ainsi de concilier l'information issue des méthodes classiques de dynamiques des populations et le calcul d'indicateurs écosystémiques. Jennings et al. (2002a) ont notamment mis en évidence en mer du Nord que les effets de la pêche se faisaient ressentir uniquement lorsque les relations TL-taille étaient prises en compte dans le calcul du niveau trophique moyen des captures.

L'amélioration du calcul du spectre trophique passe également par l'estimation de la variabilité des niveaux trophiques. La répartition de la variable d'intérêt sur une gamme de TL, réalisée pour l'instant de manière pragmatique par la méthode de lissage, devrait ainsi tenir compte de la variabilité interindividuelle du niveau trophique. L'estimation de cette variabilité sur toute la gamme de niveaux trophiques du spectre apparaît comme une condition nécessaire en vue d'une meilleure représentation des impacts de la pêche sur la structure trophique des écosystèmes. La précision et la fiabilité du calcul des niveaux trophiques, lorsqu'ils servent de base à l'estimation d'indicateurs écosystémiques, constituent des prérequis indispensables pour évaluer l'état des écosystèmes.

3.5.4 Conclusion

Les notions de niveau trophique et d'omnivorie abordées dans cette section apparaissent fondamentales pour simplifier la complexité des systèmes naturels et analyser les relations prédateurs-proies, qui expliquent une part essentielle des dynamiques des populations marines. A l'échelle des écosystèmes, il existe des liens importants entre ces concepts et les effets top-down et bottom-up observés dans différentes régions du monde (Sala et al., 1998 ; Cury et al., 2000 ; Pinnegar et al., 2000 ; Reid et al., 2000 ; Carscadden et al., 2001 ; Worm et Myers, 2003). Par exemple, les effets bottom-up seront plus difficiles à détecter dans le cas de populations généralistes, capables de changer de régime en fonction de la disponibilité en proies dans le milieu. À l'inverse, les effets top-down et les cascades trophiques peuvent être aisément observables pour des populations

spécialistes, en analysant simplement les covariations entre les populations d'intérêt. Le caractère généraliste de nombreuses espèces marines associé à la faiblesse des forces d'interactions entre espèces rendent ainsi la visualisation de cascades trophiques en milieu marin moins fréquentes qu'en milieu lacustre (Pace et al., 1999). De plus, ces propriétés limitent l'application des modèles multispécifiques utilisés en halieutique, la MSVPA en particulier, car ceux-ci ne s'intéressent qu'à quelques populations commerciales d'intérêt (Trenkel et al., 2004a). Le développement de modèles de simulations utilisés comme des laboratoires virtuels apparaît alors être une voie possible pour explorer le fonctionnement des écosystèmes marins et leurs réponses à différents types d'exploitation et différentes caractéristiques de leur fonctionnement (cf. Chapitre 4).

3.6 Conclusion du chapitre

L'évaluation de l'état des écosystèmes marins constitue une phase clé nécessaire à la compréhension des impacts qu'ont l'Homme et les événements naturels (p. ex. cyclones) sur la structure de ces écosystèmes et les services qu'ils rendent à l'humanité. Compte tenu de la complexité des écosystèmes, une approche centrée sur des indicateurs mesurant les caractéristiques considérées comme essentielles à leur fonctionnement est préconisée par l'AEP (cf. Chapitre 1). Dans ce contexte, l'objectif de ce chapitre a été de décrire les grandes zones de pêche européennes, assimilées à des écosystèmes, par un ensemble d'indicateurs principalement basés sur des données de captures. Ce type de données demeure en effet l'unique source d'information disponible à cette échelle spatio-temporelle et pour un nombre d'espèces aussi important. Cette approche nous a conduit à introduire la notion de zone de pêche écosystémique. L'analyse permet en particulier de mettre en évidence que les écosystèmes marins européens sont caractérisés par des systèmes d'exploitation et des réponses à la pêche très variées, suggérant notamment des degrés de résistance à la surexploitation différents entre eux. Par ailleurs, nous avons montré que la combinaison des indicateurs via une analyse multivariée est une approche pertinente pour comparer les écosystèmes et spécifier une possible direction de « surexploitation écosystémique ». Celle-ci se traduirait simultanément par une baisse du niveau trophique moyen des captures, une hausse de la production dominée par quelques espèces pélagiques et de bivalves, caractérisée par une variabilité interannuelle importante. Ce type de méthodologie pourrait dans le futur être reconduit en incluant des indicateurs de pression de pêche à l'échelle des écosystèmes, de manière à pouvoir relier plus directement les tendances observées à l'exploitation halieutique. De plus, la mise en place d'un système de métabase de données au niveau de l'Europe, via le CIEM par exemple, donnant accès à l'ensemble des données biologiques et physiques collectées depuis plus d'un siècle dans les eaux européennes constituerait une avancée considérable afin de pro-

mouvoir des analyses comparatives à cette échelle. De telles approches pour l'étude des réseaux trophiques existent en écologie théorique (Cohen, 1989 ; Ecologists Co-operative Web Bank) et ont favorisé la détection de patrons communs entre écosystèmes (p. ex. Pimm et al., 1991). Par contraste, le faible nombre d'études scientifiques portant sur les réseaux trophiques marins (Raffaelli, 2000) et leurs particularités (Link, 2002a) appellent à multiplier les analyses sur leur structure et leurs caractéristiques, de manière à améliorer *in fine* notre connaissance de leur fonctionnement.

Synthèse - Chapitre 3

L'objectif de ce troisième chapitre est de compléter l'approche monospécifique du chapitre précédent par une dimension écosystémique, visant à caractériser l'état des écosystèmes où opèrent les flottilles finistériennes. Dans la première section du chapitre, nous proposons de regrouper les sous-divisions CIEM présentant des profils de captures similaires en « zones de pêches écosystémiques » (ZPE) par analyse factorielle des correspondances. Les ZPE apparaissent comme de grandes unités géographiques spatialement cohérentes, caractérisées par des schémas d'exploitation différents. La délimitation des ZPE s'appuie principalement sur les limites géographiques et juridiques des stocks, qui expriment notamment leurs préférences d'habitat dans les eaux européennes.

Les ZPE sont tout d'abord décrites par le niveau trophique moyen des captures (MTL), l'indice Fishing-In-Balance (FIB) et les spectres trophiques de captures et de production primaire requise (PPR). Pour la période la plus récente (1997-2001), les spectres mettent en évidence des différences importantes de production entre ZPE, les zones les plus productives étant majoritairement associées à des captures dans les TL intermédiaires, souvent le fait d'une seule espèce. L'évolution temporelle des indices montre un déclin significatif du MTL et du FIB pour la majorité des ZPE, suggérant des phénomènes de surexploitation dans les écosystèmes sous-jacents et des degrés variés de résistance à la pêche. Une diminution du MTL et du FIB est observée dans la période la plus récente pour le plateau celtico-gascon, zone de pêche principale des flottilles finistériennes.

Des indicateurs quantifiant la production primaire, la productivité halieutique, la diversité des captures, leur niveau trophique moyen ainsi que la variabilité de ces indices dans le temps, sont utilisés pour comparer les zones. L'information apportée par les différents indices est synthétisée par une analyse en composantes principales. La position des ZPE dans le premier plan factoriel pour la période 1997-2001 s'interprète aisément et montre des contrastes spatiaux importants entre zones. Leur évolution au cours de la période 1973-2001 est très différente et permet de spécifier une direction que nous proposons d'associer à une surexploitation écosystémique. L'évolution du plateau celtico-gascon dans le plan suggère ainsi une dégradation de l'écosystème sous-jacent.

La dernière section consiste en une analyse de la variabilité du niveau trophique (TL) et de l'omnivorie, à partir de contenus stomacaux de cinq espèces prédatrices de mer Celtique. La combinaison du TL et d'un indice d'omnivorie original permet de décrire le comportement alimentaire et le rôle trophique des espèces. Des modèles additifs généralisés mettent en évidence pour certaines d'entre elles des modifications du TL liées à des changements ontogéniques, ainsi que des variations saisonnières et avec la profondeur. L'augmentation de l'omnivorie avec la taille constatée pour les cinq espèces appelle à des études complémentaires sur cette caractéristique essentielle des relations trophiques, compte tenu de son rôle stabilisateur dans les communautés écologiques.

Chapitre 4

Modéliser la réponse des écosystèmes à la pêche : approche par simulations

« Longtemps, on a pensé que l'informatique en général et les programmes d'intelligence artificielle en particulier allaient mélanger et présenter sous des angles neufs les concepts humains. Bref, on attendait de l'électronique une nouvelle philosophie. Mais même en la présentant différemment, la matière première reste identique : des idées produites par des imaginations humaines. C'est une impasse. La meilleure voie pour renouveler la pensée est de sortir de l'imagination humaine »

Edmond Wells

Sommaire

4.1	Introduction	203
4.2	Hypothèses et principes du simulateur	204
4.2.1	Description du modèle	204
4.2.2	Scénarii de simulation	211
4.3	Résultats de simulation	214
4.3.1	Effets de la pêche	214
4.3.2	Contrôle top-down	216
4.3.3	Contrôle bottom-up	220
4.3.4	Omnivorie	223
4.3.5	Effets de structure d'âge	225
4.4	Discussion	226
4.4.1	Modéliser les effets de la pêche	226
4.4.2	Effets de la pêche	228

4.4.3	Contrôle top-down et prédation	228
4.4.4	Contrôle bottom-up et croissance	229
4.4.5	Omnivorie et cascades trophiques	231
4.4.6	Indicateurs : quels enseignements du modèle ?	233
4.4.7	Éléments de réflexion pour les fonctions de production du Fi- nistère	235
4.5	Conclusion du chapitre	236
	Synthèse - Chapitre 4	238

4.1 Introduction

Le troisième chapitre a mis en évidence des différences importantes dans les schémas d'exploitation en place dans les grandes zones de pêche européennes, regroupées en zones de pêche écosystémiques (ZPE). Le recours à un ensemble d'indicateurs a permis de montrer que les zones ne semblent pas affectées au même degré par l'activité de pêche, ceci pouvant être lié à la fois aux stratégies d'exploitation et au fonctionnement des écosystèmes sous-jacents. En particulier, certaines zones semblent « mieux résister » à la surexploitation que d'autres, notamment du fait de potentiels de production dans les bas niveaux trophiques. Cependant, le manque de connaissances disponibles sur les abondances des espèces non commerciales (p. ex. Christensen et al., 2003) et plus généralement, l'absence de fondements théoriques sur les écosystèmes marins (Hall, 1999 ; Link, 2002) limitent notre compréhension des processus à l'origine des patrons observés. Dans ce contexte, un modèle de simulation théorique est développé ici afin d'explorer plusieurs hypothèses alternatives portant sur le fonctionnement des écosystèmes et pouvant expliquer certaines des observations faites via les indicateurs. Le modèle représente un réseau trophique complexe par un ensemble de composantes trophiques interagissant par prédation. Trois caractéristiques essentielles du fonctionnement de cet écosystème virtuel sont considérées dans l'analyse : les intensités du contrôles top-down et bottom-up et le degré d'omnivorie dans le système. Les objectifs de ce chapitre¹ sont doubles. Dans un premier temps, le modèle est utilisé comme un laboratoire virtuel afin d'évaluer la variabilité des fonctions de production des composantes trophiques du système, suivant différents scénarii d'exploitation et caractéristiques de fonctionnement de l'écosystème. La prédation est en effet une source majeure de mortalité naturelle pour de nombreuses populations de poissons (Bax, 1998), et influence grandement les dynamiques des stocks. Aussi, les fonctions de production qui décrivent la production biologique d'une population à l'équilibre en fonction de son abondance dans le système, dépendent de la nature et des forces des liens existant au sein du réseau trophique et de l'intensité de pêche s'exerçant sur les espèces ciblées. Elles correspondent également à la production de poisson à l'équilibre pour une

¹Ce chapitre a fait l'objet de deux communications scientifiques en 2003, au 6^e forum de l'AFH et à la conférence annuelle du CIEM, et d'un article paru dans la revue ALR en 2005 :

- Chassot, E. et Gascuel, D. (2003). Estimation de l'impact des relations trophiques sur les fonctions de production biologique d'un écosystème. Actes du 6^{ème} colloque de l'Association Française d'Halieumétrie « Connaissance scientifique et demande sociale », Montpellier, 24-26 Juin 2003, Résumé.
- Chassot, E. et Gascuel, D. (2003). Estimation of the impact of trophic interactions on biological production functions in an ecosystem. *ICES CM 2003/N : 11 (mimeo)*.
- Chassot, E., Gascuel, D. et Colomb, A. (2005). Impact of trophic interactions on production functions and on the ecosystem response to fishing : A simulation approach. *Aquatic Living Resources*, 18, 1–13.

intensité de pêche donnée. Deuxièmement, un résultat attendu du projet était de spécifier de manière réaliste des fonctions de production intégrant les relations interspécifiques et éventuellement l'effet de l'environnement, en préalable à la modélisation économique du Finistère. Même si le modèle économique n'a pu être mené à son terme, nous présentons ici comment le simulateur permet d'envisager de manière qualitative les modifications des fonctions de production spécifiques sous l'impact de la pêche et dans différents types d'écosystèmes. D'autre part et en parallèle, le simulateur est utilisé pour analyser la réponse des écosystèmes à l'exploitation au travers d'indicateurs écosystémiques, selon les caractéristiques de fonctionnement simulées. Cette réponse est en effet une fonction émergente des fonctions de production individuelles des différents composants constituant le réseau trophique. Le but du modèle est de répondre aux questions suivantes : 1) Comment la pêche modifie-t-elle la distribution de biomasse au sein du système ? 2) Comment les fonctions de production varient-elles selon les caractéristiques générales de l'écosystème ? 3) Existe-t-il des écosystèmes faisant preuve d'une plus grande résistance à la surexploitation que d'autres ? 4) Quels enseignements pouvons-nous tirer du simulateur, dans la perspective d'implémenter dans le modèle économique du Finistère, des fonctions de production intégrant des relations interspécifiques ?

4.2 Hypothèses et principes du simulateur

4.2.1 Description du modèle

Le modèle simule un écosystème virtuel dans lequel toute la biomasse est répartie entre différents compartiments trophiques qui interagissent par relations trophiques. Les compartiments représentent des composantes trophiques allant du niveau trophique (TL) 2,0 pour les producteurs secondaires (herbivores stricts et zooplancton) à 5,0 pour les top-prédateurs, par intervalles de 0,1 TL. En premier lieu, nous considérons que la biomasse recrutée dans une composante trophique à chaque période de temps ne dépend que de la biomasse totale de cette composante. Ce point sera discuté plus loin. Chaque composante trophique est structurée en âge, des fonctions de croissance, survie, captures étant spécifiées. Les paramètres de mortalité naturelle et par pêche sont considérés constants pour tous les âges au sein de chaque composante trophique, mais différent entre les composantes. La biomasse du TL 1,0 est supposée non limitante dans le système. La situation d'état vierge (sans pêche) constitue l'état de référence à partir duquel différents scénarii sont simulés jusqu'à un état d'équilibre. Un pas de temps annuel est considéré pour le modèle dont les solutions sont obtenues par itérations successives. Nous présentons d'abord les différents sous-modèles puis les scénarii de simulation. Les symboles et abréviations sont résumés dans le tableau 4.1.

TAB. 4.1 – Symboles, abréviations et méthode d'estimation ou valeur des paramètres utilisés dans l'étude.

Paramètre	Définition	Valeur	Équation
K	Paramètre du modèle de croissance (année^{-1})	Estimée (FishBase)	4.1
L_∞	Paramètre du modèle de croissance (cm)	Estimée (FishBase)	4.1
a	Paramètre de la relation taille-poids	Estimée (FishBase)	4.1
b	Paramètre de la relation taille-poids	3	4.1
M1	Taux de mortalité naturelle sans prédation	0,05	4.2
M2	Taux de mortalité par prédation	Estimé	4.2
F	Taux de mortalité par pêche	0,2 ou 0,4	4.2
t_r	Âge au recrutement	1	4.2
ρ	Coefficient de préférence trophique	Estimée (état vierge)	4.3
φ	Biomasse disponible	Estimée	4.3
Q/B	Taux de consommation par g de biomasse	Estimée (FishBase)	4.5
η	Paramètre de sélectivité	Fixée (Tab. 4.2)	4.6
TL ₅₀	Paramètre de sélectivité	Fixée (Tab. 4.2)	4.6
Y	Capture	Estimée	4.7
α	Paramètre de la relation S-R	Fixée (calibration)	4.8
β	Paramètre de la relation S-R	Fixée (calibration)	4.8
ζ	Intensité de contrôle top-down	Fixée (Tab. 4.2)	-
ψ	Intensité de contrôle bottom-up	Fixée (Tab. 4.2)	4.9
θ	Intensité de l'omnivorie	Fixée (Tab. 4.2)	4.10
χ	Moyenne du spectre de biomasse vierge	Fixée (Tab. 4.2)	-
δ	Ecart type du spectre de biomasse vierge	Fixée (Tab. 4.2)	-
A	Efficacité spécifique de conversion trophique	0,5	4.11

4.2.1.1 Croissance individuelle

Un modèle de croissance individuelle est spécifié en recourant à la fonction de croissance de Von Bertalanffy (Von Bertalanffy, 1938) pour chaque composante trophique ou classe i . Les paramètres sont estimés à partir de régressions linéaires empiriques (Fig. 4.1a,b) entre la longueur asymptotique (L_∞ ; cm) ou le taux de croissance (K_i ; t^{-1}) et le TL moyen des espèces, en utilisant les données de FishBase (Froese et Pauly, 2000). Ces relations fournissent des estimations du poids individuel (W_i) de chaque composante trophique i à l'âge t (Fig. 4.1d) :

$$W_i(t) = a_i \times L_{\infty,i}^{b_i} \times (1 - \exp(-K_i \times (t - t_0))^{b_i}) \quad (4.1)$$

où a_i et b_i sont les paramètres de la relation allométrique taille-poids, les a_i étant estimés par régression linéaire en utilisant FishBase (Fig. 4.1c) et les b_i sont fixés à une valeur de 3. Nous avons fixé t_0 (constante d'intégration) à 0. Tous les autres paramètres sont donc spécifiques de chaque composante trophique.

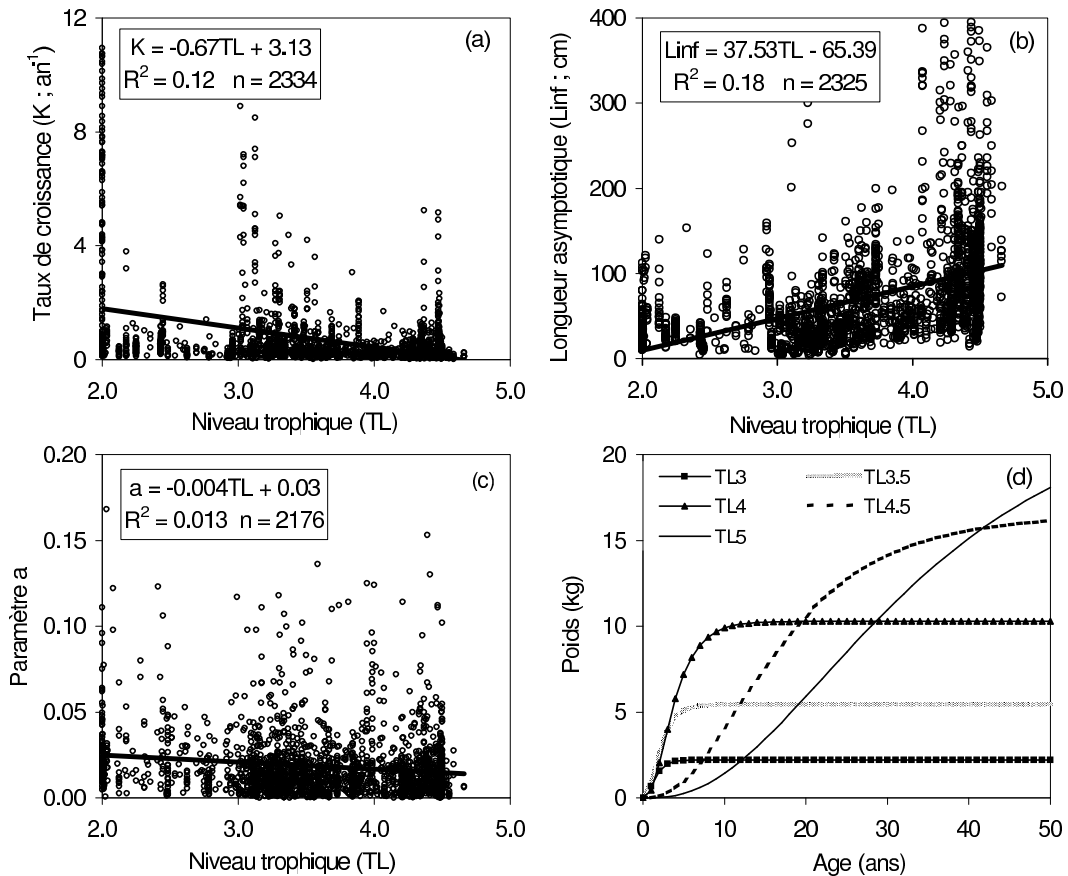


Fig. 4.1 – Relations entre les paramètres de la courbe de croissance de Von Bertalanffy (1938) et le niveau trophique moyen des espèces de poissons, et fonctions de croissance correspondantes pour certaines composantes trophiques du modèle de simulation. Les données proviennent de FishBase (Froese et Pauly, 2000) ; (a) Taux de croissance, K ; (b) Longueur asymptotique, L_{∞} ; (c) Paramètre a de la relation taille-poids ; (d) Fonctions de croissance en poids (kg).

4.2.1.2 Survie

Suivant le modèle classique de Beverton et Holt (1957), nous considérons une « cohorte trophique » i soumise à la fois à une mortalité naturelle (M_i) et une mortalité par pêche (F_i), supposées constantes durant la période où la cohorte est exploitable. Afin de décrire les relations interspécifiques, la mortalité naturelle est séparée en $M_i = M1_i + M2_i$. L'équation de survie pour une cohorte trophique en fonction de son âge t s'exprime suivant :

$$N_i(t) = R_i \times \exp(-(F_i + M1_i + M2_i) \times (t - t_r)) \quad (4.2)$$

où $N_i(t)$ est le nombre d'individus d'âge t dans la cohorte trophique, R est le recrutement annuel de la cohorte (Section 4.2.1.6), $M1_i$ est le taux de mortalité naturelle hors prédation, $M2_i$ est le taux de mortalité par prédation et t_r est l'âge au recrutement. t_r est fixé à 1 dans le modèle.

4.2.1.3 Préférence trophique

Dans le modèle, à chaque prédateur j est associée une fonction de préférence trophique qui définit un coefficient de sélection ($\rho_{j,k}$) pour ses proies k dans le système ($\rho_{j,k} < 1$). Cette fonction est estimée dans la situation vierge et ensuite supposée constante, comme caractéristique intrinsèque de chaque composante trophique. Nous supposons en outre que les coefficients $\rho_{j,k}$ suivent une loi de distribution normale de moyenne $\mu_j = TL_j - \gamma_j$ et d'écart type (σ_j) augmentant avec le TL. γ_j représente la différence entre le TL du prédateur j et sa proie préférée et est généralement supposé égal à 1. Le régime des composantes trophiques est donc supposé devenir plus généraliste avec les TL, une tendance illustrée en traçant les indices d'omnivorie des poissons en fonction de leur niveau trophique à partir des données de FishBase (Froese et Pauly, 2000 ; Fig. 4.2).

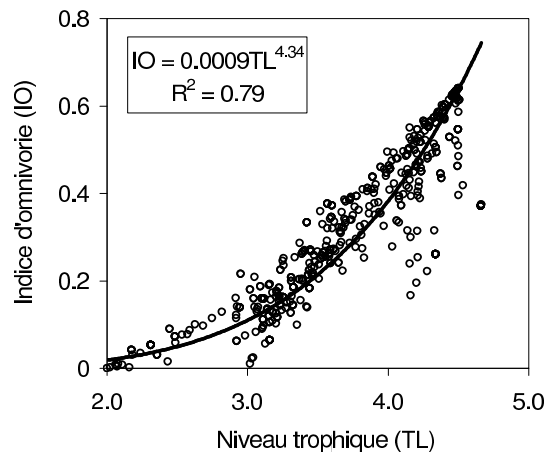


Fig. 4.2 – Relation entre l'indice d'omnivorie (Christensen et Pauly, 1992), calculé comme le carré de l'erreur standard du niveau trophique (DietSETroph), et le niveau trophique moyen (TL) des espèces de poissons. Les données proviennent de FishBase (Froese et Pauly, 2000). La régression de type puissance a une vocation illustrative.

La nourriture disponible pour la composante j à partir de la composante k est $\varphi_{j,k} = \rho_{j,k} \times B_k$. La biomasse totale disponible φ_j pour un prédateur j est :

$$\varphi_j = \sum_k \varphi_{j,k} = \sum_k \rho_{j,k} \times B_k \quad (4.3)$$

Les paramètres γ_j sont estimés dans la situation d'état vierge en résolvant les équations de TL pour toutes les composantes trophiques :

$$TL_j = 1 + \sum_k DC_{j,k} \times TL_k = 1 + \sum_k \frac{\varphi_{j,k}}{\varphi_j} \times TL_k \quad (4.4)$$

où les TL_k et les TL_j sont respectivement les TL des proies et des prédateurs et $DC_{j,k}$ représente la composition du régime, c.-à-d. la contribution de la proie k au régime du prédateur j .

Les prédateurs sont ainsi supposés avoir accès à toutes les proies (même vulnérabilité) et la composition de leur régime reflète directement la proportion de chaque proie dans la biomasse totale de proie disponible. Le cannibalisme trophique, c.-à-d. la consommation de la même composante trophique, et la prédation sur des TL supérieurs sont supposés mineurs. L'écart type (σ_j) des coefficients de préférence $\rho_{j,k}$ est ainsi fixé conventionnellement de manière à ce que le cannibalisme sur des niveaux trophiques plus élevés soit inférieur à 5%.

4.2.1.4 Mortalité par prédation

Le taux de mortalité par prédation d'une composante trophique k ($M2_k$) est considéré égal à tous les âges. Il correspond à la proportion de proie qui disparaît chaque année, et est donné par le ratio de la quantité totale de proie k mangée par tous les prédateurs j sur toute la biomasse de proie (Andersen et Ursin, 1977) :

$$M2_k = \frac{\sum_j (Q/B)_j \times B_j \times \frac{\varphi_{j,k}}{\varphi_j}}{B_k} \quad (4.5)$$

où $(Q/B)_j$ est la consommation annuelle de nourriture du prédateur par unité de biomasse, B_j est la biomasse de prédateur, B_k est la biomasse de proie et φ est la biomasse

disponible de proie (Éq. 4.3). Une fonction empirique entre la consommation de nourriture par unité de biomasse (Q/B) et les TL est tout d'abord estimée (Froese et Pauly, 2000 ; Fig. 4.3), le paramètre Q/B étant alors considéré constant, c.-à-d. indépendant de la biomasse donc de l'exploitation. Dans un deuxième temps, le paramètre Q/B varie en fonction de la mortalité totale, traduisant ainsi un phénomène de densité-dépendance (Section 4.2.2.5). Le paramètre $M2_k$ estimé est ensuite reporté dans l'équation 4.2. L'estimation de $M2_k$ à partir de nombres ou de biomasse conduit à des résultats identiques, la mortalité étant la même pour tous les âges d'une composante trophique.

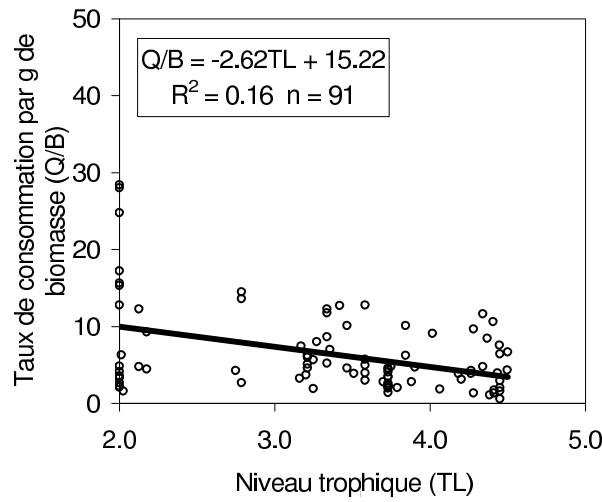


Fig. 4.3 – Relation entre le taux annuel de consommation de nourriture par unité de biomasse (Q/B) et le niveau trophique moyen (TL) des espèces de poissons. Les données proviennent de FishBase (Froese et Pauly, 2000).

4.2.1.5 Captures

Afin de définir les composantes trophiques préférentiellement ciblées par la pêche, la mortalité par pêche (F_i) est pondérée par une sélectivité (s_i), modélisée par une relation dépendante du TL :

$$s_i = \frac{TL_i^\eta}{TL_{50}^\eta + TL_i^\eta} \quad (4.6)$$

où TL_{50} est un paramètre de la fonction de sélectivité indiquant le TL pour lequel la sélectivité est de 50% et η est un paramètre qui donne la vitesse à laquelle la sélectivité maximale est approchée.

Toujours en s'appuyant sur le modèle de Beverton et Holt (1957), nous estimons les captures correspondant à l'état d'équilibre de chaque composante trophique. Pour cette raison, la capture annuelle est identique aux captures qui seraient réalisées sur toute la vie d'une classe d'âge donnée. À partir de l'équation de Beverton et Holt, les captures (Y_i) sont données par :

$$Y_i = R_i \times s_i \times m_F \times F \times W_{\infty,i} \times \sum_{n=0}^3 \Omega_n \times \frac{\exp(-nK_i)}{Z_i + nK_i} \quad (4.7)$$

où R est le recrutement, s est la sélectivité (Éq. 4.6), mF est un multiplicateur de mortalité par pêche, F est la mortalité par pêche dans la situation actuelle, W_{∞} est le poids asymptotique, K est la paramètre de croissance du modèle de Von Bertalanffy, Z est la mortalité totale et Ω_n sont des coefficients de valeur $\Omega_0 = 1$; $\Omega_1 = -3$; $\Omega_2 = 3$; $\Omega_3 = -1$.

4.2.1.6 Recrutement

Afin de modéliser la reproduction des différents compartiments de l'écosystème, des relations stock-recrutement (S-R) déterministes de type Beverton et Holt (1957) sont définies pour chaque composante trophique :

$$R_i = \frac{\alpha_i \times B_i}{\beta_i + B_i} \quad (4.8)$$

où R_i est le recrutement, B_i est la biomasse et α_i et β_i sont les paramètres de la relation S-R. La principale hypothèse ici est que le recrutement d'une composante i dépend uniquement de sa biomasse. Les paramètres α_i sont utilisés pour calibrer le modèle. Pour cela, les valeurs de α_i sont estimées dans la situation d'état vierge (sans pêche), de manière à ce que la distribution de biomasse dans l'écosystème suive une loi donnée. Ce spectre trophique de biomasse à l'état vierge, c.-à-d. la distribution de biomasse par TL, est empiriquement choisi comme une loi normale de moyenne 1 et d'écart type 0,7.

4.2.2 Scénarii de simulation

4.2.2.1 Effets de la pêche - Simulation de référence

Une première simulation des captures et des biomasses, dite « simulation de référence », est conduite en utilisant les valeurs standards des paramètres : préférence trophique, composition du régime, recrutement et taux de mortalité par prédation (Simulation 1 ; Tab. 4.2). Les spectres trophiques de biomasse et de captures (Gascuel et al., 2005 ; Section 1.3.3) sont calculés pour un multiplicateur de mortalité par pêche (mF) augmentant de 0 à 2, par pas de 0,1 TL. Le niveau trophique moyen de la biomasse (MTL_B) et des captures (MTL_Y), la biomasse totale de l'écosystème (B_{tot}), les captures totales (Y_{tot}) ainsi que l'indice Fishing-In-Balance (FIB ; Pauly et al., 2000 ; Section 1.4.2.1) sont représentés en fonction des mortalités par pêche simulées. Dans une seconde simulation, les fonctions de production, exprimées en rendements par recrue (Y/R), sont estimées pour certaines composantes trophiques de l'écosystème. Dans ce cas, aucune sélectivité n'est prise en compte dans la simulation et une mortalité par pêche plus intense est considérée, ceci de façon à mieux visualiser les résultats (Simulation 2 ; Tab. 4.2).

TAB. 4.2 – Valeurs des paramètres utilisés dans les simulations.

N°	Simulation	F	TL ₅₀	η	$B_{TL_{1,0}}$	ζ	ψ	θ
1	Référence	0,2	3,0	30	$5,4 \cdot 10^{14}$	1	0,1	0,05
2	Y/R	0,4	0,0	30	$5,4 \cdot 10^{14}$	1	0,1	0,05
3	Contrôle top-down	0,2	3,0	30	$5,4 \cdot 10^{14}$	0,5-2	0,1	0,05
4	Surexp. top-down	0,6	3,0	200	$5,4 \cdot 10^{14}$	0,5-2	0,1	0,05
5	Contrôle bottom-up	0,4	3,0	30	$5,4 \cdot 10^{14}$	1	0-0,6	0,05
6	Surexp. bottom-up	0,6	3,0	30	$5,4 \cdot 10^{14}$	1	0-0,6	0,05
7	Variation de PP	0	3,0	30	$5 \cdot 10^{14}$ - $5,3 \cdot 10^{15}$	1	0,2	0,02-0,08
8	Omnivorie	0,2	3,0	30	$5,4 \cdot 10^{14}$	1	0,1	0,02-0,08
9	Q/B variable	0,2	3,0	30	$5,4 \cdot 10^{14}$	2	0,1	0,05

4.2.2.2 Contrôle top-down

Le contrôle top-down, c.-à-d. la régulation de composantes du réseau trophique par un (ou plusieurs) prédateur(s) situé(s) plus haut dans le réseau, est formulé de manière explicite via le paramètre de mortalité par prédation. L'intensité de ce contrôle est fixée par le paramètre de consommation de nourriture par unité de biomasse (Q/B). La multiplication de ce paramètre par un coefficient ζ , suivant la gamme de valeurs de Q/B observées dans la figure 4.3, conduit à augmenter la part de la mortalité par

prédation dans la mortalité totale affectant les composantes trophiques. L'augmentation de ce paramètre accentue donc les processus top-down. Dans un premier temps, des valeurs croissantes de ζ sont utilisées afin de visualiser leur impact sur les fonctions de production des composantes trophiques du système (Simulation 3 ; Tab. 4.2). Les valeurs de ζ conduisant à des valeurs de prédation différentes, les fonctions sont exprimées relativement à la situation vierge pour les biomasses par recrue (B/R) et à $mF = 0,1$ pour les Y/R , de manière à pouvoir comparer les effets du contrôle top-down. Dans une deuxième étape, des simulations identiques sont conduites pour une mortalité par pêche plus élevée afin de se focaliser sur les réponses de l'écosystème (Simulation 4 ; Tab. 4.2). Pour cela, la biomasse totale (B_{tot}), la production totale (Y_{tot}) et les indices MTL_B , MTL_Y et FIB sont tracés en fonction des mortalités par pêche. Les valeurs des indices sont également exprimées de façon relative dans une optique comparative.

4.2.2.3 Contrôle bottom-up

Le contrôle bottom-up, c.-à-d. la régulation des composantes du réseau trophique par l'abondance de leurs proies est simulé via le paramètre de croissance (K_i) de chaque prédateur. K_i est supposé dépendre de la proportion de proie disponible par rapport à la situation à l'état vierge :

$$K_i = K_{i,pristine} \times \left(\frac{\varphi_i}{\varphi_{i,pristine}} \right)^\psi \quad (4.9)$$

où $K_{i,pristine}$ est le taux de croissance à l'état vierge, φ est la biomasse de proie disponible pour i (Éq. 4.3), $\varphi_{i,pristine}$ est la biomasse de proie disponible à l'état vierge et ψ est un paramètre définissant l'intensité du contrôle bottom-up. Ce paramètre favorise la croissance lorsque plus de nourriture est disponible que dans la situation d'état vierge. À l'inverse, la croissance est ralentie dans les situations où moins de nourriture est disponible. Trois types de simulations sont considérés. Tout comme pour les scénarii de simulations du contrôle top-down, différentes intensités de pêche sont d'abord simulées afin d'analyser la variabilité des rendements par recrue des différentes composantes du réseau trophique (Simulation 5 ; Tab. 4.2). Puis, les réponses de l'écosystème aux différentes valeurs de contrôle bottom-up dans le cas d'une intensité de pêche plus forte, sont décrites par les indicateurs cités précédemment, c.-à-d. B_{tot} , MTL_B , Y_{tot} , MTL_Y et le FIB (Simulation 6 ; Tab. 4.2). Également, des changements d'abondance du TL 1,0 sont simulés pour différentes valeurs de σ et sans pêche, de manière à estimer leur impact sur le spectre trophique de biomasse (Simulation 7 ; Tab. 4.2).

4.2.2.4 Omnivorie

Plusieurs degrés d'omnivorie correspondant à des types variés de fonctionnement des écosystèmes sont simulés. À cette fin, une relation linéaire de pente θ est supposée entre l'écart type de la distribution de préférence trophique (σ_i) et le TL :

$$\sigma_i = \theta \times TL_i \quad (4.10)$$

Augmenter θ permet de simuler des systèmes caractérisés par un plus haut degré d'omnivorie, les composantes trophiques se nourrissant alors sur une plus grande gamme de proies (Simulation 8 ; Tab. 4.2). De même que pour les contrôles top-down et bottom-up, les effets de l'omnivorie sur l'écosystème sont évalués via les indicateurs B_{tot} , MTL_B , Y_{tot} , MTL_Y et FIB.

4.2.2.5 Modéliser des effets de structure d'âge

Le paramètre Q/B a d'abord été considéré constant pour chaque composante trophique (Section 4.2.1.4). Cependant, l'équation de la courbe de Von Bertalanffy est dérivée d'hypothèses spécifiques au regard de l'assimilation et des coûts énergétiques (Von Bertalanffy, 1938). La fonction de croissance dite « spécialisée » suppose notamment un taux de consommation Q/B proportionnel à la taille du corps à la puissance 2/3 (Beverton et Holt, 1957 ; Essington et al., 2001). L'intégration de la consommation (Q) au niveau de la population donne alors à l'équilibre :

$$Q_i = R_i \times \frac{3K_i W_{\infty,i}}{A} \times \sum_{n=0}^3 \Omega'_n \times \frac{\exp(-nK_i)}{Z_i + nK_i} \quad (4.11)$$

où K est le taux de croissance du modèle de Von Bertalanffy, W_{∞} est le poids asymptotique, A est l'efficacité spécifique de conversion trophique (calorique après correction de l'indigestibilité), et Z est la mortalité totale. A est fixé à une valeur de 0,5 supposée constante dans les simulations pour toutes les composantes trophiques. $\Omega'_0 = 1$; $\Omega'_1 = -2$; $\Omega'_2 = 1$.

Q/B est estimé en divisant Q/R (Éq. 4.11) par B/R. Ce second terme est estimé à partir d'une forme dérivée de l'équation 4.7, soit :

$$B/R = Y/R \times 1/F = W_{\infty,i} \times \sum_{n=0}^3 \Omega_n \times \frac{\exp(-nK_i)}{Z_i + nK_i} \quad (4.12)$$

où R est le recrutement, F est la mortalité par pêche, W_{∞} est le poids asymptotique, K est la paramètre de croissance du modèle de Von Bertalanffy, Z est la mortalité totale et Ω_n sont des coefficients de valeur $\Omega_0 = 1$; $\Omega_1 = -3$; $\Omega_2 = 3$; $\Omega_3 = -1$.

On montre ainsi que Q/B augmente avec la mortalité totale (Z), car les jeunes classes d'âge tendent à prédominer dans une population soumise à une pression de pêche croissante. Les simulations ont de nouveau été conduites avec les nouvelles valeurs de Q/B , en adéquation avec les hypothèses sous-jacentes au modèle de Von Bertalanffy, de manière à estimer leur impact sur les résultats (Simulation 9 ; Tab. 4.2).

4.3 Résultats de simulation

4.3.1 Effets de la pêche

4.3.1.1 Impact sur l'écosystème

La simulation de référence (Simulation 1) montre que la structure trophique de l'écosystème est modifiée par l'exploitation. L'évolution des spectres trophiques de biomasse en fonction de la mortalité par pêche (F) met en évidence une diminution croissante des TL supérieurs à 2,9 avec la pêche, associée à une augmentation de la biomasse des TL compris entre 2,4 et 2,8, liée à la diminution de leurs prédateurs (Fig. 4.4a). Les niveaux trophiques compris entre 2 et 2,3 diminuent également sous l'influence de l'exploitation, du fait de l'augmentation de biomasse de leurs prédateurs. Les variations de biomasses dues à la pêche sont ainsi transférées au sein du réseau trophique via la prédation. Par conséquent, la pêche n'affecte pas uniquement les composantes trophiques ciblées mais induit des modifications de toutes les composantes du système, en supprimant de la biomasse dans les hauts TL. L'augmentation de biomasse dans les TL intermédiaires implique ici une augmentation du niveau trophique de l'écosystème (MTL_B) avec la pêche qui passe d'une valeur de 2,3 à un plateau à 2,38, à partir d'un F égal à 0,2 (Fig. 4.4b). La biomasse totale diminue jusqu'à une mortalité par pêche égale à 0,1, puis la tendance s'inverse et elle augmente pour retrouver un niveau légèrement inférieur à la situation à l'état vierge, pour une valeur de F de 0,4 (Fig. 4.4b).

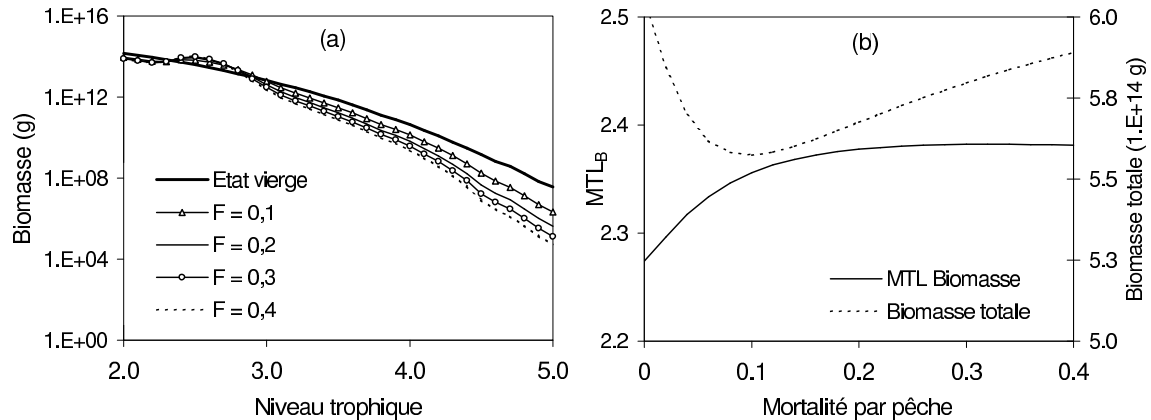


Fig. 4.4 – Effets de la pêche dans la situation de référence (a) Spectres trophiques de biomasses en fonction de différents niveaux de mortalité par pêche (F). L'échelle de l'axe des ordonnées est logarithmique. (b) Niveau trophique moyen de la biomasse et biomasse totale en fonction de F .

4.3.1.2 Impact sur les captures

Le niveau trophique moyen des captures (MTL_Y) diminue de 3,06 à 2,86 et les captures totales augmentent de manière continue lorsque la pression de pêche augmente (Fig. 4.5a). Les spectres trophiques de captures montrent en effet une diminution des captures dans les hauts niveaux trophiques ($TL > 4$) et une augmentation dans les bas niveaux ($TL < 3$). Les captures dans les niveaux intermédiaires ($3 < TL < 4$) ne varient pas : l'augmentation de production par relâchement de prédation compense la diminution due à la pêche (Fig. 4.5b). L'indice FIB augmente avec F jusqu'à une valeur de 0,8, ceci caractérisant une phase d'expansion de la pêcherie (Fig. 4.5c). En effet, en dépit du choix d'une sélectivité des hauts TL par la pêche (Tab. 4.2), les valeurs de sélectivité pour les bas TL ne sont pas nulles. Aussi et compte tenu de la biomasse très importante de ces composantes dans l'écosystème, l'augmentation de F conduit progressivement à une proportion plus grande de ces niveaux trophiques dans les captures.

4.3.1.3 Sensibilité à la pêche

L'estimation des fonctions de croissance de chaque composante trophique (Simulation 2) montre que les hauts niveaux trophiques apparaissent plus sensibles à la surexploitation que les bas niveaux (Fig. 4.6). Pour un F de valeur 0,4, la courbe de rendement par recrue du TL 4 montre une surexploitation de croissance importante alors que les rendements aux TL 2,5 et 3,0 présentent un plateau correspondant à des valeurs maximales de production. La plus grande sensibilité des hauts TL s'explique principalement par leur

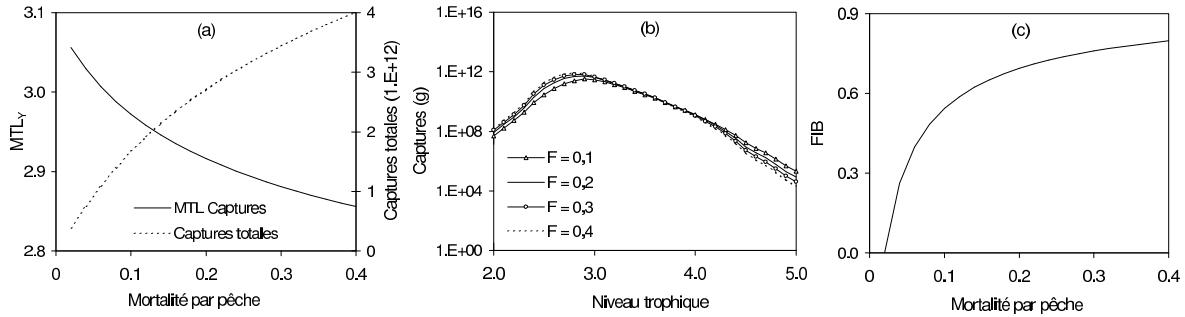


Fig. 4.5 – Effets de la pêche dans la situation de référence (a) Niveau trophique moyen des captures (MTL_Y) et captures totales (Y_{tot}) en fonction de F (b) Spectres trophiques de captures en fonction de différents niveaux de F . L'échelle de l'axe des ordonnées est logarithmique. (c) Indice FIB en fonction de F .

croissance lente caractérisée par des taux de croissance plus faibles (K ; Fig. 4.1a) et des longueurs asymptotiques (L_∞ ; Fig. 4.1b) plus grandes que pour les bas TL.

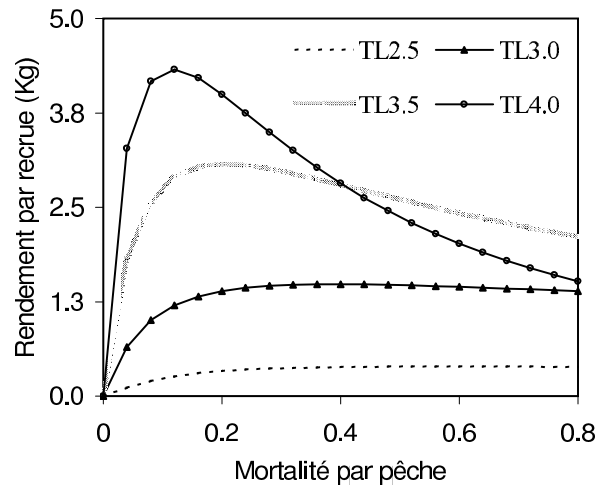


Fig. 4.6 – Courbes de rendement par recrue pour certaines composantes trophiques de l'écosystème.

4.3.2 Contrôle top-down

4.3.2.1 Variabilité des fonctions de production

Les simulations pour les différents niveaux de contrôle top-down (Simulation 3) montrent que la variabilité des fonctions de production dépend de la position de la composante trophique dans le réseau (Fig. 4.7). Dans les bas niveaux trophiques, les fonctions B/R

et Y/R varient grandement avec le contrôle s'exerçant dans l'écosystème. La production primaire n'étant pas limitante et les bas TL étant très peu exploités, leur biomasse dépend principalement de la mortalité par prédation exercée par les TL supérieurs. Pour cette raison, l'augmentation des taux de consommation, et donc de l'intensité du contrôle top-down, affecte fortement leur biomasse en modifiant les taux de mortalité par prédation.

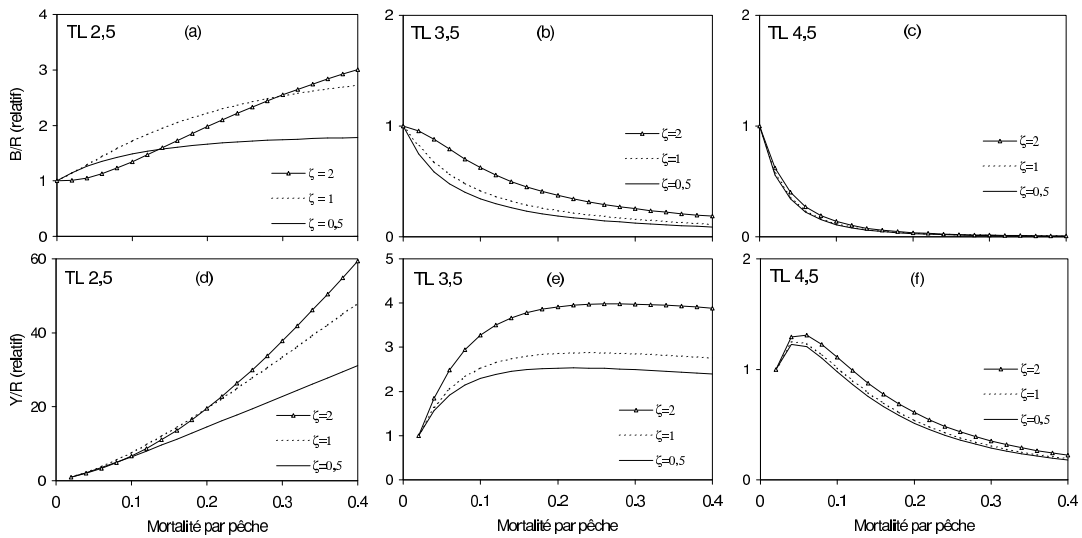


Fig. 4.7 – Impact du contrôle top-down sur les courbes de biomasse et de rendement par recrue pour certaines composantes trophiques de l'écosystème (a-c) Courbes de biomasse par recrue (B/R); (d-f) Courbes de rendement par recrue (Y/R).

Les courbes de biomasse par recrue (B/R) exprimées de manière relative par rapport à la situation vierge montrent que les biomasses des TL 3,5 et 4,5 sont moins affectées par la pêche lorsque le contrôle top-down augmente (Fig. 4.7b-c). La diminution de B/R en fonction de F et relativement à l'état vierge est alors moins marquée lorsque le contrôle est plus intense. L'augmentation de ζ entraîne en effet un relâchement de prédation croissant, lié à la diminution de la biomasse des prédateurs induite par la pêche. Ceci se retrouve également pour TL = 2,5, mais à partir d'une valeur de mortalité par pêche F de 0,3 (Fig. 4.7b). En revanche, les niveaux trophiques compris entre 2 et 2,3 (non montrés) présentent une diminution de B/R plus importante avec F lorsque ζ augmente. Ceci est dû à l'augmentation de biomasse des niveaux trophiques compris entre 2,4 et 2,8 (Fig. 4.4a), qui constituent leurs principaux prédateurs. Les augmentations de biomasse (B/R) favorisées par des relâchements de prédation plus importants impliquent que les captures (Y/R) augmentent avec l'intensité du contrôle top-down pour les trois composantes trophiques considérées (Fig. 4.7d-f).

En résumé, les composantes trophiques directement prédatées par des TL exploités présentent généralement des rendements par recrue d'autant plus importants que le contrôle top-down est intense, la suppression des prédateurs par la pêche impliquant alors un relâchement de la pression de prédation. Cet effet est décroissant quand le niveau trophique augmente car le paramètre Q/B diminue avec les TL (Fig. 4.3) et la biomasse est plus faible dans les hauts niveaux trophiques. Le contrôle dépend ainsi du spectre trophique de biomasse choisi, c.-à-d. de la répartition de la biomasse dans l'écosystème. Par ailleurs et du fait de phénomènes de cascades, des composantes des bas TL peuvent présenter une diminution de leur B/R sous l'influence de la pêche. L'importance du contrôle top-down au sein du réseau trophique semble ainsi liée au ratio de mortalité par prédation sur la mortalité totale affectant une composante trophique. Les bas niveaux trophiques caractérisés par un haut ratio s'avèrent très sensibles à l'intensité du contrôle top-down.

4.3.2.2 Réponse de l'écosystème

Les systèmes caractérisés par un faible contrôle top-down présentent des niveaux de captures et de biomasses plus élevés, dus à une diminution de la mortalité par prédation sur toutes les composantes de l'écosystème (Simulation 4 ; Tab. 4.2). Lorsqu'ils sont ramenés à des valeurs relatives, les indicateurs mettent en évidence des réponses différentes des écosystèmes selon le degré de contrôle simulé. Pour des faibles valeurs de mortalité par pêche F , l'impact de l'exploitation sur les biomasses est d'autant plus élevé que le contrôle top-down est fort (Fig. 4.8a). Celui-ci implique en effet des biomasses totales faibles et qui apparaissent donc plus sensibles, dans un premier temps, à la pression de pêche. En revanche, lorsque cette pression augmente, la capture des hauts niveaux trophiques induit un relâchement de prédation d'autant plus important que le contrôle top-down est intense. Pour une valeur de ζ égale à 2, la biomasse totale est ainsi croissante lorsque F augmente, et devient supérieure à la biomasse à l'état vierge dans le cas d'une valeur de F supérieure à 0,9 (Fig. 4.8a). Cette augmentation de biomasse est majoritairement liée aux TL non exploités, dont la biomasse globale augmente par relâchement de prédation. La diminution de mortalité par prédation augmente d'autant plus que le contrôle top-down s'intensifie. Elle implique une augmentation du MTL_B en fonction de F plus marquée pour des valeurs de ζ croissantes (Fig. 4.8b).

L'évolution de Y_{tot} en fonction de F présente une forme similaire pour les trois niveaux de contrôle top-down considérés, c.-à-d. une augmentation des captures jusqu'à une valeur de 0,3 pour F , un maximum de captures stable pour un F compris entre 0,3 et 0,5, puis une diminution caractérisant une surexploitation de l'écosystème (Fig. 4.9a). Dans le cas d'un contrôle top-down plus intense et relativement à la situation initiale,

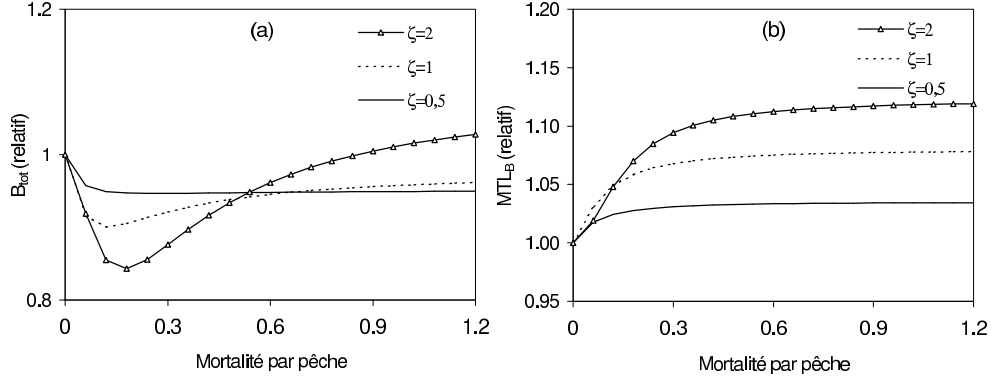


Fig. 4.8 – Impact du contrôle top-down sur (a) la biomasse totale (B_{tot}) et (b) le niveau trophique moyen de l'écosystème (MTL_B).

les captures totales augmentent plus rapidement et demeurent plus élevées que pour des valeurs faibles de ζ (Fig. 4.9a). Les valeurs de MTL_Y sont décroissantes avec F pour les trois scénarii considérés, mais diminuent plus dans le cas d'un contrôle top-down plus intense (Fig. 4.9b). Du fait de l'exploitation principalement orientée sur les hauts TL, le relâchement de prédation favorise des prises plus importantes des composantes trophiques correspondant à leurs proies (voir précédemment), et génère ainsi une diminution du MTL_Y plus marquée pour des valeurs de ζ croissantes. Les indice FIB présentent une forme similaire pour les différentes valeurs de ζ , c.-à-d. une augmentation jusqu'à une valeur de $F = 0,3$ suivie d'une diminution progressive de l'indice (Fig. 4.9c).

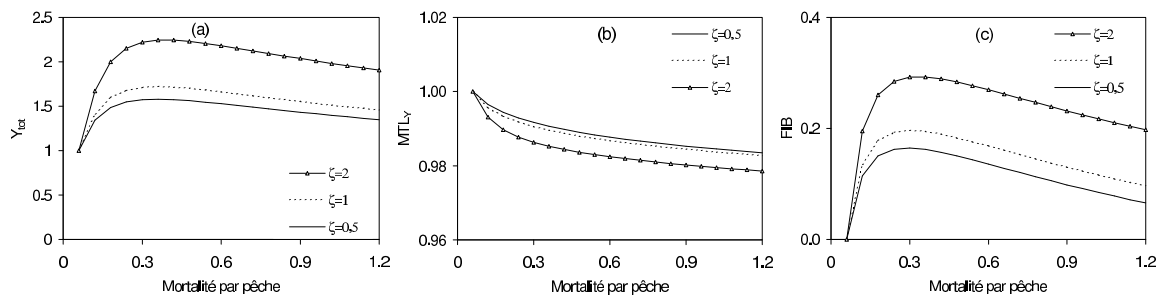


Fig. 4.9 – Impact du contrôle top-down sur (a) les captures totales (Y_{tot}) (b) le niveau trophique moyen des captures (MTL_Y) et (c) l'indice Fishing-In-Balance (FIB).

4.3.3 Contrôle bottom-up

4.3.3.1 Variabilité des fonctions de production

La variabilité des courbes de B/R et Y/R (Simulation 5; Tab. 4.2) estimées pour différents degrés de contrôle bottom-up simulé dépend grandement des TL (Fig. 4.10). Les fonctions dans les bas TL sont peu affectées par une augmentation de l'intensité du contrôle bottom-up (Fig. 4.10a,d). En effet, l'abondance de leur proie varie peu, relativement à l'état vierge, car la biomasse du TL 1,0 est supposée non limitante et constante dans le modèle, et que les bas TL ne sont pas exploités. Par contraste, les hauts TL présentent des fonctions de production variables suivant le degré de contrôle bottom-up simulé. En réduisant la biomasse des proies, l'activité de pêche génère une diminution du paramètre K de la fonction de croissance de leurs prédateurs selon l'équation 4.9. La diminution de la valeur de K avec des valeurs croissantes du paramètre de contrôle bottom-up ψ implique une diminution de Y/R pour une mortalité par pêche donnée (F), et génère ainsi des états de surexploitation de croissance pour des mortalités par pêche plus faibles (Fig. 4.10f). Par conséquent, les Y/R des TL intermédiaires bénéficient du contrôle bottom-up, du fait de la surexploitation plus précoce de leurs prédateurs directs (Fig. 4.10e).

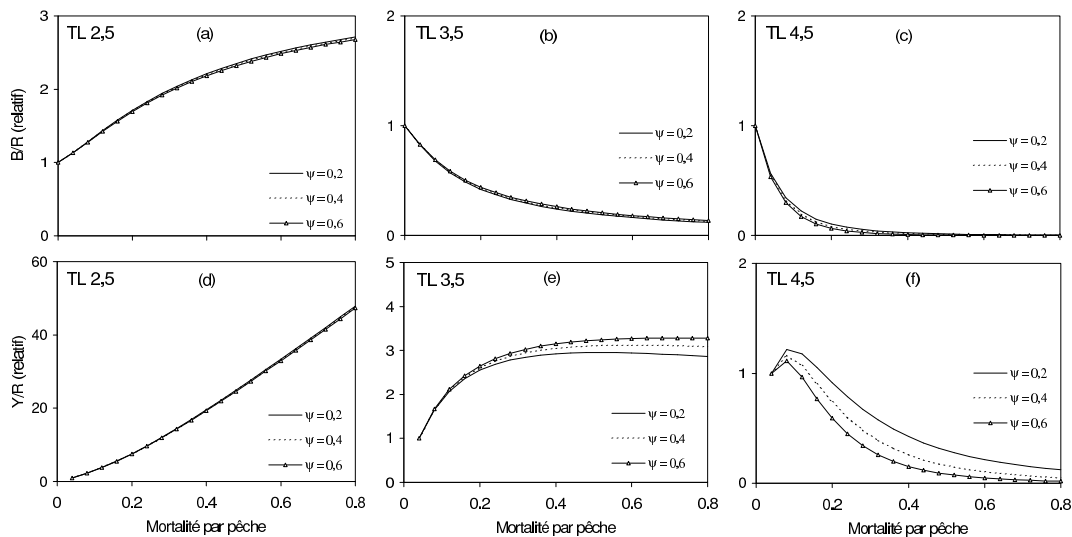


Fig. 4.10 – Impact du contrôle bottom-up sur les courbes de biomasse et de rendement par recrue pour certaines composantes trophiques de l'écosystème (a-c) Courbes de biomasse par recrue (B/R); (d-f) Courbes de rendement par recrue (Y/R).

4.3.3.2 Réponse de l'écosystème

La biomasse totale de l'écosystème ne montre pas de variations fortes liées au contrôle bottom-up (Simulation 6 ; Tab. 4.2), car elle est prédominée par les bas TL peu affectés par la pêche et que l'abondance de TL 1,0 est supposée constante (Fig. 4.11a). L'exploitation implique dans un premier temps une diminution de biomasse jusqu'à une valeur de F de 0,2, puis une augmentation liée au relâchement de prédation sur les bas TL (voir précédemment). Pour les mêmes raisons, le MTL_B varie peu sous l'influence du contrôle bottom-up et montre une tendance identique à celle observée dans la situation de référence, c.-à-d. une augmentation suivie d'un plateau, due à l'augmentation de la part des TL compris entre 2,4 et 2,8 dans la biomasse totale (Fig. 4.11b).

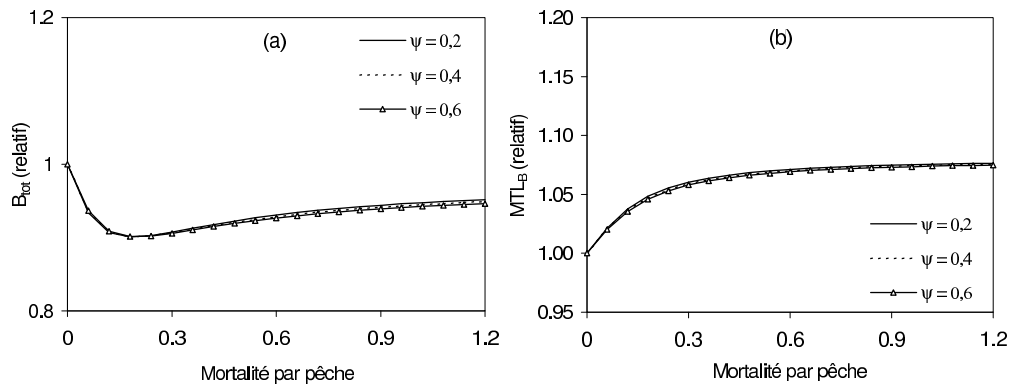


Fig. 4.11 – Impact du contrôle bottom-up sur (a) la biomasse totale (B_{tot}) et (b) le niveau trophique moyen de l'écosystème (MTL_B).

Lorsque l'on considère les captures totales (Y_{tot}) dans l'écosystème, le contrôle bottom-up accélère la surexploitation des hauts TL en réduisant la biomasse de leurs proies, et conduit à une surexploitation écosystémique plus précoce pour des valeurs élevées de ψ (Fig. 4.12a). Néanmoins, le MTL_Y présente une diminution moins marquée pour des valeurs croissantes de ψ (Fig. 4.12b). Les composantes trophiques qui bénéficient d'un relâchement de prédation occupent en effet des TL intermédiaires supérieurs au MTL_Y initial (pour $mF = 0,1$). Leur part dans les captures augmente avec la pression de pêche et entraîne une diminution moins forte du MTL_Y pour des valeurs croissantes de ψ . L'évolution des indices FIB en fonction de la mortalité par pêche pour les trois valeurs de contrôle bottom-up simulées montre que la valeur de mortalité par pêche à partir de laquelle le FIB commence à décliner est plus faible lorsque la valeur de ψ augmente, suggérant un phénomène de surexploitation plus précoce (Fig. 4.12c).

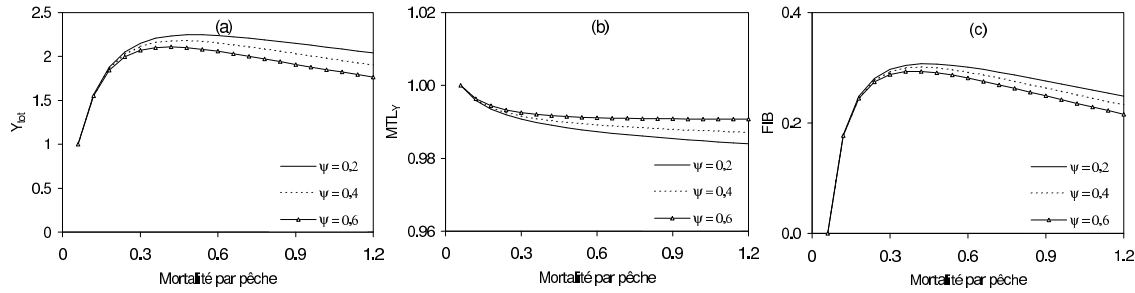


Fig. 4.12 – Impact du contrôle bottom-up sur (a) les captures totales (Y_{tot}) (b) le niveau trophique moyen des captures (MTL_Y) (c) l'indice Fishing-In-Balance (FIB).

4.3.3.3 Variations de production primaire

Simuler des variations de l'abondance du phytoplancton modifie principalement les biomasses des bas TL, suivant l'intensité de contrôle bottom-up utilisée (Simulation 7 ; Tab. 4.2). L'effet se propage le long du réseau trophique mais est amoindri pour des valeurs croissantes de θ (Fig. 4.13). Il affecte rarement les hauts TL car l'effet bottom-up simulé ne tient compte que des modifications du paramètre de croissance (K) du modèle de Von Bertalanffy.

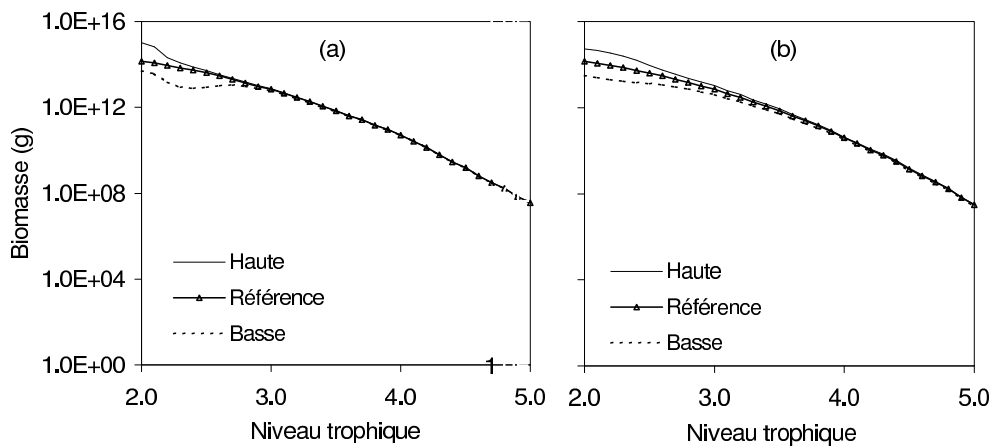


Fig. 4.13 – Spectres trophiques de biomasse pour trois niveaux d'abondance du TL 1,0 dans le système et suivant différents degrés d'omnivorie. (a) $\theta = 0,02$; (b) $\theta = 0,08$.

4.3.4 Omnivorie

4.3.4.1 Variabilité des fonctions de production

Augmenter l'omnivorie modifie la mortalité par prédation et par conséquent la biomasse de tous les compartiments du réseau trophique (Simulation 8 ; Tab. 4.2). L'augmentation de θ entraîne à l'échelle de l'écosystème une diminution de la mortalité par prédation. En effet, chaque proie a alors une plus large gamme de prédateurs dans les niveaux trophiques supérieurs et la mortalité par prédation exercée par les composantes trophiques diminue rapidement lorsque le niveau trophique augmente, du fait d'une diminution des valeurs du paramètre Q/B (Fig. 4.3) et de la biomasse avec les TL. Les B/R et Y/R varient différemment selon la composante trophique considérée et le degré d'omnivorie simulé dans l'écosystème (Fig. 4.14). Les TL intermédiaires et hauts présentent ainsi des niveaux de B/R et Y/R plus élevés pour une mortalité par pêche donnée, quand θ augmente (Fig. 4.14b,c,e,f). Lorsque le degré d'omnivorie dans le système diminue, la mortalité par prédation s'exerçant sur les bas TL augmente pour les composantes non pêchées, mais diminue plus fortement pour les composantes pêchées. Ceci s'explique par un relâchement de prédation plus important et a alors pour conséquence une diminution de B/R et Y/R lorsque θ augmente (Fig. 4.14a,d).

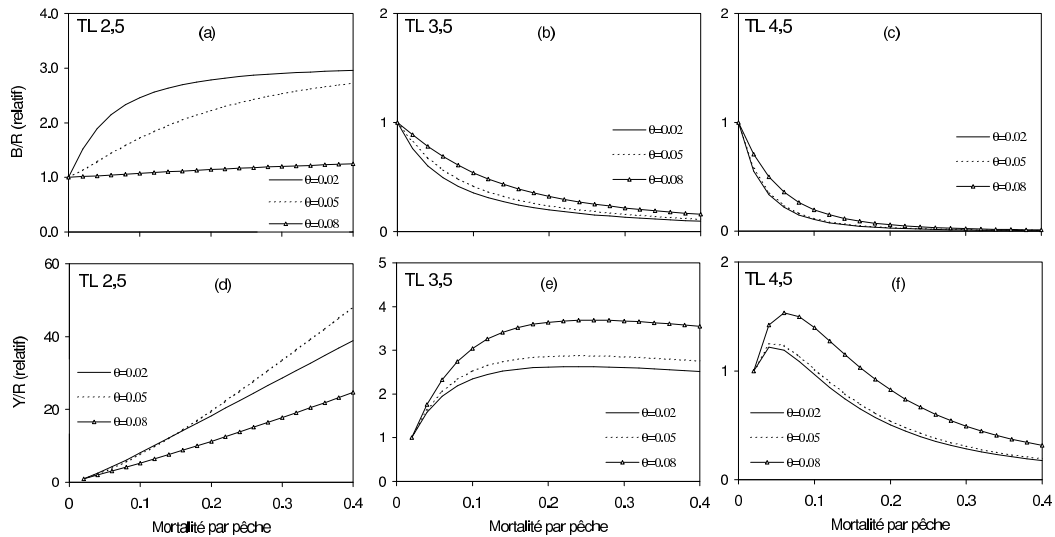


Fig. 4.14 – Impact de l'omnivorie sur les courbes de biomasse et de rendement par recrue pour certaines composantes trophiques de l'écosystème (a-c) Courbes de biomasse par recrue (B/R); (d-f) Courbes de rendement par recrue (Y/R).

4.3.4.2 Réponse de l'écosystème

Les évolutions de B_{tot} et MTL_B en fonction de F diffèrent entre les scénarii de simulation considérés (Fig. 4.15). Pour une valeur de θ égale à 0,02, caractérisant un écosystème très spécialiste, B_{tot} est presque doublée sous l'influence de la pêche (Fig. 4.15a). Ceci est lié au relâchement de prédation constaté avec les courbes de B/R pour les bas TL (2,2-2,6), qui représentent la majorité de la biomasse de l'écosystème. L'évolution de B_{tot} est presque similaire pour les deux autres valeurs de θ . L'augmentation d'abondance des bas TL pour $\theta = 0,02$ implique une diminution du MTL_B avec F (Fig. 4.15b). La valeur intermédiaire de θ (0,05) conduit à une augmentation du MTL_B observée précédemment (Section 4.3.1). Enfin, dans le cas d'un fort degré d'omnivorie, le relâchement de prédation apparaît plus faible, aussi l'augmentation du MTL_B est moins marquée pour $\theta = 0,08$ (Fig. 4.15b).

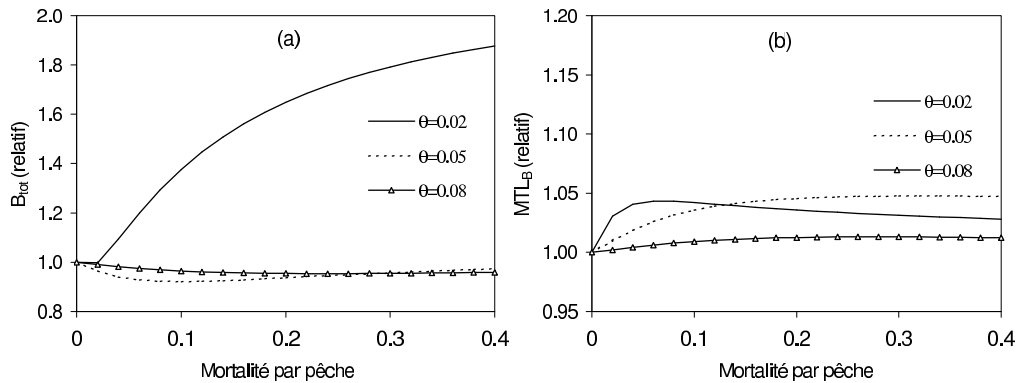


Fig. 4.15 – Impact de l'omnivorie sur (a) la biomasse totale (B_{tot}) et (b) le niveau trophique moyen de l'écosystème (MTL_B).

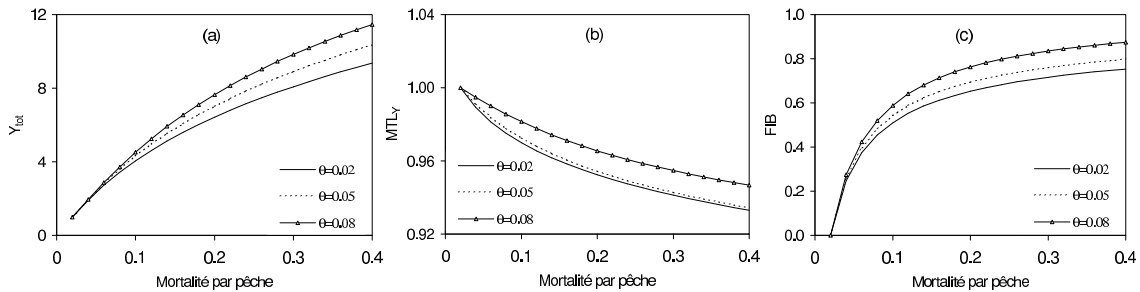


Fig. 4.16 – Impact de l'omnivorie sur (a) les captures totales (Y_{tot}) (b) le niveau trophique moyen des captures (MTL_Y) (c) l'indice Fishing-In-Balance (FIB).

Suivant l'augmentation constatée des Y/R pour les TL intermédiaires et hauts, les écosystèmes décrits par un degré d'omnivorie élevé permettent des niveaux d'exploitation (Y_{tot}) plus importants que les systèmes plus spécialistes (Fig. 4.16a). Ceci est

notamment lié à la sélectivité choisie, qui cible en particulier les $TL > 3$ (Tab. 4.2). La diminution du MTL_Y apparaît plus marquée quand θ diminue (Fig. 4.16b). Les captures réalisées dans les bas TL apparaissent en effet plus importantes pour des valeurs faibles de θ (Fig. 4.15), leur part dans Y_{tot} augmentant et impliquant une diminution du MTL_Y . Le FIB présente en revanche des tendances similaires pour les trois niveaux d'omnivorie simulés (Fig. 4.16c).

4.3.5 Effets de structure d'âge

Les simulations incluant un paramètre Q/B variant avec la mortalité par pêche (Éq. 4.11) montrent que les fonctions de rendement et biomasse par recrue sont affectées à tous les TL, mais de manière relativement mineure. Toutes les figures ne sont pas présentées ici pour des raisons de clarté, mais les résultats montrent que les patrons généraux observés avec un Q/B constant sont conservés. Tenir compte d'un Q/B variable conduit à une mortalité par prédation plus importante dans un système soumis à la pêche, du fait de valeurs de Q/B plus élevées. Pour une mortalité par pêche donnée, les systèmes avec un Q/B variable sont ainsi caractérisés par un contrôle top-down plus fort que pour des valeurs constantes. Ceci se traduit dans la simulation (Simulation 9 ; Tab. 4.2) par un relâchement de prédation plus important quand l'abondance des prédateurs décroît (Fig. 4.17).

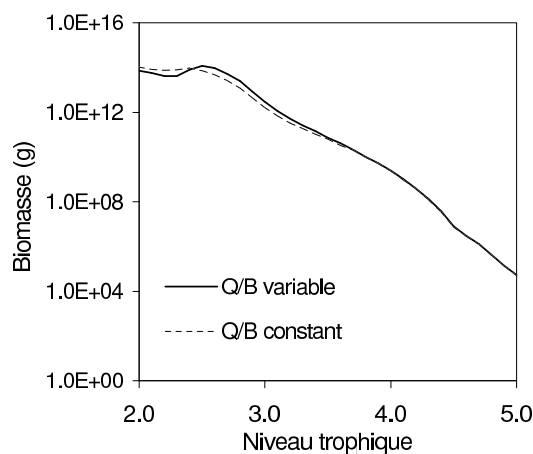


Fig. 4.17 – Spectres trophiques de biomasse considérant le paramètre Q/B (a) constant pour chaque composante trophique (estimé à partir de FishBase) et (b) variable en fonction de la mortalité totale, suivant les hypothèses sous-jacentes au modèle de croissance de Von Bertalanffy (1938).

4.4 Discussion

4.4.1 Modéliser les effets de la pêche

Estimer les liens entre prédateurs et proies ainsi que leur impact sur les dynamiques des populations est l'un des objectifs majeurs en écologie quantitative depuis les travaux pionniers d'Alfred Lotka (1924) et Vito Volterra (1926). En halieutique, les deux dernières décennies ont vu une explosion du nombre et des types de modèles multispécifiques développés pour quantifier les effets des interactions trophiques sur les populations de poissons (Hollowed et al., 2000 ; Whipple et al., 2000 ; Section 1.3.2). En particulier, le logiciel Ecopath with Ecosim a largement été utilisé pour explorer le fonctionnement des écosystèmes et les effets de la pêche (Christensen et Walters, 2004 ; Section 1.3.3). Cependant, ces modèles requièrent d'importants jeux de données difficiles à collecter et se focalisent généralement sur un écosystème spécifique. L'approche présentée ici permet la définition d'un cadre d'étude très général en utilisant des paramètres dérivés de la base de données FishBase, disponible dans le monde entier. De plus, le recours à un modèle de simulation offre une grande flexibilité au regard des hypothèses et paramètres employés. L'intérêt d'un tel laboratoire virtuel est d'explorer différentes réalités possibles en les inférant à partir d'un ensemble d'hypothèses sur le fonctionnement de l'écosystème. Dans ce sens, l'expérimentation virtuelle est l'extension naturelle de la modélisation (voir Maury, 1998). Dans le simulateur, plusieurs hypothèses concernant le fonctionnement des écosystèmes marins exploités ont été faites. Le modèle est basé sur les processus de prédation car la prédation apparaît être le concept d'organisation le plus central en écologie (Martinez, 1995).

Toutes les espèces ont été agrégées en classes trophiques conformément au concept d'« espèce trophique », c.-à-d. « a collection of organisms that feed on a common set of organisms and are fed by a common set of organisms » (Briand et Cohen, 1987). Regrouper les organismes en hiérarchie trophique définit un réseau d'espèces trophiques (Martinez, 1991) qui apparaît plus simple à décrire et analyser. Ici, les espèces ne sont pas groupées en compartiments suivant la composition de leur régime comme dans les modèles Ecopath (Christensen et Pauly, 1992) mais la biomasse totale est distribuée en classes définies par leur TL. Ce choix de modélisation est plus proche d'un modèle de flux d'énergie (p. ex. Gascuel, 2005) et permet une plus grande flexibilité pour représenter les relations trophiques au sein du réseau. Le coefficient M1 est le taux de mortalité naturelle hors prédation mais pourrait également prendre en compte les changements ontogéniques possibles des espèces avec l'âge, c.-à-d. le passage d'une composante trophique à l'autre au cours de leur vie (Section 3.5). Les composantes trophiques représenteraient alors un compartiment regroupant différentes espèces selon leur âge. Dans ce cas, les

équations de croissance estimées seraient discutables. Cependant, il est vraisemblable que les dynamiques globales du système demeureraient du même ordre de grandeur et que les résultats généraux obtenus seraient peu modifiés, compte tenu de l'importance de la mortalité par prédation par rapport aux changements ontogéniques. Au sein d'une composante trophique, un profil moyen est affecté aux espèces, devant représenter la variabilité intra et interspécifique. La composition spécifique de chaque classe demeure cependant essentielle et l'utilisation de différents jeux de paramètres (ζ , ψ et θ) doit ainsi permettre de représenter des écosystèmes ayant des compositions spécifiques différentes.

Dans le modèle, le recrutement de chaque composante trophique est supposé indépendant de l'abondance des autres classes trophiques en interaction. Dans la nature, le recrutement des poissons dépend en effet principalement de l'environnement physique et de la productivité primaire (Cushing, 1982 ; Cury et Roy, 1989 ; Platt et al., 2003), bien que la prédation puisse jouer un rôle parfois important dans les processus de recrutement (Walters et Kitchell, 2001). Par ailleurs, l'abondance du niveau trophique 1 correspondant essentiellement au phytoplancton (plus algues et détritus) est supposée non limitante dans le réseau trophique. L'analyse se focalise principalement sur la partie exploitée de l'écosystème et les réseaux trophiques marins pélagiques sont caractérisés par un faible couplage entre le phytoplancton et les herbivores (Micheli, 1999). Le recrutement dans le simulateur est donc considéré comme un recrutement moyen permettant la réalisation de prévisions à long terme comme dans les analyses courantes de rendement par recrue (Section 1.3.1). Simuler un recrutement variable pour certaines des composantes trophiques, dû à des changements du climat par exemple (Watters et al., 2003), et estimer ses effets sur le réseau trophique pourrait être réalisé avec le modèle mais dépasserait largement les objectifs de l'analyse.

Au sein du simulateur, les paramètres de mortalité par prédation sont supposés constants à tous les âges de chaque composante trophique. Ceci constitue une hypothèse forte et peu réaliste de la présente étude. Une telle simplification est généralement faite dans les modèles courants d'évaluation de stock à propos de la mortalité naturelle (Section 1.3.1). De la même manière, nous avons choisi de considérer une mortalité par pêche constante pour toutes les tailles d'une composante trophique donnée, associée à une courbe de sélectivité spécifiant uniquement les composantes préférentiellement ciblées par la pêche. Ces choix permettent de grandement simplifier le système étudié et de s'appuyer sur le modèle classique et bien connu de Beverton et Holt (1957). Ajouter de la complexité via des taux de mortalité par prédation différents, basés sur des préférences de taille par exemple, nécessiterait de définir de grandes matrices de paramètres (p. ex. matrice de préférence trophique) empiriques, et diminuerait considérablement l'intérêt générique du modèle.

4.4.2 Effets de la pêche

Les caractéristiques de croissance de chaque composante trophique impliquent une plus grande sensibilité des hauts TL à la surexploitation de croissance que les bas TL, pour une mortalité par pêche similaire. De fait, les hauts TL présentent une croissance plus lente due au paramètre de croissance (K) et à la longueur asymptotique (L_{∞}) estimés via FishBase, et à une durée de vie plus longue. Les modèles de régression linéaires utilisés expliquent une faible part de la variance mais expriment l'idée simple et robuste que les hauts TL affichent des tailles plus grandes et une croissance plus lente que les bas TL. Dans les écosystèmes marins, les espèces plus grandes à maturité tardive sont moins capables de soutenir un taux de mortalité par pêche donné, que celles plus petites à maturité plus précoce (Jennings et al., 1998). La position trophique et la taille étant corrélées au niveau de la communauté (Jennings et al., 2001b), les hauts TL semblent donc plus vulnérables à l'exploitation que les bas TL (Roberts et Hawkins, 1999).

4.4.3 Contrôle top-down et prédation

Bien qu'il soit difficile d'établir des liens clairs lorsque plusieurs proies et prédateurs sont concernés (May et al., 1979 ; Cox et al., 2002), il a été montré par méta-analyse que les prédateurs peuvent supprimer les TL plus bas dans les réseaux trophiques océaniques comme ils le font dans les lacs, les rivières et les eaux côtières (Worm et Myers, 2003). Observé dans plusieurs écosystèmes, le contrôle top-down apparaît ainsi être un patron général du fonctionnement des écosystèmes marins (Cury et al., 2003). Les simulations illustrent le fait que les hauts TL sont peu sujets à la prédation, et par conséquent que leurs fonctions de production sont relativement insensibles aux changements de l'intensité de contrôle top-down. D'un autre côté, les bas TL présentent des fonctions de Y/R très variables selon le niveau de prédation simulé dans le système, compte tenu de l'importance de la mortalité par prédation s'exerçant sur ces composantes. Ainsi, un paramètre essentiel déterminant les patrons observés semble être la part relative de la mortalité par prédation sur la mortalité totale subie par une classe trophique.

Les simulations portant sur une intensité de prédation croissante mettent en évidence des changements de biomasse de plus en plus importants au sein de l'écosystème. La biomasse totale est en effet dominée par les bas TL dont les variations d'abondance sont grandement dépendantes de la mortalité par prédation. Le choix d'un schéma d'exploitation ciblant principalement les TL intermédiaires et hauts ($TL > 3$) peut conduire à une augmentation de la biomasse totale de l'écosystème et du MTL_B , du fait d'un relâchement de prédation sur certains TL situés dans le bas du réseau trophique. Les écosystèmes caractérisés par des hauts niveaux de prédation semblent donc être plus

résistants à la surexploitation, du point de vue de B_{tot} et de MTL_B , du fait d'un effet de compensation plus fort lié au relâchement de prédation. Cette résistance se manifeste également pour les captures totales qui tendent à être plus importantes lorsque l'intensité du contrôle top-down augmente. En revanche et de manière assez logique, la diminution du MTL_Y semble accentuée par l'intensité de prédation dans le système. Certains TL intermédiaires bénéficient en effet d'un relâchement de prédation qui favorise leur production et l'augmentation de leur part dans les captures totales. Pour cette raison, l'évolution du MTL_Y peut être particulièrement marquée lorsque la pêche cible à la fois des prédateurs dans les hauts TL et leurs proies dans les TL intermédiaires. L'observation d'une diminution de MTL_Y au niveau des captures est associée dans certains cas à une augmentation du MTL_B à l'échelle de l'écosystème. Ce décalage entre MTL_Y et MTL_B dépend principalement de la sélectivité choisie et de la distribution de biomasse dans le système. Il est dû à l'augmentation importante de l'abondance de composantes trophiques non exploitées par relâchement de prédation.

Le paramètre ζ utilisé pour simuler les divers degrés de contrôle top-down est relié à l'efficacité spécifique d'assimilation (A). De hautes valeurs de ζ correspondent en fait à de faibles valeurs d'efficacité et à un fort contrôle top-down (et réciproquement). Les simulations conduites avec des Q/B constants ou variables conduisent de manière globale à des résultats qualitatifs identiques. Le recours à un Q/B variable apparaît plus cohérent avec les hypothèses inhérentes au choix du modèle de croissance de Von Bertalanffy, et implique un contrôle top-down plus fort. Il nécessite cependant l'ajout du paramètre A , supposé constant pour tous les niveaux trophiques. Deux effets opposés ont lieu dans les simulations lorsqu'une composante trophique se nourrissant sur une autre composante est pêchée : une diminution de la mortalité par prédation quand l'abondance du prédateur diminue, limitée dans le même temps par une augmentation de la mortalité par prédation due à l'augmentation du Q/B des prédateurs restants. Dans la nature, les effets de structure d'âge peuvent ainsi réduire l'ampleur du contrôle top-down, bien que ce phénomène de compensation au niveau de la population doive être peu important par rapport aux effets de diminution de biomasse des prédateurs.

4.4.4 Contrôle bottom-up et croissance

Le contrôle bottom-up est supposé expliquer de nombreuses observations de fluctuations de populations de prédateurs suivant les changements d'abondance de leurs proies (Cury et al., 2000). Les systèmes où ce type de contrôle prédomine sont supposés dépendre principalement des producteurs primaires. Ici, ce contrôle est considéré dans son acception générale, c.-à-d. l'abondance des proies dirige l'abondance des prédateurs, et ne se restreint pas aux producteurs primaires. En effet, une perturbation de type bottom-up des

écosystèmes marins se définit comme une altération de la disponibilité des ressources (Micheli, 1999). Bien que ces effets soient relativement intuitifs lorsque l'on s'intéresse aux effets des nutriments sur l'abondance du phytoplancton, le lien n'est pas direct si on se réfère à un effet au niveau de TL plus élevés, entre les petits pélagiques et leurs prédateurs par exemple. Définir clairement et identifier la part relative des composantes du contrôle bottom-up qui peut agir à différentes échelles de temps semble une tâche nécessaire à entreprendre pour mieux comprendre ses effets sur le réseau trophique. Bien que la disponibilité en nourriture n'affecte pas directement la croissance d'un individu, elle peut la modifier via ses réserves énergétiques (Kooijman, 2000). Ceci est simulé dans le modèle par une fonction empirique de type puissance, qui modifie la croissance du prédateur selon l'abondance de ses proies dans le système. La fonction est censée représenter un gain en énergie lié à une diminution du temps de recherche lorsque l'abondance de proie augmente. Par opposition, une diminution de la nourriture dans le milieu peut augmenter les coûts énergétiques liés à la chasse, la localisation et la capture des proies, conduisant ainsi à des effets prononcés sur l'efficacité de croissance (Ryther, 1969). En dépit de la différence dans la formulation mathématique utilisée, une approche similaire a été adoptée dans la version étendue de la MSVPA (Gislason, 1999). Ne pas considérer les effets de l'abondance de proie sur le recrutement demeure un choix de modélisation. Il conduit à des résultats plus directs et permet d'éviter une plus grande complexité, nécessitant de nouvelles hypothèses et plus de paramètres dans le simulateur. Comme mentionné auparavant, le modèle est ainsi basé sur l'hypothèse forte que le recrutement est principalement déterminé par l'environnement plutôt que par des processus de prédation.

Lorsque la production primaire est supposée non limitante dans le système et que l'exploitation cible principalement les hauts TL, la biomasse totale de l'écosystème, dominée par les bas TL, est peu affectée par des différences d'intensité du contrôle bottom-up. En revanche, les simulations mettent en évidence que les hauts TL sont les composantes les plus affectées par ce type de contrôle lorsque leurs proies sont également l'objet d'une exploitation commerciale. C'est pourquoi les systèmes dominés par un contrôle bottom-up apparaissent comme plus sensibles à la surexploitation. Ceci s'observe notamment au niveau des captures (Y_{tot}), qui suggèrent un état de surexploitation plus précoce lorsque l'intensité du contrôle bottom-up augmente. En revanche, l'indicateur MTL_Y n'évolue pas dans le même sens. Du fait de phénomènes d'ajustement entre contrôle bottom-up et prédation, le MTL_Y diminue moins vite sous la pression de la pêche pour des valeurs croissantes de ψ .

En résumé, l'équilibre entre les contrôles top-down vs. bottom-up définit les fonctions de production de chaque composante selon leur position dans le réseau trophique. La pêche modifie cet équilibre et semble faire transiter le fonctionnement de l'écosystème vers un contrôle bottom-up en supprimant les prédateurs majeurs et altérant les relations

consommateur-ressource. La prédation étant supposée favoriser la stabilité, la pêche pourrait conduire à des systèmes dominés par des contrôles de type bottom-up, devenant ainsi plus dépendants de la variabilité climatique et plus sujets à la surexploitation. La spécification de l'importance relative de chaque processus devrait aider à comprendre les dynamiques des écosystèmes et leurs réponses à la pêche.

4.4.5 Omnivorie et cascades trophiques

Un point fondamental pour l'analyse des relations prédateur-proies réside dans la définition de la préférence trophique qui affecte considérablement les dynamiques au sein du système, et modifie *in fine* les fonctions de production de chaque composante trophique. En se basant sur la théorie de la niche écologique dans laquelle les relations de niche sont modélisées par des courbes en « forme de cloche » (May, 1976), nous avons choisi des distributions normales pour modéliser la préférence trophique de chaque classe. Les fonctions permettent l'existence de cannibalisme trophique, de boucles, d'omnivorie et de prédation sur les niveaux trophiques supérieurs dans de faibles proportions (Williams et Martinez, 2000). Au sein de cette « fenêtre de proies » théorique, la prédation dans le modèle ne dépend que de la biomasse disponible des proies et aucun terme de vulnérabilité n'est pris en compte. Les fonctions de préférence trophique sont supposées constantes et calibrées par rapport à la situation à l'état vierge. Elles sont ainsi dépendantes de la distribution de biomasse, qui semble grandement varier entre différents types d'écosystèmes (Fig. 4.18).

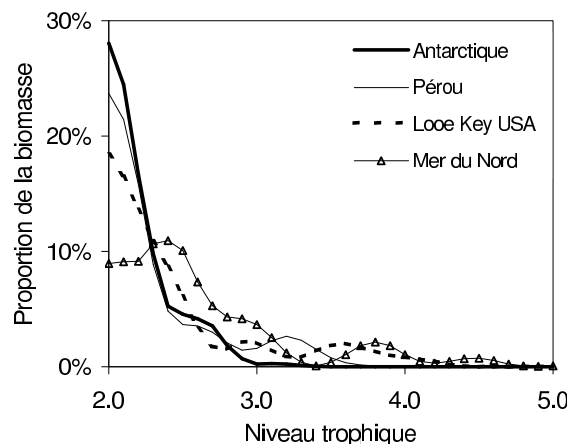


Fig. 4.18 – Spectres trophiques de biomasse estimés à partir des données de biomasses et de niveaux trophiques issus d'applications du modèle Ecopath (Source : <http://www.Fishbase.org>).

A l'échelle des composantes trophiques, le caractère omnivore des écosystèmes a un impact sur les effets de surexploitation en diminuant la mortalité par prédation s'exerçant sur elles. Aussi les bas TL, dont la mortalité par prédation peut être très importante, semblent particulièrement affectés par les variations du degré d'opportunisme. Par conséquent, les variations de B_{tot} peuvent être considérables dans des écosystèmes très spécialistes, du fait de modifications de prédation s'opérant dans les bas TL. L'augmentation de l'écart type des fonctions de préférence trophique, simulant une omnivorie croissante, amortit les effets top-down et bottom-up ainsi que les variations de production primaire, en les diffusant au sein du réseau trophique. L'omnivorie apparaît comme un facteur essentiel qui détermine la résistance des écosystèmes à la surexploitation, ceci étant notamment observé via les indicateurs utilisés dans l'analyse. Les réseaux décrits par un degré d'omnivorie important et de nombreuses interactions de faible intensité semblent ainsi favoriser la stabilité du système (Shin et Cury, 2001). Des études empiriques (Fagan, 1997 ; McCann et al., 1998) et théoriques se focalisant sur les dynamiques de courtes chaînes trophiques (McCann et Hastings, 1997 ; Emmerson et Yearsley, 2004), ont en effet montré que l'omnivorie et l'existence d'interactions faibles favorisent la stabilité locale et globale des systèmes.

Les cascades trophiques se définissent comme des effets prédateurs-proies réciproques qui altèrent l'abondance, la biomasse ou la productivité d'une population, communauté ou d'un niveau trophique sur plus d'un maillon du réseau trophique (Pace et al., 1999). La simulation de cascades trophiques avec le modèle n'est pas directe car le système ne se compose pas d'une simple chaîne linéaire mais représente un réseau trophique complexe avec de multiples liens, chaque composante trophique ayant une large gamme de proies. Les cascades trophiques simulées sont particulièrement importantes dans le cas de fonctions de préférence trophique étroites, c.-à-d. pour un degré d'omnivorie faible. En effet, les cascades trophiques peuvent être amorties ou éliminées par de nombreux mécanismes compensatoires tels que l'omnivorie et la complexité des réseaux trophiques (Micheli, 1999 ; Pace et al., 1999). Elles ont été simulées (Harvey et al., 2003 ; Gascuel, 2005) et observées dans des écosystèmes marins (p. ex. Pinnegar et al., 2000 ; Jackson et al., 2001) bien qu'elles y soient moins fréquemment observées que dans les lacs. La prédation dans les réseaux trophiques marins étant essentiellement basée sur la taille des proies (Kerr, 1974) et opportuniste, les fonctions de préférence trophique doivent être très larges dans la nature, particulièrement dans les milieux pélagiques. Observer une cascade trophique nécessite ainsi des conditions spécifiques, devant être peu courantes dans les écosystèmes marins.

4.4.6 Indicateurs : quels enseignements du modèle ?

Le modèle de simulation a été utilisé afin d'explorer l'influence de différents modes de fonctionnement des écosystèmes sur leurs réponses à la pêche, quantifiées au travers d'indicateurs basés sur des données de biomasses et de captures. Les réponses au niveau global émergent du comportement des fonctions de production des différents compartiments constituant le réseau trophique. L'évolution des indicateurs s'avère ainsi grandement dépendante des caractéristiques de l'écosystème et parfois contre-intuitive, compte tenu de la complexité des relations trophiques et de la dimension sélective de la pêche.

Les spectres trophiques de biomasse exprimés en fonction d'une pression globale de pêche sont utiles pour visualiser quelles composantes trophiques sont principalement affectées par l'exploitation, et rechercher des contrôles top-down et bottom-up. L'existence d'un contrôle top-down apparaît plus aisée à détecter dans des situations de faible omnivorie, c.-à-d. de spécialisme trophique, de forte sélectivité de la pêche sur certaines composantes du réseau trophique, et de forte intensité de prédation. En dépit des difficultés d'échantillonnage et du manque de connaissances sur les espèces présentes dans les bas niveaux trophiques, la construction de spectres trophiques de biomasse dans certains écosystèmes pourrait notamment s'appuyer sur les jeux de données utilisés pour estimer les spectres de taille, et les relations entre la taille et le niveau trophique des organismes, quantifiées à l'échelle des communautés (p. ex. Jennings et al., 2002c). L'utilisation de spectres trophiques, basés sur des indices d'abondance issus de campagnes scientifiques, a ainsi permis de suggérer une régulation de la communauté démersale du Sénégal par un contrôle de type top-down (Laurans et al., 2004). En complément, les spectres trophiques de captures permettent de décrire les modifications affectant les captures et éventuellement d'observer des contrôles top-down. L'interprétation de spectres comparés entre périodes de temps à partir de données observées dans des pêcheries et non d'un indicateur d'intensité de pêche, est cependant difficile car les variations entre spectres peuvent être le fait de changements de ciblage de la pêcherie et/ou d'améliorations technologiques au cours du temps par exemple, plutôt que de réels processus de régulation prenant place au sein des écosystèmes sous-jacents.

De la même façon, l'indice FIB, calculé comme un indicateur des effets de la pêche, est exprimé dans la présente étude en fonction de la mortalité par pêche et non du temps. Ceci nécessiterait pour une application à des cas réels de disposer d'un indicateur de l'intensité de pêche à l'échelle de l'écosystème (Dulvy et al., 2004 ; Daan et al., 2005b), et permettrait ainsi d'avoir une relation plus directe entre les changements de composition trophique des captures et la pression de pêche. Les valeurs positives estimées pour l'indice FIB ne correspondent pas aux valeurs généralement calculées dans des écosystèmes réels car l'indice est ici défini par rapport à une situation de référence proche

de l'état vierge. Les évolutions de l'indice montrent généralement pour les scénarii de simulation de surexploitation une diminution du FIB à partir d'une valeur de mortalité par pêche d'environ 0,3. Le déclin du FIB en fonction de F semble plus précoce dans des écosystèmes caractérisés par un contrôle bottom-up plus intense. En revanche, dans la simulation de référence, le FIB ne décroît pas lorsque l'intensité de pêche augmente. La diminution de la part des hauts niveaux trophiques due à leur surexploitation est alors compensée par des captures plus importantes dans les bas TL dont la biomasse est très importante. Le modèle suppose ainsi que les pêcheries ciblent peu les bas TL, mais que toute leur biomasse est accessible et exploitable. En réalité, une part majeure des bas niveaux trophiques ($TL < 3,0$) demeure inexploitée pour des raisons techniques et commerciales. Dans ce cas, les valeurs de l'indice FIB, observées dans les ZPE par exemple (Section 3.3), reflètent des phénomènes de compensation entre les captures réalisées au niveau de la biomasse exploitable et non pour l'ensemble de la biomasse de l'écosystème.

Dans tous les cas de figure considérés et du fait de la sélectivité par la pêche des hauts niveaux trophiques, le niveau trophique moyen des captures (MTL_Y) diminue lorsque la pression de pêche s'intensifie. La diminution du niveau trophique moyen des captures semble plus marquée lorsque le contrôle top-down est plus intense et le contrôle bottom-up plus faible. Certaines simulations montrent par ailleurs qu'il existe des valeurs de mortalité par pêche à partir de laquelle l'indice présente un plateau. Dans les simulations présentées et de manière contre-intuitive, le niveau trophique moyen de la biomasse (MTL_B) augmente généralement avec la pêche. Ceci s'explique vraisemblablement par la paramétrisation de la sélectivité et des fonctions de préférence trophique (spécialisme important dans les bas niveaux trophiques), qui génèrent un phénomène de cascade trophique et une augmentation de la biomasse des TL compris entre 2,3 et 2,8 associée à une diminution des TL compris entre 2,0 et 2,3. La complexité du réseau trophique, les caractéristiques de fonctionnement de l'écosystème et le diagramme d'exploitation des pêcheries peuvent ainsi induire des réponses des indicateurs différentes entre systèmes et parfois non triviales. De même, la biomasse totale (B_{tot}) peut augmenter sous l'influence de la pêche lorsque des phénomènes de relâchement de prédation sur les biomasses importantes des bas niveaux trophiques se font sentir. L'indicateur B_{tot} présente de plus des tendances non linéaires marquées par des effets de seuil, qui montrent que la définition de directions de référence pour les indicateurs doit être envisagée selon les caractéristiques de l'écosystème étudié et éventuellement être modifiée en fonction des connaissances nouvellement acquises sur leur fonctionnement.

4.4.7 Éléments de réflexion pour les fonctions de production du Finistère

Bien que le modèle d'équilibre général calculable (MEGC) n'ait pu être mené à terme, il est quand même intéressant de définir quels sont les enseignements à tirer du simulateur pour construire des fonctions de production intégrant des interactions trophiques. En ciblant préférentiellement les hauts niveaux trophiques, la pêche modifie en effet les courbes de production (Y/R) des différents compartiments du réseau trophique, cette modification étant dépendante des caractéristiques de fonctionnement des écosystèmes et du schéma d'exploitation mis en œuvre. Les fonctions de production des hauts niveaux trophiques sont logiquement peu affectées via les relations trophiques puisque leurs prédateurs sont peu nombreux et caractérisés par des taux de consommations (Q/B) faibles. Néanmoins, les niveaux de production des hauts TL diminuent pour une mortalité par pêche donnée lorsque le contrôle bottom-up s'intensifie, du fait de la diminution de la biomasse de leurs proies induite par la pêche. Ce contrôle des proies sur leurs prédateurs dépend donc en particulier de la gamme de niveaux trophiques exploités au sein de l'écosystème.

Les fonctions de production des niveaux trophiques intermédiaires peuvent être considérablement modifiées par la pêche car elles sont à la fois dépendantes de la mortalité par prédation exercée par l'ensemble de leurs prédateurs et de la disponibilité en proies. La suppression de leurs prédateurs par la pêche, entraînant une augmentation des niveaux de production pour une mortalité par pêche donnée, semble cependant généralement dominer le contrôle bottom-up. Ceci s'explique dans le simulateur car ce type de contrôle est uniquement considéré par un effet de la disponibilité en proies sur la croissance, effet généralement faible au regard des conséquences de modifications des taux de mortalité par prédation. Selon la sélectivité de la pêche et les fonctions de préférence trophique considérées, les niveaux trophiques intermédiaires peuvent dans certains cas bénéficier d'une augmentation de la biomasse des bas niveaux trophiques, qui se cumule alors au relâchement de prédation des hauts niveaux trophiques exploités, et entraîne *in fine* une augmentation des rendements pas recrue.

Les bas niveaux trophiques sont principalement affectés par les niveaux intermédiaires car la biomasse de phytoplancton est supposée non limitante et que les fonctions de préférence trophique sont étroites dans la partie basse du réseau trophique. Peu exploités, les bas TL ont des rendements très faibles qui peuvent fortement varier selon la paramétrisation du modèle. En effet, la biomasse de leurs prédateurs est importante, présente des taux de consommation (Q/B) élevés, et peut augmenter ou diminuer suivant la sélectivité des pêcheries et le degré d'omnivorie du système. Le contrôle top-down semble ainsi favoriser un plus grand relâchement de prédation sur les TL compris entre

2,3 et 2,8 (rendements par recrue plus élevés), et provoque par conséquent une diminution des rendements par recrue des TL compris entre 2,0 et 2,3. Le contrôle bottom-up ne modifie pas les fonctions de production des bas niveaux trophiques dans le simulateur car la biomasse des producteurs primaires est généralement supposée constante. Ceci constitue évidemment un choix de modélisation et les simulations portant sur la variation de production primaire mettent en effet en évidence des modifications importantes des fonctions de production des bas niveaux trophiques.

Compte tenu de notre manque de connaissance sur le réseau trophique du plateau celtico-gascon, il semble nécessaire d'adopter une démarche empirique pour intégrer ces différents résultats aux fonctions de production spécifiées pour les stocks du Finistère. L'objectif est ainsi de simuler différents scénarii de fonctionnement de l'écosystème (variation des contrôles top-down, bottom-up et de l'omnivorie) afin de tester leur impact sur les résultats économiques issus du MEGC. Pour ce faire, un formalisme est adopté de manière à modifier les valeurs des paramètres des fonctions de production (r , taux intrinsèque de croissance et K , capacité biotique), et ainsi proposer des modèles alternatifs pour les stocks exploités par les pêcheries finistériennes (cf. Chapitre 5).

4.5 Conclusion du chapitre

Les modèles de dynamiques des populations marines exploitées constituent des outils essentiels pour expliquer et prévoir les variations d'abondances observées dans les écosystèmes naturels. Bien que les approches courantes d'évaluation demeurent monospécifiques, le développement de modèles toujours plus complets témoigne de la reconnaissance progressive du besoin d'une perception plus globale des ressources marines, dont les dynamiques sont intimement liées à leurs environnements biotique et abiotique (cf. Chapitre 1). En dépit de leur caractère non opérationnel, les modèles multispécifiques et écosystémiques, majoritairement centrés sur les relations prédateurs-proies, ont permis des progrès considérables dans la compréhension de la structure et des fonctions des systèmes naturels complexes (Section 1.3). Dans ce sens, le modèle de réseau trophique proposé dans ce chapitre correspond à une approche complémentaire, pour explorer des hypothèses sur le fonctionnement des écosystèmes marins. Les propriétés du système et les patrons émergents peuvent ainsi être utilisés pour questionner notre connaissance du monde « réel ». La simplicité des hypothèses du modèle et l'estimation des principaux paramètres à partir de relations empiriques dérivées de larges ensembles de données issues de FishBase, en font un outil générique dont la plupart des résultats sont en concordance avec ceux obtenus par Gascuel (2005), dont le modèle de flux est pourtant basé sur des principes et hypothèses très différents (Section 1.3.3). En particulier, le simulateur montre que les relations trophiques apparaissent être des facteurs majeurs déterminant

la production et la stabilité des écosystèmes. Néanmoins, ces relations sont dépendantes de la disponibilité en proies et des caractéristiques des espèces (Section 3.5). La mise en place d'une approche écosystémique des pêches (AEP) requiert donc d'analyser en routine les relations trophiques afin d'améliorer notre perception de la variabilité spatio-temporelle du réseau trophique, intimement liée au fonctionnement de l'écosystème. Certains des processus majeurs responsables de ces contrôles sont liés aux transferts d'énergie prenant place au sein du réseau trophique et sont directement dépendants des besoins énergétiques aux niveaux de l'individu et de la population. Le manque de connaissance sur de nombreux paramètres énergétiques appelle à des études dans ce domaine afin de réconcilier les modèles traditionnels de dynamiques de populations et les analyses de réseau trophique. En altérant les relations consommateur-ressource, la pêche peut entraîner des modifications des fonctions de production qui se transmettent via les interactions de prédation, et apparaissent très variables selon la position trophique de la composante considérée. Ces variations des potentiels de production du fait de la pêche et des propriétés des écosystèmes ont des répercussions directes sur les captures réalisées par les flottilles, et peuvent avoir au final des impacts importants sur l'économie locale de certaines régions où la pêche représente une activité économique majeure.

Synthèse - Chapitre 4

Un modèle théorique de réseau trophique est développé pour explorer le fonctionnement des écosystèmes marins et les effets de la pêche. Un écosystème virtuel est représenté par un ensemble de composantes trophiques interagissant par prédation. La croissance de chaque composante est déterminée par le modèle de Von Bertalanffy (1938), calibré à partir de FishBase. Le modèle à taux constants de Beverton et Holt (1957) est utilisé pour suivre les biomasses de chaque « cohorte trophique », et les captures réalisées par une pêcherie ciblant préférentiellement les hauts niveaux trophiques (TL). Des relations stock-recrutement empiriques assurent le renouvellement des « cohortes ». La prédation entre composantes trophiques est définie via des fonctions de préférence trophique, qui hiérarchisent les relations et supposent une augmentation de l'omnivorie avec le TL. Trois caractéristiques essentielles de fonctionnement sont considérées : les intensités des contrôles top-down et bottom-up et le degré d'omnivorie du système. Dans un premier temps, la variabilité des fonctions de production des différentes composantes du réseau est décrite en fonction des caractéristiques simulées. Dans un second temps, les réponses de l'écosystème à la pêche sont quantifiées via des indicateurs basés sur les données de captures et de biomasse.

Les fonctions de production sont généralement affectées par la pêche à des degrés variables, selon leur position au sein du réseau trophique et les caractéristiques écosystémiques simulées. Au niveau global, la réponse des écosystèmes à la pêche est une propriété émergente de la réponse des différentes composantes du réseau trophique. Le contrôle top-down favorise une certaine résistance à la pêche, du fait de phénomènes de relâchements de prédation. Une forte intensité de prédation peut néanmoins provoquer une variabilité importante de la biomasse totale du système. Lorsque des prédateurs et leurs proies sont exploités simultanément, le contrôle bottom-up accélère les états de surexploitation écosystémique. L'augmentation de l'omnivorie semble amortir les effets top-down et bottom-up, ainsi que les variations de production primaire, en les propageant au sein du réseau trophique. L'évolution des indicateurs apparaît grandement dépendante du schéma d'exploitation en place et des caractéristiques des écosystèmes.

L'approche adoptée offre un cadre générique de modélisation permettant d'obtenir des patrons observés dans des écosystèmes réels, ou simulés avec d'autres modèles pour des cas d'étude spécifiques. Dans ce sens, le modèle de simulation est un outil puissant pour émettre des hypothèses sur la structure et le fonctionnement des systèmes naturels. L'identification et la quantification des facteurs responsables des contrôles top-down, bottom-up et de l'omnivorie constituent des enjeux majeurs, afin d'améliorer notre connaissance des impacts de la pêche sur les écosystèmes marins exploités.

Chapitre 5

Coupler économie et biologie – Développement d'un MEGC pour le secteur pêche du Finistère

« Les idées justes ou fausses, des philosophes de l'économie et de la politique ont plus d'importance qu'on ne le pense en général. À vrai dire, le monde est presque exclusivement mené par elles. Les hommes d'action que se croient parfaitement affranchis des influences doctrinales sont d'ordinaire les esclaves de quelque économiste passé ».

J.M. Keynes

Sommaire

5.1	Introduction	241
5.2	Données du MEGC : la matrice de comptabilité sociale	242
5.2.1	Analyses en termes d'input/output	242
5.2.2	Construire la matrice de comptabilité sociale	246
5.3	Un modèle d'équilibre général calculable appliqué au secteur des pêches	250
5.3.1	Modélisation en équilibre général	250
5.3.2	Le modèle PECHDEV	253
5.4	Scénarii de simulations envisagés	257
5.4.1	Analyser des politiques de gestion	258
5.4.2	Variabilité des fonctions de production biologique	259
5.5	Discussion	261
5.5.1	Une difficulté majeure : les données	261
5.5.2	Politique des pêches	262
5.5.3	Scénarii écologiques	264

5.5.4	MEGC et AEP	264
5.6	Conclusion du chapitre	265
	Synthèse - Chapitre 5	267

5.1 Introduction

Nous avons vu que l'Approche Écosystémique des Pêches (AEP) a pour principe de considérer l'Homme comme faisant partie intégrante de l'écosystème, et pour objectif de garantir son bien-être. Pour cette raison, la prise en compte de la dimension socio-économique de la pêche se révèle être un facteur déterminant lors de la mise en place de mesures de gestion. La diminution de quotas de certains stocks par exemple, n'affecte pas uniquement les producteurs en modifiant les quantités de poisson qu'ils pêchent, mais peut également avoir des répercussions importantes sur d'autres secteurs de l'économie régionale. Ceci se fait via les effets économiques directs et indirects induits par la pêche, dont l'estimation s'avère généralement complexe (p. ex. Boude, 1996 ; Lesueur et Boude, 2005).

Les modèles usuels de mesure des effets économiques des activités halieutiques sur les autres secteurs économiques d'une région s'appuient pour l'essentiel sur les méthodes dites input/output. Utilisés dans le cadre d'études au niveau européen (DG Fisheries, 1992 ; Cofrepêche, 2000), ces modèles ont montré, de par leur simplicité d'utilisation, leurs avantages, mais aussi et surtout leurs limites car les hypothèses fortes sur lesquelles ils se basent ne leur permettent pas de représenter le fonctionnement réel d'une économie. Encore très peu appliquée au secteur des pêches, la modélisation en équilibre général permet de pallier aux limites principales des approches de type input/output (Gohin et al., 1998) et a été utilisée pour la simulation et l'élaboration de politiques économiques dans de nombreux domaines (p. ex. Commerce international, politique énergétique, environnement ; Schubert, 1993). Ces modèles constituent des instruments relativement flexibles de simulation qui ne se limitent pas au calcul des retombées économiques mais permettent de calculer les impacts économiques des chocs autant sur l'offre que sur la demande.

L'objectif principal du projet européen « PECHDEV » était ainsi de développer un modèle d'équilibre général calculable (MEGC) pour « rendre compte de la contribution des activités de la pêche et l'aquaculture au développement des régions côtières, ainsi que des interrelations que ces activités maritimes entretiennent avec les composantes des autres secteurs économiques de la région concernée ». Le modèle devait notamment être appliqué au département du Finistère en tant que région fortement dépendante de la pêche (cf. Chapitre 2). Bien que le projet n'ait pour l'instant pas été mené à son terme, ce chapitre a pour vocation à présenter les grands principes du modèle et la manière dont le lien est établi avec les fonctions de production des stocks, sans rentrer dans les détails techniques de modélisation économique. L'application du MEGC au Finistère doit ainsi s'appuyer sur les résultats du chapitre 2 qui a permis d'identifier les secteurs de production halieutique ainsi que les stocks d'intérêt commercial majeur

pour le Finistère, et également de proposer une fonction de production de type générique à implémenter dans le modèle. Les objectifs de ce cinquième chapitre de la thèse sont de présenter : 1) la matrice de comptabilité sociale (MCS) qui constitue le tableau de données à partir duquel le MEGC est calibré et qui sert de référence pour la comparaison avec les résultats de simulation 2) les principes généraux de fonctionnement du modèle dont le comportement des agents économiques qui définit la fonction d'optimisation du MEGC 3) le lien entre les fonctions de production biologique des stocks exploités et les facteurs de production de la région et 4) les différents scénarii envisagés à la fois en termes de mesures de gestion et en termes écologiques. Nous revenons à la fin de ce chapitre sur la contribution potentielle de ce type d'approche à l'AEP.

5.2 Données du MEGC : la matrice de comptabilité sociale

Les matrices de comptabilité sociale sont généralement dérivées des tableaux (ou matrices) input/output mais en généralisent les principes, c.-à-d. elles ne se limitent pas aux flux entre industries mais intègrent l'ensemble des transactions ayant lieu dans l'économie. Aussi, nous présentons dans un premier temps et de manière succincte les principes, intérêts et limites des tableaux input/output. Nous explicitons ensuite dans quelle mesure la matrice de comptabilité sociale correspond à une extension de ces approches avant de décrire¹ la MCS estimée pour le Finistère.

5.2.1 Analyses en termes d'input/output

5.2.1.1 Origine et principes

L'analyse input/output développée initialement par Leontief au cours des années 1930 (Leontief, 1936) s'appuie sur l'idée simple mais fondamentale que la production d'un bien nécessite des intrants. Depuis, de nombreuses applications basées sur cette méthode

¹Le travail d'élaboration de la matrice de comptabilité sociale du Finistère a été réalisé pour l'essentiel par P. Bernard de l'Université de Nantes et a fait l'objet d'une présentation orale à la XVI^e conférence de l'EAFE en Avril 2004 :

- Bernard, P. et Chassot, E. (2004). From Biology to Economy : development of a Computable General Equilibrium Model applied to the fishery sector. EAFE Conference, 5-7 April 2004, Rome, Italy.

ont été conduites dans une large gamme de domaines (cf. International Input-Output Association, <http://www.iioa.org>). Cette technique peut notamment être utilisée pour prédire les conséquences de modifications potentielles ou prévues de la demande d'un produit d'une région (p. ex. McGregor et McNicoll, 1992).

Par définition, la matrice input/output représente un équilibre général permettant de relier les activités de production, les facteurs de production et les institutions. Le degré de désagrégation des industries peut considérablement varier entre les modèles input/output. La figure 5.1 présente de manière schématique le fonctionnement d'un modèle régional input/output dans un cas simple où seulement les secteurs majeurs de l'économie sont considérés. Les flux représentés correspondent aux biens et services qui transitent d'un secteur à l'autre ; les paiements en argent pour ces biens et services vont dans la direction opposée. Le trait marque les limites de la région : les secteurs du gouvernement et du capital sont partiellement à l'intérieur et à l'extérieur de la région.

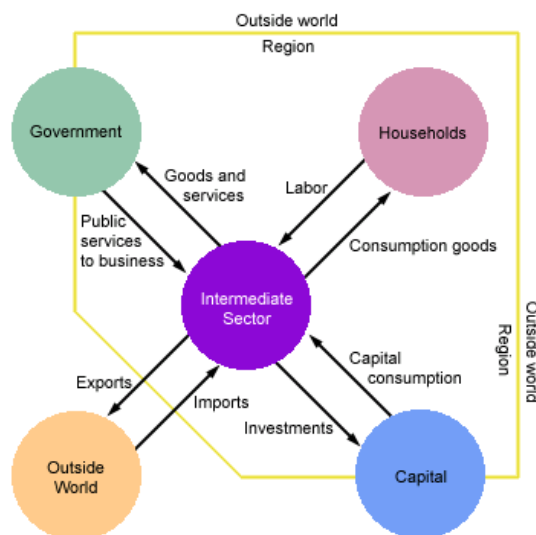


Fig. 5.1 – Schéma du fonctionnement d'un modèle régional input/output (extrait de Hoover et Giarratani, 1999).

Les secteurs majeurs de l'économie correspondent ainsi aux :

- *Secteur intermédiaire* – Activités commerciales privées, au sein de la région. Le secteur est séparé en activités ou industries individuelles (p. ex. construction, production minière, pêche),
- *Ménages* – individuels et familles résidant ou employés dans la région, considérés à la fois comme acheteurs de biens de consommation et services, et comme vendeurs, principalement de leur propre travail,
- *Gouvernement* – autorités locales et nationales, à la fois dans et hors de la région,

- *Reste du monde* – activités (autres que le gouvernement) et individus localisés hors de la région,
- *Capital* – le stock de capital privé de la région, incluant le capital fixe et les stocks.

La figure 5.1 peut être traduite sous la forme d'une matrice input/output (Tab. 5.1). Les cellules de la matrice correspondent alors aux flux de production exprimés en valeur (milliers d'euros par exemple) qui transitent au sein de l'économie de la région ou du pays pendant une année donnée, ainsi qu'avec l'extérieur (importations et exportations).

TAB. 5.1 – Forme simple d'une matrice régionale input/output avec quatre industries représentées (A-D) (repris de Hoover et Giarratani, 1999).

		<i>Secteurs intermédiaires</i>				<i>Secteurs de demande finale</i>				
		A	B	C	D	Mén.	Gouv.	Rdm	Capital	Total
Secteur inter. par industrie	A	300	400	100	500	1600	500	200	700	4300
	B	50	200	1000	300	100	200	100	900	2850
	C	1000	200	100	700	100	300	200	500	3100
	D	0	800	200	500	700	0	0	400	2600
<i>Secteurs primaires</i>										
Ménages		1900	300	1000	400					
Gouvernement		200	100	200	100					
Reste du monde		200	300	300	0					
Capital		650	550	200	100					
Total		4300	2850	3100	2600					

Les activités du secteur intermédiaire (A-D, Tab. 5.1) effectuent entre elles ou au sein d'une même activité des transactions financières ; chaque activité inclut en effet plusieurs entreprises pouvant produire différents types de biens. Par exemple, l'activité A achète pour une valeur de 300 000 € de produits à A et 50 000 € à B. Les ventes du secteur intermédiaire aux autres secteurs constituent les ventes de « demande finale ». À ce stade, les produits sont ainsi considérés dans leur forme finale ; ils ne sont plus destinés à un nouveau processus de transformation mais prêts à être utilisés comme produits d'exportation, de biens de consommation pour les ménages ou le secteur public, ou éventuellement pour être intégrés dans le stock de capital. Ils quittent alors la branche régionale d'activité de transformation. La partie des intrants pour la demande finale constitue « l'offre primaire » : le travail que les activités A-D consomment (A rétribue aux ménages 1 900 000 € en échange de leur travail), les autorités publiques (gouvernement), les importations (provenant du reste du monde) et le capital entrent alors dans le système de transformation régional pour la première fois.

L'ensemble des comptes de la matrice du tableau 5.1 montre uniquement les encaissements et les paiements pour les activités du secteur intermédiaire (Industries A-D), les transactions entre tous les autres secteurs étant ignorées. La matrice input/output ne permet donc pas de d'accéder aux revenus perçus par les emplois du gouvernement, les pensions, les propriétaires et les sources hors de la région n'y figurent pas. Le tableau ne comprend pas non plus la totalité des exportations et importations régionales de biens et de services, les transactions entre les ménages, le gouvernement et les secteurs du capital y étant omis.

5.2.1.2 Calcul de multiplicateurs

L'intérêt de la construction des matrices input/output ne se limite pas à la simple description des flux monétaires au sein de l'économie régionale. La quantification des inter-dépendances entre secteurs permet en effet de mesurer l'impact d'une variation de la demande finale sur le système étudié sur de courtes périodes de temps, via le calcul de multiplicateurs (Schaffer, 1999). Ceci suppose que la production de chaque bien est dirigée par la demande, et qu'il existe une surcapacité de production dans chaque secteur d'activité, c.-à-d. l'offre en facteurs de production est supposée parfaitement élastique. Sous ces hypothèses, un accroissement de la demande finale en un bien peut toujours être satisfait en augmentant la production des biens à prix inchangés. Les multiplicateurs de production par secteur et de revenus des ménages sont obtenus à partir du calcul de la matrice inverse. Celle-ci montre comment la production de chaque secteur est affectée pour un niveau donné d'augmentation de la demande finale, pour un secteur spécifique. Cet effet peut être estimé par un changement de la production (multiplicateur de production) ou de l'emploi (multiplicateur d'emploi). Des multiplicateurs de revenu peuvent également être estimés. Ils diffèrent des multiplicateurs de production en ce sens qu'ils ne se réfèrent pas aux effets directs et indirects de la production du secteur de transformation, mais uniquement à un effet des changements de revenu du secteur des ménages. En résumé, la matrice input/output complétée des multiplicateurs constitue un modèle simplifié de l'économie régionale permettant de prédire quel devrait être le niveau de production et/ou de recrutement de certaines entreprises de la région pour faire face à un doublement de la demande en langoustines fraîches par exemple.

5.2.1.3 Limites de l'approche

Les principales limites des méthodes input/output sont bien connues. Ces modèles supposent en particulier que les coefficients techniques de production sont fixes, c.-à-d. un doublement des outputs nécessite de doubler les inputs. Cette hypothèse restrictive s'op-

pose à la dynamisation du système mais peut être partiellement contournée en intégrant les progrès techniques annuels et en endogénéisant les investissements (Boude, 1996).

Par ailleurs, ces modèles ignorent en général l'existence de contraintes d'approvisionnement. Ils font l'hypothèse d'une surproduction de tous les facteurs du marché, toute augmentation de la demande étant satisfaite sans influencer les prix des facteurs. Cependant, une expansion rapide de la production d'un bien peut ne pas être possible à court terme, du fait d'un manque en inputs nécessaires. Les analyses input/output peuvent alors surestimer l'impact de chocs de la demande à court terme lorsque les régions sont soumises à des contraintes de capacité. En revanche, l'approche semble plus appropriée pour faire des prévisions à long terme puisque l'offre des facteurs est plus élastique pour une longue période de temps en raison des migrations de facteurs entre régions et des investissements, c.-à-d. des ajouts au stock de capital (Failler, 2003).

Une autre difficulté tient au découpage en branches de l'économie considérée, qui doit être suffisant pour permettre l'identification des pêcheries comme un secteur séparé des autres activités primaires, et également favoriser la différenciation des effets socio-économiques recherchés au niveau régional. Cependant, la faible importance des produits de la pêche dans l'économie implique de faire apparaître dans la matrice un grand nombre de produits. La finesse des données nécessaires apparaît alors généralement en décalage avec les données statistiques officielles disponibles (Boude, 1996).

5.2.2 Construire la matrice de comptabilité sociale

Les objectifs de la construction d'une MCS sont doubles : 1) organiser l'information portant sur la structure économique et sociale de la région d'étude et 2) fournir une situation de référence (dite de base) pour la création d'un modèle (King (1985) cité par Vargas et al. (1999)).

5.2.2.1 Extension des matrices input/output

La matrice de comptabilité sociale est une extension à l'ensemble de l'économie de la matrice input/output. Elle synthétise pour une année donnée et sous la forme d'une matrice carrée les flux comptables (transactions monétaires) correspondant aux achats et ventes de biens et services entre les différentes activités de production et consommation des agents économiques. Les lignes i représentent les recettes (ou ressources) et les colonnes j les dépenses ; l'élément général d'une MCS étant $T_{i,j}$, défini comme la dépense du compte j qui constitue la recette du compte i . La cohérence interne de nature

comptable d'une MCS est garantie par le fait que, pour chaque compte (k), la somme des recettes est égale à la somme des dépenses (Sadoulet et De Janvry, 1995) :

$$\sum_j T_{k,j} = \sum_i T_{i,k} \quad (5.1)$$

Les MCS sont dites cohérentes et complètes : cohérentes dans le sens où chaque dépense correspond à un revenu et complètes dans le sens où l'expéditeur et le récepteur de chaque transaction sont identifiés (Bourque, 2004). Les comptes généralement identifiés sont :

- le compte des activités,
- le compte des biens,
- le compte des facteurs de production (ou de la valeur ajoutée),
- le compte des marges commerciales,
- le compte des secteurs institutionnels,
- le compte de capital (investissements et épargne),
- le compte des relations avec l'extérieur.

Le tableau 5.2 présente un exemple de matrice de comptabilité sociale dans un cas très simple. Les comptes des marges commerciales et de capital n'y figurent pas. L'équilibre général est atteint lorsque chacun des totaux en ligne est égal au total correspondant en colonne (Piet, 2002).

De la même manière que les comptes input/output, les matrices de comptabilité sociale fournissent la structure complète des comptes des activités régionales fondées sur le marché et utilisent un système de double entrée comptable. En revanche, les comptes sociaux considèrent les ménages comme l'unité pertinente d'analyse et ajoutent un ensemble complet de comptes qui permettent de suivre comment les revenus des ménages sont générés et distribués (Vargas et al., 1999). Le terme « social » requiert ainsi que la matrice présente une désagrégation des comptes des ménages et des facteurs, afin de pouvoir appréhender des caractéristiques institutionnelles à un niveau plus fin que dans les matrices input/output (Round, 2003). Là où les tableaux input/output s'intéressent aux industries et à leurs relations avec la production régionale, les MCS étendent ces aspects à une plus grande gamme de mécanismes du marché associés à la création du revenu des ménages. Cet élément est particulièrement important dans les modèles d'équilibre général qui se focalisent à la fois sur les processus de production et sur les mécanismes économiques liés à l'offre des ménages, la demande en biens et les interactions gouvernementales (Vargas et al., 1999).

TAB. 5.2 – Structure simplifiée d'une matrice de comptes sociaux. Il y a équilibre général lorsque, $\forall i, Ci = Li$. Les cases vides ne sont pas renseignées car elles n'ont pas de signification (repris de Piet 2002).

	Activités	Biens	Facteurs	Institutions	Reste du monde	TOTAL
Activités		Production au prix du producteur		Subventions		L1
Biens	Consomm. intermédiaires			Consomm. finales & Subventions	Exportations	L2
Facteurs	Valeur ajoutée				Rémun. des facteur ext. utilisés dom.	L3
Institutions	Taxes	Taxes	Rémun. des dotations	Transferts	Transferts	L4
Reste du monde		Importations	Rémun. des facteurs dom. utilisés à l'ext.	Transferts		L5
TOTAL	C1	C2	C3	C4	C5	

5.2.2.2 La MCS comme outil d'analyse de politiques

Les MCS ont été employées dans une grande variété de situations afin de s'intéresser aux problèmes essentiels de structure économique et d'évaluation d'impacts (Vargas et al., 1999 ; Round, 2003). Elles peuvent en particulier être utilisées pour évaluer la contribution d'un secteur au développement socio-économique d'une région ou l'effet d'une politique sur une activité donnée. L'approche d'évaluation considère à la fois les effets directs d'une activité et les effets indirects, qui sont ressentis sur le reste du système économique via les interdépendances entre secteurs. Les impacts dus à une modification du niveau de production d'une activité et des secteurs qui lui sont reliés prennent en compte le rôle de la production, des consommations intermédiaires et finales, et de l'investissement. À notre connaissance, l'analyse des effets directs et indirects en recourant à des MCS a été appliquée une seule fois au secteur des pêches, pour évaluer les effets socio-économiques des politiques des pêches au sein de l'Union Européenne à une échelle sous-régionale, et via une « quasi-MCS » (Cella et al., 1996).

Le calcul des multiplicateurs se fait de manière similaire que dans le cas des modèles input/output, excepté que la matrice de multiplicateurs obtenue est fermée au regard de la distribution et de la consommation des revenus, et qu'elle décrit alors le flux circulaire

de revenus dans l'économie. La segmentation de la matrice des multiplicateurs en quatre composantes permet de décrire (Failler, 2003) :

- 1 – L'impact initial,
- 2 – La contribution nette des multiplicateurs d'effets des flux internes directs sur les comptes,
- 3 – La contribution nette des effets de circuit ouvert entre les comptes,
- 4 – La contribution nette des effets de circuit circulaire fermé entre les comptes.

Afin de clarifier le sens de ces quatre composantes, considérons une variation exogène de la demande, par exemple, une augmentation de la demande étrangère en produits de la pêche. La première composante du multiplicateur indique simplement de combien la production halieutique doit augmenter afin de satisfaire la demande. La deuxième composante mesure comment la production a augmenté dans toutes les autres industries, directement et indirectement, du fait de l'augmentation initiale de la production halieutique. La somme de ces deux composantes correspond au multiplicateur de production classique des approches input/output. La troisième composante quantifie l'augmentation de revenu des facteurs (p. ex. capital) et des agents économiques (p. ex. ménages), résultant de l'augmentation de production dans les différents secteurs. Cette variation de revenu correspond aux « effets de circuit ouvert » car elle renvoie à l'impact d'un seul compte (production dans ce cas) sur tous les autres comptes (facteurs, agents, ...) de la MCS. Pour finir, la quatrième composante mesure de combien la production va augmenter dans toutes les industries, en raison de l'augmentation de revenu des agents. Cette variation de production constitue les « effets de circuit fermé » (rétro-contrôle). De cette façon, les multiplicateurs calculés avec la MCS peuvent être utilisés pour étudier la façon dont une impulsion donnée à une composante du système va se répandre et atteindre toutes les autres composantes. Ces modèles constituent ainsi des outils analytiques utiles pour analyser les relations d'inter-dépendance économique entre les branches économiques d'un système.

Tout comme les modèles input/output, les multiplicateurs généraux de demande issus des MCS ne permettent cependant que d'analyser des effets de demande. Ils ne sont donc adaptés qu'à des situations keynésiennes caractérisées par des prix fixes, des capacités productives en excès dans tous les secteurs d'activité et l'absence de substitution à l'offre et à la demande. Ils ne permettent ainsi pas de représenter le fonctionnement réel d'une économie où les ajustements par les prix jouent un rôle majeur et où les possibilités de substitutions à l'offre et à la demande sont importantes (Gohin et al., 1998). C'est à l'inverse ce que permet de faire le MEGC.

5.3 Un modèle d'équilibre général calculable appliqué au secteur des pêches

5.3.1 Modélisation en équilibre général

La modélisation en équilibre général offre une alternative aux approches classique d'analyse régionale. Elle englobe les techniques basées sur les tableaux input/output et les MCS en rendant la demande et l'offre des biens et des facteurs dépendants des prix. Un MEGC simule ainsi le fonctionnement d'une économie de marché dans laquelle les prix et les quantités s'ajustent pour « solder » tous les marchés (équilibre économique). Le modèle spécifie le comportement d'optimisation des consommateurs et des producteurs, en intégrant le gouvernement comme un agent et en considérant toutes les transactions du flux circulaire de revenus (Vargas et al., 1999). La construction du modèle se déroule en sept étapes (Piet, 2002) : 1) dimensionnement 2) définition des processus 3) mise en forme des données de référence 4) calibrage 5) implémentation 6) réplication et 7) simulations.

5.3.1.1 Équilibres partiels et généraux

Les modèles d'équilibre partiel décrivent les liens directs entre certaines variables isolées, supposées sans interférence avec le reste de l'économie. Ils s'intéressent ainsi uniquement à un ou quelques marchés et ne représentent pas l'ensemble de l'économie. Ces modèles permettent de détailler un secteur en particulier, ceci favorisant la représentation des différents types d'instruments politiques pouvant exister. Compte tenu du fait que ce type de modèle se focalise uniquement sur un secteur, les hypothèses sous-jacentes sont généralement plus réalistes et le recours à des fonctions de production flexibles permet notamment de s'affranchir de contraintes portant sur la façon dont les biens se substituent les uns aux autres. Le relativement faible nombre de paramètres permet également d'estimer économétriquement leurs valeurs. Les modèles d'équilibre partiel apparaissent ainsi pertinents pour éclairer un point particulier ou pour des problèmes de prospective et des prévisions (Bureau et Gohin, 2004). Néanmoins, ces modèles manquent de cohérence sur le plan théorique car certaines interactions ne sont pas prises en compte. Dans la pratique, ils négligent notamment le secteur de transformation. Enfin, les analyses de bien-être des agents économiques, correspondant à l'évaluation monétaire du gain d'utilité lorsqu'ils accèdent à une consommation plus élevée et à moindre coût, sont rarement menées dans le cadre des approches en équilibre partiel (Bureau et Gohin, 2004).

À l'inverse et par définition, un modèle d'équilibre général calculable prend en compte de manière simultanée tous les secteurs de l'économie, quitte à n'en détailler qu'un, et détermine les prix relatifs sur tous les marchés des produits et des facteurs, de façon à assurer les équilibres de ces derniers. Les paramètres ne sont généralement pas estimés par des méthodes économétriques compte tenu du nombre très important d'observations qui seraient nécessaires à leur calcul. Contrairement aux modèles d'équilibre partiel, les formes fonctionnelles adoptées sont simples mais contraignantes en termes économiques. Le fait que ces modèles englobent l'ensemble des secteurs de l'économie et qu'ils permettent une analyse cohérente des effets de bien être leur confère cependant un avantage par rapport aux approches en équilibre partiel, particulièrement pour l'analyse des conséquences de mesures de gestion qui peuvent se faire ressentir dans plusieurs secteurs, c.-à-d. en amont et en aval de la production.

5.3.1.2 Principes du modèle

Le MEGC se base sur la structure socio-économique de la MCS désagrégée en plusieurs secteurs d'activités et plusieurs types d'agents. L'idée centrale de ces modèles est de convertir la structure abstraite de l'équilibre général Walrasien en un modèle réaliste d'une économie. Pratiquement, le modèle consiste en un système d'équations non-linéaires qui représentent les relations entre les activités, les biens et les facteurs de production du pays ou de la région étudiée. L'équilibre Walrasien correspond à la situation où tous les agents économiques maximisent leurs fonctions objectif et où sur chaque marché, l'offre est égale à la demande. Les MEGC sont des modèles statiques par nature (il en existe cependant des versions dynamiques), aussi, le cadre temporel dans lequel ils sont appliqués est le temps nécessaire afin que tous les marchés passent de l'équilibre de base à un nouvel équilibre, après avoir subi un choc.

La spécification des équations du modèle, c.-à-d. le choix des fonctions utilisées pour représenter l'utilité des agents économiques et la technologie de production (qui exprime la quantité produite (output) en fonction de la quantité d'intrants (inputs)), constitue une étape clé du processus de modélisation que nous ne détaillerons pas ici, à l'exception cependant des fonctions de production du secteur pêche lui-même. Il est néanmoins important de conserver à l'esprit que la forme des fonctions suppose des hypothèses particulières sur le fonctionnement de l'économie et a des effets très importants sur les résultats du modèle.

Une fois la MCS établie et les équations mathématiques choisies, une procédure déterministe de calibrage est utilisée afin d'estimer certains des paramètres requis pour le MCEG. Cette procédure consiste à résoudre le modèle « à l'envers » de manière à

calculer la valeur des paramètres et coefficients qui sont compatibles avec les variables exogènes et endogènes de l'année de référence, afin que le modèle reproduise la MCS initiale. Cette dernière est donc supposée représenter une économie en situation d'équilibre. Le calibrage permet ainsi d'estimer les différents coefficients des fonctions de production du modèle, quelles que soient leurs formes. De cette manière, la part de chaque produit dans la production d'une activité est fixée en fonction de ce qui est observé dans la MCS (Hérault, 2004). Ces différentes fonctions et les coefficients afférents sont ensuite conservés pour les simulations, généralement basées sur la modification d'une des valeurs de la MCS (modification de l'offre traduisant un changement d'abondance de la ressource par exemple).

5.3.1.3 Comportement des agents économiques

Le MEGC est cohérent en termes microéconomiques au sens où toutes les fonctions de comportement sont explicitement dérivées de programmes microéconomiques d'optimisation (Gohin et al., 1998). Les deux principes en microéconomie traditionnelle sont (Walras, 1954) :

- *la rationalité* : les individus agissent en utilisant au mieux les ressources dont ils disposent,
- *la concurrence pure et parfaite* entre producteurs : elle nécessite la transparence du marché, l'atomicité des participants, l'homogénéité du produit et la libre entrée sur le marché qui empêche toute entente ou collusion des vendeurs. Cela suppose qu'aucun agent ne peut avoir d'influence sur les prix par ses actions, et que tous prennent les prix du marché comme données auxquelles ils réagissent, étant donné les contraintes imposées par la technologie et la structure du marché.

Les décisions des agents sont prises suivant les prix des biens et services et les marchés « réconcilient » les décisions d'offre et de demande. Les agents de l'économie décrite dans un MEGC sont les mêmes que ceux identifiés dans la MCS et se comportent de façon « rationnelle » au sens économique. Le modèle développé étant un modèle d'échanges, la monnaie y joue un rôle neutre, c.-à-d. qu'il ne s'agit que d'un « voile » facilitant les échanges (Bourque, 2004). Les producteurs cherchent à maximiser leurs profits en choisissant leur niveau de production et leur utilisation des facteurs en se basant sur les prix. Les consommateurs disposent d'une dotation initiale de biens qui leur permettent de survivre, et compte tenu d'un vecteur de prix donné, maximisent l'utilité qu'ils retirent de la consommation des biens dans les limites de leur budget disponible. Ce dernier est composé de la dotation initiale et de la part des revenus de production.

5.3.1.4 Un modèle régional

Dans le cas du projet PECHDEV, l'application du modèle doit se faire à l'échelle NUTS III, correspondant en France au département du Finistère. Ce choix de régions de petite dimension géographique doit en effet permettre de détecter et d'analyser le rôle économique et social que peut jouer la pêche au niveau local, dans des pays où elle ne représente généralement qu'une très faible part du produit intérieur brut. Comme le mentionnent Cella et al. (1996) :

« The evaluation of socio-economic indicators changes radically when one passes from the regional to the provincial level. Furthermore, it is only at the level of the local administrative unit (commune) that the role and relative importance of fishing in the local economy (principally as regards employment) can be identified with clarity and precision ».

L'échelle spatiale à laquelle une économie est considérée apparaît ainsi fondamentale lorsque l'on cherche à quantifier l'importance économique de la pêche. Le développement d'un modèle d'équilibre général régional présente cependant des particularités car ces modèles sont caractérisés par des différences à la fois structurelles et techniques par rapport aux modèles nationaux. En particulier, les économies régionales (ici départementale) sont relativement plus ouvertes que les économies nationales. Du fait de cette ouverture, le commerce des biens et la migration des ressources sont plus importants dans les modèles régionaux (Vargas et al., 1999). De plus, la collecte du vaste ensemble de données nécessaires aux MEGC apparaît beaucoup plus difficile à réaliser au niveau régional. Suivant (Malvarosa et Pinello, 2004), les difficultés principales pour construire une MCS sous-nationale sont liées à l'unité géographique de référence car la région ne dispose pas 1) de frontières précises et contrôlées, ceci entraînant des difficultés pour quantifier les flux de revenus et de biens entre régions 2) d'une couverture statistique suffisante des campagnes d'échantillonnage, qui sont généralement conduites au niveau national et 3) des problèmes méthodologiques se posent pour estimer certains ensembles économiques, comme ceux reliés au gouvernement central.

5.3.2 Le modèle PECHDEV

5.3.2.1 Module économique : MCS et choix des fonctions

- Données

La matrice de comptabilité sociale du Finistère a été construite par P. Bernard (Université de Nantes) à partir de plusieurs sources et estimée pour l'année 1998. Les données sont issues de l'Institut national de la statistique et des études économiques (INSEE) concernant les emplois et les ressources pour chaque produit et branche d'activité. Les chiffres concernant le commerce extérieur proviennent de la FAO et de l'office national interprofessionnel des produits de la mer et de l'aquaculture (OFIMER). Les données relatives à la consommation ont été extraites d'enquêtes conduites par la société d'études de la consommation, distribution et publicité (SECODIP), financées par l'OFIMER. En ce qui concerne le secteur des pêches, les comptes d'exploitation des pêcheurs pour les flottilles artisanales et industrielles ont été rendus accessibles par l'observatoire économique régional des pêches de Bretagne (OERP) et l'association régionale pour le développement des industries de pêche en Bretagne (AREDIPEB). La base de données « DIANE » a enfin été utilisée pour disposer des données de revenu et des comptes financiers de l'industrie de pêche.

- Activités et biens

Les différentes activités et biens de la MCS ne sont pas présentés en détail (cf. Failler, 2004). Les activités de production du secteur pêche correspondent aux six flottilles définies dans le chapitre 2 : petite pêche du nord (PPN), pêche côtière du nord (PCN), pêche au large du nord (PLN), petite pêche du sud (PPS), pêche côtière du sud (PCS) et pêche au large du sud (PLS). Par manque de données disponibles, les secteurs en amont (c.-à-d. construction navale) et en aval (c.-à-d. mareyage, transformation) n'ont pas pu être segmentés en activités propres au secteur pêche. Les entreprises de construction et de réparation navale par exemple consacrent généralement une partie de leur activité à la fabrication de bateaux de plaisance. Il apparaît alors difficile de détailler dans la MCS le lien entre la production halieutique (flottilles) et la consommation de biens issus de la construction navale. Cette activité est donc conservée dans un secteur plus large regroupant tout ce qui a trait à la construction navale et l'aéronautique (nomenclature INSEE). Les produits de la pêche présents dans la MCS du Finistère correspondent aux stocks sélectionnés dans le chapitre 2 (Tab. 2.3). Ils sont destinés aux consommations intermédiaires (transformation) ou finales (consommation par les ménages), ou peuvent être exportés hors du département.

- Hypothèses du modèle

La partie économique du modèle emploie des hypothèses économiques standards que nous détaillerons pas ici mais dont nous présentons uniquement les grands principes (cf. Failler, 2004). Comme mentionné auparavant, le modèle suppose que les producteurs maximisent leurs profits conditionnellement aux fonctions de production, et que les ménages maximisent leur utilité suivant leurs contraintes budgétaires. Les compor-

tements de production et de consommation sont modélisés en recourant à la famille des fonctions de substitution à élasticité constante, qui inclut les fonctions de Leontief, Cobb-Douglas, et de transformation à élasticité constante. Le modèle suit la loi de Walras puisque les conditions d'équilibre du marché sont satisfaites pour l'ensemble des biens. D'autres hypothèses majeures sont posées. Tout d'abord, la région est traitée comme une économie ouverte, ceci impliquant que les prix des importations et exportations sont exogènes. De plus, les produits sont différenciés selon leur origine, de telle sorte que les produits d'importation et d'exportation sont différents de ceux produits dans la région. En ce qui concerne l'épargne, il est supposé que 1) le revenu des ménages est alloué selon des proportions fixes entre l'épargne et la consommation 2) la valeur des dépenses d'investissement est déterminée par la valeur de l'épargne 3) les dépenses d'investissement sont allouées entre les biens. Le gouvernement modélisé gagne ses revenus à partir des revenus et taxes à la vente, et les dépense dans la consommation et dans les transferts aux ménages. L'épargne du gouvernement provient de la différence entre ses revenus et ses dépenses. La taxe sur le revenu correspond à une part fixe du revenu brut de chaque ménage. Les taxes sur les ventes sont des parts fixes des prix des produits. Le gouvernement consomme des quantités de biens qu'il paye aux prix du marché et verse également des taxes. Le compte final du modèle est le reste du monde.

5.3.2.2 Coupler biologie et économie

Dans le MEGC, la pression de pêche qui s'exerce sur chaque stock est mesurée au sein du module économique et ne requiert pas de quantifier l'effort de pêche (p. ex. nombre de jours de mer) comme il est d'usage dans les approches globales et dans les modèles bio-économiques classiques. Ainsi, les captures réalisées sur chaque stock s'expriment comme une combinaison du capital et du travail des flottilles qui les exploitent, et dépendent également de son niveau de biomasse. En supposant de manière simple que les fonctions de production sont de type Cobb-Douglas, la production Y de chaque produit de la pêche i (stock) peut alors s'écrire pour chaque activité j (flottille) :

$$Y_{i,j} = A \times B_i \times C_j^{\alpha_j} \times T_j^{\beta_j} \quad (5.2)$$

où α et β sont des constantes déterminées par la technologie, A est un paramètre d'ajustement, C correspond au capital, T représente le travail et B_i la biomasse du stock i .

Le couplage des fonctions de production de type global (cf. Chapitre 2) au module économique se fait ainsi via les captures estimées comme une fonction des facteurs de production que constituent le capital, le travail et la biomasse du stock (Fig. 5.2).

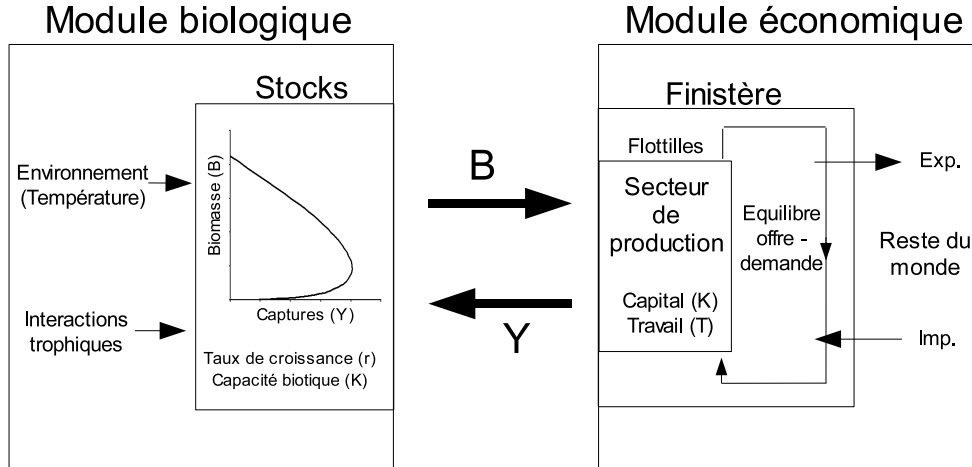


Fig. 5.2 – Représentation schématique du lien entre le module biologique et le module économique.

Un stock donné peut être par ailleurs être ciblé par plusieurs flottilles en même temps, aussi la biomasse du stock i au temps $t+1$ s'exprime :

$$B_i(t+1) = B_i(t) + g_i(B_i(t)) - \sum_j Y_{ij} \quad (5.3)$$

où B est la biomasse, g est la fonction de production « naturelle » et Y_{ij} sont les captures réalisées sur le stock i par la flottille j . La fonction g correspond au modèle biologique spécifié pour chaque stock, c.-à-d. exponentiel (Fox, 1970) ou généralisé (Pella et Tomlinson, 1969).

Le modèle est ajusté à une situation donnée, correspondant à une situation d'équilibre, par un processus itératif. À chaque itération et pour une combinaison de capital (C), travail (T) et biomasse (B), le modèle économique calcule une capture Y . Celle-ci est utilisée dans le module biologique pour en déduire la biomasse correspondante, ré-introduite dans le modèle économique à l'étape suivante, et ceci jusqu'à convergence. Par ailleurs, nous avons vu au chapitre 2 que les captures régionales ne représentent généralement qu'une part, parfois très faible, des captures totales effectuées sur chaque stock. De plus, la modélisation des facteurs de production n'est réalisée que dans la région étudiée, c'est pourquoi il apparaît nécessaire de considérer également l'effort de pêche extérieure à la région. La dynamique du stock i s'écrit alors :

$$\left\{ \begin{array}{l} B_i(t+1) = B_i(t) + g_i(B(t)) - \sum_j Y_{ij}(t) \times \left(1 + \gamma_i \times \left(\frac{\sum_j Y_{ij}(t)}{B_i(t)} \right)^{(\beta-1)} \right) \\ \gamma_i = \frac{1 - \alpha_i}{\alpha_i} \times \left(\frac{B_i^{ref}}{\sum_j Y_{ij}^{ref}} \right)^{(\beta-1)} \end{array} \right. \quad (5.4)$$

où B est la biomasse, g est la fonction de production biologique, $Y_{i,j}$ sont les captures réalisées sur le stock i par la flottille j , α_i est la part relative des captures finistériennes sur les captures totales du stock i dans la situation de référence et β est le paramètre de réactivité (cf. Chapitre 2).

5.4 Scénarii de simulations envisagés

Dans un premier temps, les simulations envisagées avec le MEGC ont pour objectif d'analyser l'impact possible de mesures de gestion en politique des pêches. Une large gamme de scénarii économiques (p. ex. quota, taxes, subventions) peut être simulée au moyen du MEGC, par rapport aux approches bio-économiques classiques qui se focalisent essentiellement sur les variations d'effort de pêche (Ulrich et al., 2002). L'objectif des simulations est d'identifier en premier lieu, au travers des variations de l'offre et de la demande, quels secteurs sont affectés par une mesure politique donnée. Le couplage entre le module économique et le module biologique (fonctions de production) doit en outre permettre d'estimer le nouvel équilibre biologique pour les différents stocks exploités par le Finistère. Une deuxième série de simulations envisagées porte sur les effets de modifications de l'état de l'écosystème, sous l'influence de la pêche ou de changements des conditions environnementales. Celles-ci peuvent en effet entraîner une variation des fonctions de production biologique des stocks, ceci ayant alors des incidences sur les débarquements réalisés dans le Finistère, et *in fine* des répercussions sur plusieurs secteurs de l'économie.

5.4.1 Analyser des politiques de gestion

Le tableau 5.3 donne les principaux scénarii envisagés lors de l'application du MEGC, conformément aux défis majeurs auxquels doit faire face le secteur des pêches du Finistère (Section 2.2.1.3). L'augmentation du prix du carburant constitue notamment un surcoût important pour les flottilles de pêche, particulièrement celles qui opèrent loin des côtes bretonnes (Scénario 1). La réforme de la politique commune des pêches (PCP) et la mise en place du fonds européen pour la pêche (FEP) devraient par ailleurs s'accompagner d'une diminution progressive des subventions pour la construction et la modernisation des navires, ceci pouvant avoir un impact sur leur productivité et leur rentabilité (Scénario 2). Un troisième scénario concerne la diminution possible des quotas de deux stocks respectivement considérés en état de surexploitation pour le merlu nord (plan de reconstitution) et très sensible à la pêche pour le grenadier. Le scénario 4 correspond à un moratoire (arrêt total de la pêche) sur les pêcheries de morue (*Gadus morhua*) de mer Celtique (VIIe-k).

TAB. 5.3 – Tableau présentant les simulations économiques et biologiques envisagées lors de l'application du MEGC au Finistère.

Simulations de mesures de gestion
1 – Augmentation du prix de carburant
2 – Diminution des subventions à la construction
3 – Diminution de TAC sur le merlu nord ou le grenadier
4 – Moratoire sur les pêcheries ciblant le stock de morue (VIIe-k)

Considérons à titre d'exemple le scénario de mise en place d'une mesure de gestion de type moratoire sur les pêcheries exploitant la morue de mer Celtique. Ce stock est en effet hors des limites biologiques de précaution puisque sa biomasse féconde a diminué depuis 1996 et est actuellement en dessous du niveau de biomasse d'approche de précaution (B_{pa}) (ICES, 2003d). Pour cette raison, le CIEM a recommandé en 2002 de diminuer de manière significative la mortalité par pêche s'exerçant sur le stock. La simulation d'un moratoire total sur la pêcherie de morue pourrait ainsi correspondre à un scénario envisagé pour favoriser la reconstitution du stock.

En premier lieu, les résultats devraient mettre en évidence quelles flottilles de pêche sont réellement impactées par la mesure, en termes revenus et de coûts et donc de rentes. De plus, la réallocation de l'effort de pêche des navires concernés par le moratoire doit affecter les autres flottilles du Finistère et conduire à de nouveaux équilibres biologiques pour plusieurs stocks. De tels résultats s'avéreraient très utiles pour clairement identifier les stocks indirectement affectés par le moratoire sur la morue, et pour évaluer

si l'effort de pêche tend à être réalloué à des espèces proches ou déjà en état de sur-exploitation. Finalement, la mesure de gestion pourrait entraîner des modifications de la MCS à différents niveaux de l'économie (transformation, importations, ménages) via les relations existantes entre les secteurs de l'économie du Finistère. Le modèle couplé économie/biologie prend alors tout son sens puisqu'il doit permettre à la fois de chiffrer en termes monétaires l'ensemble des conséquences économiques directes et indirectes du moratoire, et indiquer les tendances de la biomasse des stocks exploités par la région.

5.4.2 Variabilité des fonctions de production biologique

Comme nous l'avons vu de manière théorique au chapitre 4, la pêche et l'environnement (variation de la production primaire) peuvent considérablement affecter la dynamique des composantes trophiques des écosystèmes, ceci se transmettant via les relations de prédation. Les fonctions de production des espèces apparaissent ainsi modifiées par l'exploitation, l'ampleur et la nature des changements semblant très dépendants des caractéristiques de fonctionnement des écosystèmes. Compte tenu du manque de connaissances disponibles sur le(s) réseau(x) trophique(s) du plateau celtico-gascon, l'approche adoptée ici est empirique et s'appuie sur un formalisme simple qui est en adéquation avec les enseignements du simulateur théorique (cf. Chapitre 4) et les principes des MEGC, c.-à-d. simuler une variation des paramètres des fonctions de production biologique afin de mesurer l'impact de différents scénarii écologiques (Tab. 5.4).

TAB. 5.4 – Tableau présentant les simulations de nature « écologique » envisagées lors de l'application du MEGC au Finistère.

Simulations écologiques
1 – Augmentation de la température (réchauffement climatique)
2 – Diminution de la croissance des hauts niveaux trophiques (bottom-up)
3 – Augmentation de la capacité biotique des bas niveaux trophiques (top-down)

La simulation 1 correspond à un scénario d'augmentation de la température des eaux marines sous l'effet du réchauffement climatique. L'analyse des effets environnementaux sur la dynamique des populations est complexe en raison de sa concomitance avec les impacts de la pêche et soulève parfois des controverses au sein de la communauté scientifique (Schiermeier, 2004 vs. Worm et Myers, 2004). Nous supposons ici que la température favorise les taux de survie des petits poissons et la production en œufs des poissons matures. Elle a ainsi un impact à la fois sur le taux de croissance des populations (paramètre r du modèle global) et sur le recrutement. Étant donné que les modèles

ont été estimés pour la plupart d'entre eux en multipliant un rendement par recrue (Y/R) par un recrutement moyen ($\bar{R}$), ce dernier détermine l'amplitude de la fonction de production sans en changer la forme. L'augmentation de recrutement est ainsi simulée par une augmentation de la valeur de la capacité biotique (K). La modification des paramètres r et K affecte les fonctions de production biologique et ainsi les potentiels de captures, en augmentant les valeurs du MSY et de la mortalité par pêche au MSY (Fig. 5.3a). Bien qu'illustrée ici dans le cas de la morue de mer Celtique, elle pourrait être envisagée pour les autres espèces de gadidés exploitées par les pêcheries finistériennes : églefin (*Melanogrammus aeglefinus*), merlu (*Merluccius merluccius*), merlan (*Merlangius merlangius*) et lieu noir (*Pollachius virens*).

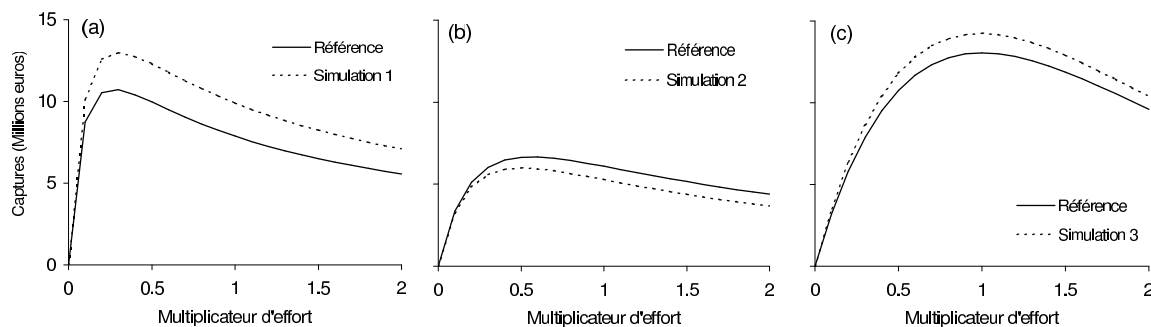


Fig. 5.3 – (a) Simulation 1 – Variations de +10% des valeurs des paramètres r et K pour le stock de morue de mer Celtique. (b) Simulation 2 – Variation de -10% de la valeur du paramètre r pour le stock de merlu nord (c) Simulation 3 – Variation de +10% de la valeur du paramètre K pour le stock de langoustine (VII f,g,h).

Le deuxième scénario de simulation correspond à un contrôle de type bottom-up, c.-à-d. des proies vers les prédateurs. L'extension de la gamme de niveaux trophiques ciblés, et particulièrement l'exploitation d'espèces fourrages a ainsi potentiellement des effets sur leurs prédateurs. Nous supposons, comme nous l'avons modélisé dans le simulateur théorique du chapitre 4, que la biomasse des proies a un impact sur la dynamique des prédateurs en affectant uniquement leur taux de croissance (paramètre r des modèles globaux). Nous prenons ici l'exemple du merlu, espèce piscivore qui consomme sur le plateau celtico-gascon principalement du merlan bleu (*Micromesistius poutassou*), du maquereau (*Scomber scombrus*), du sprat (*Sprattus sprattus*) et des tacauds (*Trisopterus spp.*). L'exploitation de ces espèces et leur possible surexploitation peut entraîner une diminution de la valeur du paramètre r de la fonction de production estimée pour le merlu (Fig. 5.3b).

La simulation 3 représente un effet de relâchement de la prédation exercée par les niveaux trophiques intermédiaires et hauts (3-5) sur les bas niveaux (2-3), du fait de la sélectivité de la pêche qui cible préférentiellement les niveaux trophiques supérieurs à 3 (Section

3.3). Ce contrôle top-down est suggéré par les spectres trophiques de captures du plateau celtico-gascon qui montrent une légère augmentation des bas niveaux trophiques associée à une diminution des niveaux intermédiaires entre les périodes 1992-1996 et 1997-2001. La suppression d'une partie des prédateurs pourrait ainsi induire une diminution de la mortalité par prédation s'exerçant sur les bas niveaux trophiques. En particulier, les données de contenus stomacaux utilisées dans le chapitre 3 (Section 3.5) montrent que la morue et l'églefin se nourrissent majoritairement sur de nombreuses espèces de crustacés (crabes, crevettes, galathées, ...). Nous supposons ainsi que les stocks de langoustine pourraient bénéficier de la diminution de la biomasse de leurs prédateurs. Les résultats du chapitre 4 montrent notamment qu'un relâchement de prédation se traduit par une augmentation des rendements pour une mortalité par pêche donnée (Section 4.3). Nous simulons donc ici comme impact de la pêche une augmentation de la valeur de la capacité biotique (K) des stocks de langoustine (Fig. 5.3c).

5.5 Discussion

Au cours du projet PECHDEV, la MCS du Finistère a été construite et analysée (Bernard et Chassot, 2004 ; Failler, 2004), les équations du modèle spécifiées (Failler, 2003, 2004), ainsi que les fonctions de production biologique et la méthode de couplage économie/biologie (présent document). En revanche, l'équipe en charge du développement informatique du modèle a apparemment rencontré des difficultés inattendues et le MEGC n'est à ce jour pas implémenté. Il nous est donc impossible de présenter et de discuter à ce stade des résultats des simulations. En revanche, il paraît utile de revenir sur les intérêts, limites et enseignements de la démarche dans la discussion, sans évoquer tout ce qui a trait à la modélisation en équilibre général, notamment la forme des équations retenues, la théorie néoclassique sous-jacente ainsi que l'estimation des paramètres. Nous abordons néanmoins la question de la disponibilité en données pour de tels modèles et la pertinence des scénarii envisagés et du formalisme adopté. Nous discutons plus généralement du rôle important que peuvent jouer ce type de modèle couplant économie et biologie/écologie dans le contexte de l'AEP.

5.5.1 Une difficulté majeure : les données

Une difficulté essentielle dans le développement d'un MEGC régional réside dans la collecte des données de manière à construire une matrice de comptabilité sociale dont les secteurs d'intérêt sont bien détaillés. Dans la pratique, ceci requiert en effet de mettre en place des systèmes d'enquêtes très coûteux auprès des industries ou des ménages

afin de clairement analyser la structure comptable et de pouvoir la segmenter selon les objectifs du modèle. Cette segmentation apparaît très importante lors de l'application du modèle puisque l'intérêt des résultats dépendra en grande partie du degré de découpage adopté dans la MCS de référence. À titre d'illustration, si les secteurs de construction, mareyage et transformation (p. ex. conserveries) demeurent intégrés à d'autres comptes plus généraux dans la MCS, les résultats de simulation d'une augmentation du prix des carburants, qui n'affecte pas uniquement le secteur de production halieutique, ne pourront pas être attribués spécifiquement à une modification des activités des flottilles de pêche. La construction de la MCS émerge ainsi d'un compromis entre les objectifs du modélisateur, la disponibilité en données et les moyens financiers et humains associés à la construction du modèle.

De plus, les MCS sont généralement estimées à partir de jeux de données hétérogènes provenant de sources différentes. Il apparaît ainsi nécessaire d'équilibrer dans un premier temps la matrice afin de la rendre cohérente en termes économiques (Robinson et El-Said, 1997 ; Round, 2003). La construction d'une matrice pour une année donnée nécessite que l'économie étudiée soit relativement stable dans le temps (pas d'année exceptionnelle) ou peut être faite en considérant une année moyenne sur quelques années. L'aspect essentiel des MEGC n'est ainsi pas de disposer de valeurs parfaitement exactes des transactions financières au sein de l'économie mais de connaître sa structure comptable générale.

Une autre difficulté inhérente à la construction de la MCS provient du décalage d'information disponible entre les secteurs de l'économie, lorsque plusieurs stocks d'une même espèce sont exploités (p. ex. langoustine). En effet, les statistiques enregistrées dans les ports de débarquements permettent d'établir la production halieutique finistérienne en termes de stocks. En revanche, l'origine géographique des espèces (sous-divisions CIEM) n'apparaît pas pour tout ce qui concerne les consommations intermédiaires des industries de transformation, la consommation par les ménages et les exportations. Il apparaît ainsi nécessaire d'établir de manière empirique comment se répartissent les différents stocks d'une espèce donnée entre les secteurs vers lesquelles elle est acheminée. La mise en place de systèmes d'enquête de manière à suivre l'origine géographique des produits de la mer pourrait être envisagée afin de pouvoir clairement suivre le devenir des stocks dans l'économie finistérienne.

5.5.2 Politique des pêches

La réforme de la Politique commune des pêches va probablement induire des changements majeurs dans le secteur des pêches au cours des prochaines années. En particulier, la nouvelle PCP va progressivement s'accompagner d'une diminution des subventions ac-

cordées aux flottilles européennes, de manière à ce que les capacités de pêche soient en adéquation avec les possibilités de pêche, c.-à-d. afin de diminuer la surcapacité des flottilles. Dans le même temps, des aides publiques seront maintenues pour améliorer la sécurité et les conditions de travail à bord des bateaux. Dans ce contexte, le scénario de diminution des subventions à la construction devrait permettre d'identifier la direction et l'ampleur des effets d'une telle mesure sur l'investissement, le travail et les emplois, ainsi que les activités économiques globales du département. Cette simulation ainsi que la simulation 3 portant sur une diminution des TAC pour des espèces surexploitées semblent ainsi parfaitement répondre aux attentes de l'article 7.4.3 du code de conduite pour une pêche responsable (FAO, 1995) :

« Il y aurait lieu de promouvoir les études permettant de comprendre les coûts, avantages et effets des différentes options d'aménagement possibles conçues pour rationaliser l'exercice de pêche, en particulier des options ayant trait à la capacité excédentaire de pêche et aux niveaux d'effort de pêche excessif ».

En ce qui concerne la simulation d'un moratoire sur les pêcheries de morue de mer Celtique, elle est vraisemblable d'un point de vue biologique, puisque le stock est hors des « limites biologiques de sécurité » et que le CIEM a déjà recommandé la mise en place de plans de reconstitution pour certains stocks comme la morue de mer du Nord. Ces plans visent à assurer une reconstitution sûre et rapide de la biomasse féconde et recourent notamment à une diminution importante de la mortalité par pêche. Ici, le moratoire correspond à un scénario extrême où la capture et donc l'effort de pêche spécifique est réduit de 100%. Des mesures de moratoire ont été adoptées dans le passé et se basent sur l'hypothèse que les stocks de poissons peuvent récupérer d'une forte diminution de biomasse lorsque la pression de pêche est réduite, un patron général observé au niveau de la communauté (Myers et Worm, 2004). Des aspects techniques peuvent cependant limiter considérablement la mise en place d'une telle mesure de gestion pour une pêcherie donnée. En particulier, la morue des divisions VIIe-k est capturée par les pêcheries de chalutier mixte et ceci peut remettre en cause la pertinence du scénario simulé. Néanmoins, l'analyse des débarquements des chalutiers français pour la période 1996-1999 a montré que la morue et le merlan étaient mélangés sur la base d'une marée mais que les pêcheurs étaient capables de bien séparer les espèces à l'échelle du coup de chalut (ICES, 2003b). D'un point de vue économique, la fermeture temporaire d'une pêcherie peut conduire à des perturbations des activités de pêche et portuaires, et ainsi modifier l'organisation du secteur des pêches. La fermeture de la pêcherie de hareng de mer du Nord à la fin des années 1970 a entraîné des changements importants de la structure des schémas de transformation et de consommation. Une fois la pêcherie ré-ouverte en 1982, des modifications importantes et permanentes avaient ainsi eu lieu. Encore une

fois, le scénario envisagé doit être perçu comme exploratoire et illustratif de l'intérêt de l'approche et non comme l'analyse prospective d'une future politique de la Commission européenne.

5.5.3 Scénarii écologiques

Le formalisme adopté tout comme les scénarii envisagés sont très rudimentaires et préliminaires et se basent sur une modification des valeurs estimées des paramètres des fonctions de production biologique. En outre (et surtout), la non-implémentation du MEGC ne nous a pas permis d'aller plus loin dans cette voie. L'idée était cependant de commencer à explorer, de manière pragmatique et théorique, différents scénarii de modification des fonctions de production, susceptibles de traduire leur variabilité dans un contexte écosystémique, et donc regarder l'impact de la prise en compte de cette variabilité sur les captures et biomasses des différents stocks considérés, et sur les résultats économiques du modèle. Les simulations s'appuient sur des hypothèses réalistes (mais non vérifiées ici) qui constituent à elles seules un champ entier de la recherche en écologie halieutique. En particulier, la relation entre les conditions environnementales (p. ex. indice NAO, température) et le recrutement a fait l'objet d'un grand nombre d'études tout au long du siècle et demeure mal comprise (p. ex. Cushing, 1982 ; Parsons et Lear, 2001). Les mécanismes à l'origine des effets de la température sur les prédateurs supérieurs sont complexes et indirects, et semblent notamment associés à des variations des composantes zooplanctoniques des réseaux trophiques dans le cas de la morue (Beaugrand et al., 2003). Les deux autres scénarii apparaissent également cohérents en termes écologiques puisque des phénomènes de relâchement de prédation liés à un contrôle top-down ont pu être observés dans plusieurs types d'écosystèmes (p. ex. Caddy et Rodhouse, 1998 ; Laurans et al., 2004), de même que des contrôles de type bottom-up (p. ex. Ware et Thomson, 2005). L'amplitude des variations simulées ($\pm 10\%$) est ici arbitraire et doit favoriser la détection des changements opérés dans l'économie finistérienne.

5.5.4 MEGC et AEP

L'intégration de la composante socio-économique des systèmes pêche en gestion est l'un des principes de l'AEP. C'est pourquoi l'approche de couplage proposée dans ce chapitre constitue une étape initiale mais importante pour aller vers une amélioration du formalisme pour la modélisation des effets socio-économiques en halieutique. Bien sûr, nous ne sommes pas allés aussi loin que nous l'aurions souhaité, mais la thèse est une étape de recherche et nous sommes tout de même parvenus à :

- Définir une démarche de couplage entre une approche terrestre (économique) et maritime (centrée sur des écosystèmes),
- Spécifier le lien par des fonctions de production très classiques,
- Identifier des premiers scénarii supposés rendre compte des relations de nature écosystémique.

Un travail important reste à faire afin d'améliorer les aspects de modélisation écologiques, de manière à représenter les interactions de prédation et éventuellement de compétition entre les espèces des écosystèmes exploités. Finnoff et Tschirhart (2004) ont notamment proposé un modèle écologique basé sur la théorie « d'optimal foraging » pour décrire la dynamique de plusieurs espèces en interaction dans l'écosystème marin d'Alaska. Le développement de modèles plus complexes passe néanmoins par la disponibilité en données biologiques et écologiques nécessaires à l'analyse des réseaux trophiques, et l'estimation des paramètres qu'ils requièrent.

5.6 Conclusion du chapitre

Les modèles d'équilibre général sont largement utilisés hors du champ de l'halieutique lors de processus de négociations afin d'analyser et d'anticiper les conséquences économiques possibles liées à la mise en place de politiques alternatives. En cela, ils constituent des outils puissants d'aide à la décision et à la gestion de conflits. Dans certains secteurs de l'agriculture notamment, des problèmes similaires au secteur des pêches se posent, c.-à-d. les producteurs sont peu nombreux et ont un poids direct faible dans l'économie nationale. Le recours à la modélisation en équilibre général favorise alors une approche holistique qui permet d'établir, suivant un cadre théorique micro et macroéconomique clairement défini, la réelle portée économique et sociale d'une mesure politique. Dans ce sens, le développement d'un MEGC appliqué au secteur des pêches suit certains des principes fondamentaux de la gestion écosystémique, c.-à-d. « prendre en compte les considérations socio-économiques et culturelles des populations, et progressivement accepter les Hommes comme une composante nécessaire de l'écosystème et la satisfaction de leurs besoins comme une condition pour la durabilité et la conservation » (Garcia et al., 2003).

En complément de cette approche, le couplage entre des modèles biologique/écologique et économique semble également une approche prometteuse pour estimer, de manière quantitative et fonctionnelle, les retombées économiques (et sociales) d'une modification de la dynamique des espèces exploitées, qu'elle soit due à des perturbations naturelles ou anthropiques. La dégradation des écosystèmes par la pêche (ou d'autres activités), en affectant leur structure et leur fonctionnement, a un impact direct sur la production

naturelle des espèces exploitées. Celui-ci se manifeste notamment par une diminution de production des hauts niveaux trophiques préférentiellement ciblés, qui a alors en retour des conséquences directes et indirectes sur l'économie. L'intérêt de la construction d'une telle « boucle » entre écosystème et économie est de pouvoir alors attribuer une valeur financière à la surexploitation de certains stocks par exemple. Cette estimation du coût de la détérioration des écosystèmes marins ne prend évidemment pas en compte la valeur non-marchande des systèmes naturels (patrimoine pour les générations futures) mais peut offrir un moyen de communication efficace lors de discussions et négociations avec les décideurs et les politiques. Dans les deux cas, c.-à-d. qu'il s'agisse de scénarii de nature économique ou écologique, la question est de savoir si les simulations envisagées conduiront à des résultats soulignant l'importance économique de la pêche à l'échelle du Finistère ; seules la finalisation et l'application du modèle semblent pouvoir y répondre.

Synthèse - Chapitre 5

Ce cinquième chapitre de la thèse présente les hypothèses et principes d'un modèle d'équilibre général calculable (MEGC), en cours de développement pour être appliqué au secteur des pêches du Finistère. L'objectif de ce type d'approche, largement utilisée dans d'autres domaines (p. ex. énergie, agriculture), est de s'intéresser en particulier aux impacts économiques et sociaux que peuvent avoir différentes politiques sur l'économie étudiée. Dans le contexte de la réforme de la politique commune des pêches (PCP), la construction d'un MEGC apparaît ainsi pertinente pour évaluer quelles sont les conséquences possibles de mesures de gestion à l'échelle d'une région dépendante de la pêche. Dans un premier temps, les concepts de matrices input/output et de comptabilité sociale (MCS) sont introduits. Elles constituent des outils classiques d'analyse des effets économiques induits par une activité et représentent la donnée de base nécessaires à la construction du MEGC.

Dans un deuxième temps et sans rentrer dans les détails techniques de modélisation micro et macroéconomique, les fondements théoriques et hypothèses du modèle sont présentés et la structure du lien entre les modules biologique et économique formalisée. Le MEGC simule le fonctionnement d'une économie de marché par un système d'équations non linéaires qui représente l'ensemble des relations existant entre les biens et services, les activités et les agents de l'économie régionale. La résolution du système détermine les quantités et les prix permettant d'avoir un équilibre entre l'offre et la demande simultanément sur l'ensemble des marchés, et repose sur le comportement d'optimisation des agents économiques; les producteurs maximisent leur profit sous la contrainte des fonctions de production et les consommateurs maximisent leur utilité dans les limites de leur budget disponible. L'obtention de l'équilibre économique s'accompagne d'un nouvel équilibre biologique pour les différents stocks exploités par le Finistère.

Deux grands types de scénarii sont envisagés afin de mesurer les effets économiques et sociaux induits sur les différents secteurs de l'économie finistérienne. D'une part, des simulations visant à estimer les effets de la mise en place de mesures de gestion sont proposées : diminution des subventions, réduction de TAC et instauration d'un moratoire. D'autre part, des scénarii écologiques via une modification des valeurs des paramètres des fonctions de production biologiques sont considérés : réchauffement climatique, contrôles top-down et bottom-up. En dépit de l'absence de résultats, le couplage entre modèles biologique/écologique et économique apparaît une voie prometteuse en adéquation avec les principes de l'AEP pour analyser les relations entre l'état des écosystèmes exploités et le bien-être de l'Homme, exprimé ici en termes économiques et sociaux.

Conclusion générale

L'Approche Écosystémique des Pêches (AEP) englobe un vaste ensemble d'objectifs et de principes qui concernent une grande variété de domaines (p. ex. biologie, écologie, économie, droit) et d'acteurs (p. ex. producteurs, chercheurs, décideurs). Au-delà des nombreuses problématiques scientifiques suscitées par cette approche, les questions qu'elle soulève constituent également des choix de société, qui renvoient notamment à la dualité exploitation/conservation, exprimée dans le concept de développement durable. Dans un contexte aussi large, les objectifs d'une thèse ne peuvent qu'être modestes et un grand nombre de sujets directement liés à l'AEP n'ont pas été traités, ni même mentionnés dans le manuscrit (p. ex. pollution, écolabellisation). Néanmoins, le travail de thèse a permis de focaliser sur différents champs complémentaires de l'halieutique et de travailler conjointement avec des économistes et des écologues au sein du projet interdisciplinaire PECHDEV. À travers le cas d'étude du Finistère, les questions abordées par la thèse ont concerné les méthodes classiques de dynamique des populations, les indicateurs écosystémiques et le couplage entre modèles biologiques/écologiques et économiques. Les apports de la thèse se font ainsi à plusieurs niveaux et offrent des perspectives de recherches qui pourraient contribuer de manière importante à la mise en place effective d'une AEP.

Quelques enseignements de la thèse

Considérations économiques et sociales

En dépit de vifs débats scientifiques portant sur le niveau réel de surexploitation des ressources marines (voir Myers et Worm, 2003 vs. Hampton et al., 2005), qui soulignent la complexité des systèmes naturels et l'incertitude associée aux méthodes d'évaluation actuelles (Ludwig et al., 1993), la dégradation des écosystèmes marins et de l'état global des stocks est aujourd'hui admise par les institutions politiques en charge de l'aménagement des pêcheries (p. ex. UE, 2001). Néanmoins, les décisions de gestion prises à court terme (TAC annuels notamment) vont souvent à l'encontre des avis scientifiques ; elles intègrent en effet des considérations économiques et sociales qui peuvent prévaloir sur les aspects biologiques et écologiques (Corten, 1996). De la même manière, l'AEP considère l'Homme comme une composante à part entière des écosystèmes et reconnaît que son « bien-être » passe par son aptitude à pouvoir déterminer ses besoins et à les satisfaire (Garcia et al., 2003).

Dans cette perspective, le développement d'un modèle d'équilibre général calculable (MEGC) appliqué au secteur des pêches, couplant modèles biologique et économique, semble un outil adapté pour quantifier les valeurs économiques et sociales réellement dégagées par les activités halieutiques. L'application du modèle à cinq régions européennes, considérées dépendantes de la pêche, devrait notamment mettre en évidence le rôle majeur qu'elle occupe à une échelle locale, en estimant l'ensemble des effets socio-économiques que peuvent avoir certaines mesures de gestion.

Bien que le modèle ne soit pas encore opérationnel, le travail mené sur le Finistère au cours de la thèse a produit un certain nombre de résultats. La vision globale de la production finistérienne permet en particulier d'identifier les principaux écosystèmes et stocks exploités et d'établir un diagnostic plurispécifique sur la totalité des espèces, de manière à visualiser simplement l'état des ressources pêchées par les flottilles du département. Le travail a également permis de :

- Proposer une méthode générique pour estimer des fonctions de production biologique, quelle que soit la nature des données disponibles en terme de dynamique des populations,
- Développer un modèle de production régional, intégrant l'effort de pêche des flottilles extérieures et faisant le lien entre échelles terrestres (Finistère) et marines (ZPE),
- Formaliser le lien entre les fonctions de production biologique et le modèle économique,
- Présenter des scénarii politiques et écologiques en vue de l'application du MEGC.

Au-delà des apports méthodologiques, la thèse souligne le manque criant de connaissances sur la biologie et l'écologie de nombreuses espèces exploitées, alors que celles-ci peuvent représenter une part essentielle des débarquements, et certainement avoir des retombées économiques locales importantes (p. ex. crabe dans le nord Finistère). Le caractère très hétérogène de l'information disponible en termes d'évaluations de stocks limite considérablement les approches visant à considérer plusieurs espèces, la précision des résultats des modèles étant déterminée par les paramètres d'entrée des stocks pour lesquels l'on dispose du moins de connaissances. En complément, le degré de finesse du module biologique doit être en adéquation avec la précision des données utilisées dans le module économique. Le développement de modèles couplés nécessite ainsi de clairement définir quel est le degré de précision recherché, suivant les objectifs de l'étude, et de réaliser des choix entre l'exhaustivité (au détriment de la précision) et la sélection des éléments les mieux renseignés. L'application du modèle requiert en outre de conduire des analyses de sensibilité sur les résultats du modèle. Pour ce qui concerne la partie écologique, l'absence de données concernant les relations trophiques et les effets de l'environnement dans les écosystèmes exploités appelle à l'adoption d'un formalisme empirique pour les simulations envisagées. Celui-ci apparaît satisfaisant dans le cadre de l'application du MEGC, qui vise principalement à analyser des tendances, mais met clairement en évidence la nécessité de mettre en place des procédures de collectes de données, afin d'améliorer dans le futur notre connaissance des réseaux trophiques d'où provient la majorité des captures françaises.

Indicateurs écosystémiques

Les indicateurs occupent une place majeure au sein de l'AEP et ont pour objectif principal de servir à l'évaluation de l'état des écosystèmes, en focalisant sur certaines de leurs propriétés ou composantes (Daan et al., 2005a). Le recours à un certain nombre d'entre eux, basés sur des données de captures, a permis de mener une analyse comparative à grande échelle, de manière à caractériser les écosystèmes où opèrent les flottilles finistériennes. Compte tenu de l'absence de limites unanimement reconnues pour les écosystèmes marins européens, une étape préalable au calcul des indicateurs a consisté en la spécification de grandes unités géographiques, caractérisées par des profils de captures différents et définissant des « zones de pêche écosystémiques » (ZPE). L'analyse a montré que la majorité des ZPE présentent une diminution significative du niveau trophique moyen des captures et de l'indice Fishing-In-Balance (FIB), suggérant des phénomènes de surexploitation à l'échelle des écosystèmes. La synthèse de l'information issue d'un jeu d'indicateurs, par analyse multivariée, a mis en évidence des contrastes spatiaux importantes entre zones. L'évolution dans le temps des coordonnées de certaines ZPE dans le premier plan factoriel caractérise des changements de valeurs de plusieurs

indicateurs et est définie comme une « direction de surexploitation écosystémique », car elle va dans le sens d'une dégradation des écosystèmes sous-jacents. La mer d'Irlande apparaît en particulier suivre cette direction. Cette partie de la thèse a également confirmé des patterns d'exploitation observés dans de nombreux écosystèmes, c.-à-d. une surexploitation des espèces démersales généralement de hauts niveaux trophiques, une domination des captures par des espèces de petits pélagiques et peu de captures importantes dans les bas niveaux trophiques. Le maintien de hauts niveaux de production dans les écosystèmes est généralement lié à seulement quelques espèces (capelan, lançons, merlan bleu), qui représentent parfois plus de la moitié des captures totales et sont exploitées de manière industrielle (surimi, farine de poisson). La limite principale de ce type d'approche réside dans la nature des données qui reflètent à la fois les biomasses des espèces pêchées et les évolutions spatio-temporelles de l'effort de pêche, qui peuvent être influencées par une grande variété de paramètres (p. ex. stratégie, mesures de gestion, marché, innovations). Le calcul d'autres indicateurs basés sur des indices d'abondance issus de campagnes scientifiques par exemple, pourrait compléter l'approche qui demeure exploratoire et permettre de « valider » la direction de surexploitation définie.

En complément, l'étude de données de contenus stomacaux de cinq espèces prédatrices de mer Celtique a montré que le niveau trophique (TL) des individus peut fortement varier au cours de l'année, entre les années, entre les zones, avec la profondeur et au cours de leur vie. De plus, les sources de variabilité affectent différemment les espèces et l'estimation du niveau trophique des prédateurs dépend des valeurs moyennes de TL attribuées aux proies, elles-même liées au degré de résolution taxonomique de l'échantillonnage. Le calcul de plusieurs indicateurs écosystémiques (p. ex. indice FIB, niveau trophique moyen des captures), sélectionnés pour quantifier les effets de la pêche sur les écosystèmes marins (Cury et al., 2005b), s'appuie ainsi sur des valeurs moyennes de niveaux trophiques par espèce qui négligent l'ensemble de la variabilité pouvant les caractériser. L'estimation de ces indicateurs requiert ainsi la mise en place d'échantillonnages en routine afin de disposer de l'information nécessaire au calcul de valeurs de niveaux trophiques plus fiables. Les méthodes isotopiques plus intégratrices dans le temps apparaissent adaptées à l'estimation de valeurs moyennes annuelles du niveau trophique.

Parallèlement, des traitements similaires ont été conduits sur un indice d'omnivorie individuel représentant la variance des niveaux trophiques des proies consommées. Bien que préliminaire, l'analyse suggère également une variabilité importante de l'omnivorie entre espèces et en fonction de la zone, la profondeur et la période. Elle montre en particulier que l'indice d'omnivorie augmente pour les cinq espèces étudiées avec la taille des individus, sans doute en raison de l'augmentation de la taille de leur bouche et de leurs capacités natatoires. En réduisant la taille moyenne des populations (Shin et al., 2005), la pêche pourrait ainsi diminuer l'omnivorie, considérée comme prépondérante dans les écosystèmes marins (Link, 2002a) et comme un facteur essentiel de stabilité des réseaux

trophiques (Emmerson et Yearsley, 2004). Des études complémentaires sur l'omnivorie et la définition d'indicateurs écosystémiques basés sur cette mesure apparaissent ainsi pertinentes dans le cadre d'une AEP.

Fonctionnement des écosystèmes

Un modèle multispécifique de simulation a été développé dans un contexte très générique afin d'explorer plusieurs hypothèses sur le fonctionnement des écosystèmes marins. Dans une première phase, le simulateur a permis d'analyser comment la pêche peut modifier les fonctions de production des composantes du réseau trophique en affectant essentiellement les hauts niveaux trophiques. La production de chaque composante dépend en effet de la biomasse de ses proies, surtout dans les hauts niveaux trophiques, et de ses prédateurs. Les caractéristiques de fonctionnement de l'écosystème (intensité des contrôles top-down et bottom-up, et omnivorie) peuvent considérablement modifier les fonctions de production des composantes trophiques, à des degrés divers selon leur position dans le réseau. Dans un deuxième temps, le simulateur a été utilisé pour appréhender comment certains indicateurs écosystémiques utilisés précédemment répondent à la pêche, sous les hypothèses du modèle. Les résultats montrent que les réponses dépendent des caractéristiques de fonctionnement de l'écosystème, qu'elles ne sont pas toujours linéaires et qu'elles sont parfois contre-intuitives, compte tenu de la complexité des relations trophiques et de phénomènes de compensation. Les propriétés de l'écosystème modifient ainsi considérablement la transmission d'impacts de changements de biomasse dans le réseau trophique, et *in fine* les réponses de l'écosystème à la pêche. La spécification de valeurs et/ou de directions de référence pour les indicateurs doit ainsi être envisagée écosystème par écosystème, et éventuellement renouvelée en fonction de la connaissance scientifique acquise, des objectifs de gestion et des modifications des processus sous-jacents. L'approche indicateurs se doit d'être adaptative au regard de l'aspect dynamique des écosystèmes.

Perspectives

Données de production primaire et forçage bottom-up

L'utilisation des données de production primaire issues des données « couleur de l'eau » du satellite SeaWiFs (Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor) a permis d'estimer pour chaque ZPE la part de la production primaire (PP) utilisée par la pêche (ratio PPR/PP). Les valeurs estimées sont très élevées, même lorsque l'indice PPR/PP est estimé unique-

ment pour les espèces démersales, c.-à-d. en excluant les biomasses pêchées pouvant avoir été produites dans d'autres zones (p. ex. grands migrateurs). Aucune relation n'a été mise en évidence entre les captures et la PP pour les périodes de cinq ans considérées. En revanche, lorsque les captures sont moyennées pour l'ensemble des années disponibles, une relation significative entre la PP et la production halieutique, similaire à celle récemment publiée par Ware et Thomson (2005) dans le Pacifique Nord Est, est mise en évidence. Elle suggère l'importance d'un forçage de type bottom-up dans les eaux européennes (Fig. 5.4). Ce contrôle bottom-up apparaît particulièrement évident lorsque l'on représente les captures des petits pélagiques en fonction des données de PP, leur production dépendant plus directement de la productivité primaire des systèmes que pour les espèces positionnées plus hauts dans les réseaux trophiques (De Leiva Moreno et al., 2000).

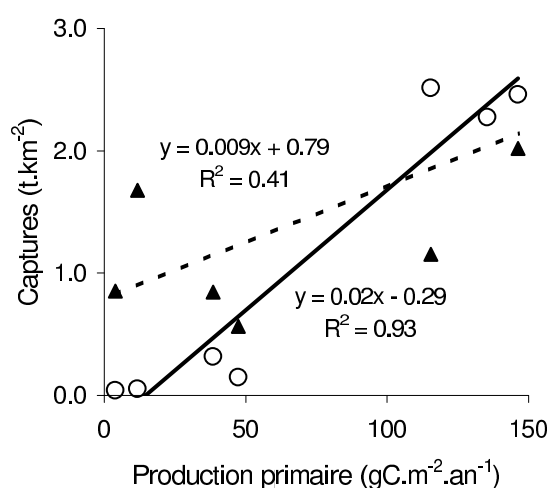


Fig. 5.4 – Relation entre production primaire et les captures moyennes démersales (triangles) et de petits pélagiques (cercles) réalisées dans les différentes Zones de Pêche Écosystémiques sur les périodes disponibles (cf. Chapitre 3).

Ce type de relation souligne l'intérêt de recourir à différentes sources de données pour estimer des indicateurs écosystémiques tels que le ratio PPR/PP. Bien que les méthodes utilisées en routine au JRC constituent actuellement l'état de l'art pour le calcul de la PP sur de vastes zones, les erreurs d'estimation en zones côtières, caractérisées par des propriétés optiques complexes, sont beaucoup plus importantes qu'en océan ouvert (Gregg et Casey, 2004). Le développement récent de méthodes d'optimisation pour des modèles biogéochimiques couplés à des modèles physiques côtiers pourrait fournir des valeurs de PP moins biaisées pour le calcul des indicateurs, ces modèles intégrant les processus physiques et biologiques majeurs et tenant compte des problèmes liés aux matières en suspension (Huret, 2005).

Indices d'exploitation et standardisation

L'interprétation des valeurs et/ou tendances des indicateurs écosystémiques destinés à évaluer les effets de l'exploitation nécessite de disposer de métriques quantifiant la pression de pêche à l'échelle des écosystèmes (Daan, 2005). En particulier, la pente du spectre de taille, le niveau trophique des captures ou l'indice FIB sont généralement étudiés en fonction du temps et non d'un indice exprimant l'intensité d'exploitation. Daan et al. (2005b) ont proposé de recourir aux valeurs de mortalité par pêche issues des groupes de travail du CIEM afin de spécifier un indicateur moyen d'intensité de pêche pour l'écosystème. Cette méthode offre l'intérêt d'associer les méthodes classiques de dynamique des populations et les approches indicateurs. Néanmoins, elle ne tient pas compte que des mortalités estimées pour les stocks évalués et doit se baser sur un pool de stocks commun à toute la période étudiée, car l'ajout de nouvelles évaluations affecterait les valeurs de l'indice. La méthode apparaît ainsi appropriée lorsqu'on s'intéresse à une zone donnée (valeur relative de l'indice), mais pose des difficultés supplémentaires pour une analyse comparative de plusieurs écosystèmes.

Le calcul des taux moyens de mortalité par pêche s'exerçant sur des classes préalablement spécifiées de niveaux trophiques ou de tailles, pourrait permettre de décrire la façon dont la pression de pêche se répartit sur l'ensemble de l'écosystème. Gascuel et al. (2005) proposent ainsi des spectres de taux d'exploitation, correspondant au rapport entre les captures et la biomasse par classe de niveau trophique. Ces approches nécessitent de disposer d'indices d'abondance issus des campagnes scientifiques pour l'ensemble des classes de taille (ou de niveau trophique) exploitées. Collecter ce type d'information à grande échelle demeure cependant très difficile car les campagnes sont généralement nationales, et les bases de données demeurent peu accessibles. La mise en place de procédures de standardisation au niveau international, pour la collecte des données et le calcul d'un jeu d'indicateurs de référence, constituerait une avancée importante pour promouvoir leur utilisation. La structuration d'une métabase de données internationale qui regrouperait l'ensemble des données pourrait ainsi faciliter la comparaison entre écosystèmes, les métaanalyses s'avérant des méthodes très utiles pour détecter des patterns et mettre en évidence des relations fonctionnelles essentielles.

Application du modèle

Une perspective essentielle du travail de thèse est de parvenir à faire fonctionner le modèle économique afin de conduire les simulations proposées dans le cas du Finistère, et d'appliquer également le modèle aux autres régions du projet PECHDEV : la Cornouaille (Royaume-Uni), l'île de Bornholm (Danemark), la province de Salerne (Italie)

et la région de Vigo (Espagne). Une analyse comparative en recourant à un (ou des) scénario(s) commun(s) (p. ex. réduction de quota ou de subventions) entre les régions pourrait notamment permettre de mettre en évidence les particularités et la plus ou moins grande sensibilité de certaines d'entre elles à des mesures de gestion données. De la même manière, cette approche pourrait au contraire révéler des réponses de type socio-économique communes aux cinq régions, ceci permettant de tirer des enseignements généraux sur les conséquences possibles de politiques des pêches. Le couplage du module économique avec des modèles biologiques/écologiques plus complexes que les modèles globaux présentés dans la thèse constitue une autre perspective intéressante du travail. En particulier, le recours à un modèle Ecopath with Ecosim, représentant les interactions de prédation entre les différents compartiments du réseau trophique, devrait permettre de compléter l'approche globale proposée en approfondissant les aspects écologiques.

Exprimer les indicateurs en valeur monétaire

Malgré les difficultés inhérentes à l'estimation de la valeur de biens non-marchands, Costanza et al. (1997) ont estimé à environ 21 milliards de dollars par an les services rendus par les écosystèmes marins à l'Homme. En dehors des critiques et discussions possibles sur l'exactitude de ces chiffres (Balmford et al., 2002), le fait d'attribuer une valeur aux services rendus par les écosystèmes relève d'une volonté de faire prendre en considération aux gestionnaires leur vraie valeur, sous-estimée par les marchés commerciaux. Le couplage entre modèles biologiques/écologiques et économiques apparaît de ce point de vue très intéressant puisqu'il permet de quantifier les conséquences économiques et sociales associées à la dégradation des écosystèmes, via la modification des potentiels de production des espèces exploitées. À ces valeurs financières et sociales s'ajoute une valeur éthique, qui reste très difficile à estimer. Néanmoins, l'idée que la valeur du « capital » ressources marines diminue lorsque les écosystèmes sont surexploités et que ceci correspond à une perte importante pour la société apparaît comme un moyen de communication très puissant avec les gestionnaires et le public. L'attribution d'une valeur à la biomasse, mais également à la structure trophique, la diversité, ... pourrait notamment conduire à réexprimer tous les indicateurs quantifiant des effets de la pêche en une unité commune, l'unité monétaire. Il n'y aurait alors plus de difficulté pour comparer ou pondérer les différentes propriétés des écosystèmes. La difficulté émanera avant tout de la méthode pour attribuer une valeur marchande à des biens et des services écologiques non marchands. Cependant, si une telle approche a pu être conduite à l'échelle du globe, cela signifie que des méthodes sont disponibles et qu'elles peuvent être appliquées plus localement, dans la perspective de traduire les indicateurs en notions compréhensibles par tous.

Bien qu'un certain nombre des principes de l'Approche Écosystémique des Pêches soit clairement énoncé dans des Conventions ou accords internationaux (p. ex. FAO, 1995), l'intégration de l'ensemble de ses objectifs dans les modes de gestion des pêches va certainement requérir une, voire plusieurs décennies. L'inertie administrative, la non acceptation, l'incertitude sur les résultats attendus et les coûts importants associés à une transition d'une gestion conventionnelle des pêches vers une AEP sont autant de limites à sa mise en place. Dans ce contexte, elle doit se construire progressivement pour se superposer à la gestion actuelle en s'appuyant notamment sur un ensemble d'approches complémentaires, c.-à-d. biologique/économique, théorique/empirique, modèles/indicateurs, monospécifique/écosystémique. C'est d'ailleurs l'un des enseignements forts du présent travail que de montrer que l'AEP, tout comme la modélisation économique, peuvent reposer sur les méthodes usuelles de dynamique des populations, et prolonger ainsi l'expérience acquise depuis plus de cent ans en halieutique. La création de comités consultatifs régionaux (CCR), la réflexion menée par la profession sur les engins sélectifs, la fusion des rapports ACFM et ACE au sein du CIEM ainsi que l'organisation de programmes de recherche comme le « Défi Golfe de Gascogne » par l'Ifremer sont autant d'exemples qui soulignent le chemin parcouru.

Bibliographie

- Adams, S.M., Kimmel, B.L. et Ploskey, G.R. (1983). Sources of organic matter for reservoir fish production : a trophic-dynamics analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40, 1480–1495.
- Adlerstein, S.A. et Welleman, H.C. (2000). Diel variation of stomach contents of North Sea cod (*Gadus morhua*) during a 24-h fishing survey : an analysis using generalized additive models. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57, 2363–2367.
- Allain, G., Petitgas, P. et Lazure, P. (2001). The influence of mesoscale ocean processes on anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay estimated with a three-dimensional hydrodynamic model. *Fisheries Oceanography*, 10, 151–163.
- Allain, V. (1999). *Écologie, biologie et exploitation des populations de poissons profonds de l'Atlantique du Nord-Est*. Thèse pour l'obtention du diplôme de Docteur de l'Université de Bretagne Occidentale, spécialité Océanologie biologique, Brest, France.
- Allesina, S. et Bondavalli, C. (2003). Steady state of ecosystem flow networks : a comparison between balancing procedures. *Ecological Modelling*, 165, 231–239.
- Alverson, D.L., Freeberg, M.H., Murawski, S.A. et Pope, J.G. (1994). *A global assessment of fisheries bycatch and discards*. FAO Fisheries Technical Paper No 339. FAO, Rome, Italy.
- Amundsen, P.-A., Gabler, H.-M. et Staldvik, F.J. (1996). A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data – modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology*, 48, 607–614.
- Andersen, K.P. et Ursin, E. (1977). A multispecies extension to the Beverton and Holt theory of fishing, with accounts of phosphorus circulation and primary production. *Meddelelser Fra Danmarks Fiskeri- og Havundersogelser, N.S. Vol. 7*, 319–435.
- Arhonditsis, G.B. et Brett, M.T. (2004). Evaluation of the current state of mechanistic aquatic biogeochemical modeling. *Marine Ecology Progress Series*, 271, 13–26.
- Aubin-Ottenheimer, G. (1987). Bilan des connaissances sur la cardine (*Lepidorhombus Whiffiagonis*). Etude du stock de Mer Celtique. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 49, 205–214.
- Balmford, A., Bruner, A., Cooper, P., Costanza, R., Farber, S., Green, R.E., Jenkins, M., Jefferiss, P., Jessamy, V., Madden, J., Munro, K., Myers, N., Naeem, S., Paavola, J.,

- Rayment, M., Rosendo, S., Roughgarden, J., Trumper, K. et Turner, R.K. (2002). Economic reasons for conserving wild nature. *Science*, 297, 950–953.
- Banase, K. et Mosher, S. (1980). Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations. *Ecological Monographs*, 50, 355–379.
- Baranov, F.I. (1918). On the question of the biological basis of fisheries. *Izvestia*, 1, 81–128 (translated from Russian by W.E. Ricker, 1945).
- Baretta, J.W., Ebenhöf, W. et Ruardij, P. (1995). The European regional seas ecosystem model, a complex marine ecosystem model. *Netherlands Journal of Sea Research*, 33, 233–246.
- Baum, J.K., Myers, R.A., Kehler, D.G., Worm, B., Harley, S.J. et Doherty, P.A. (2003). Collapse and conservation of shark populations in the northwest Atlantic. *Science*, 299, 389–392.
- Bax, N.J. (1998). The significance and prediction of predation in marine fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 55, 997–1030.
- Bearhop, S., Adams, C.E., Waldron, S., Fuller, R.A. et Macleod, H. (2004). Determining trophic niche width : novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, 73, 1007–1012.
- Beaugrand, G., Brander, K.M., Lindley, J.A., Souissi, S. et Reid, P.C. (2003). Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature*, 426, 661–664.
- Begg, G.A. et Marteinsdottir, G. (2002). Environmental and stock effects on spawning origins and recruitment of cod *Gadus morhua*. *Marine Ecology Progress Series*, 229, 263–277.
- Begon, M., Harper, J.L. et Townsend, C.R. (1996). *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Benoît, E. et Rochet, M.-J. (2004). A continuous model of biomass size spectra governed by predation and the effects of fishing on them. *Journal of Theoretical Biology*, 226, 9–21.
- Bernard, P. et Chassot, E. (2004). *From biology to economy : development of a Computable General Equilibrium Model applied to the fishery sector. XVIth EAFE Conference Proceedings, Rome April 2004*.
- Berthou, P., Daurès, F., Merrien, C., Leblond, E., Guyader, O., Jezequel, M. et Bernmell, S. (2004). *Synthèse des pêcheries 2002, Flotte Mer du Nord – Manche – Atlantique*. Ifremer, Brest, France.
- Beukema, J.J. (1988). An evaluation of the ABC method (abundance biomass comparison) as applied to macrozoobenthic communities living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Marine Biology*, 99, 425–433.
- Beukers-Stewart, B.D. et Jones, G.P. (2004). The influence of prey abundance on the feeding ecology of two piscivorous species of coral reef fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 299, 155–184.
- Beverton, R. J. H. et Holt, S. J. (1957). *On the dynamics of exploited fish populations*. Fisheries investigations series 2. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food. London, UK.

- Beverton, R.J.H. (1990). Small pelagic fish and the threat of fishing : are they endangered ?. *Journal of Fish Biology*, 37, 5–16.
- Bianchi, G., Gislason, H., Graham, K., Hill, L., Jin, X., Koranteng, K., Manickchand-Heileman, S., Paya, I., Sainsbury, K., Sanchez, F. et Zwanenburg, K. (2000). Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 558–571.
- Blanchard, J.L., Dulvy, N.K., Jennings, S., Ellis, J.R., Pinnegar, J.K. et Tidd, A. (2005). Do climate and fishing influence size-based indicators of Celtic Sea fish Community structure ?. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 405–411.
- Borges, L., Zuur, A.F., Rogan, E. et Officer, R. (2004). Optimum sampling levels in discard sampling programs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61, 1918–1928.
- Botsford, L.W., Castilla, J.C. et Peterson, C.H. (1997). The management of fisheries and marine ecosystems. *Science*, 277, 509–515.
- Boude, J.-P. (ed) (1996). *Comparaison et harmonisation des méthodologies d'analyse des effets économiques induits par la pêche*. Publications du Département Halieutique de l'ENSAR No 16, Rennes, France.
- Bourque, J. (2004). *Le Nouveau-Brunswick et le conflit du bois d'oeuvre : analyse en équilibre général calculable de l'imposition des tarifs compensatoires et anti-dumping*. Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures de l'Université Laval dans le cadre du programme de maîtrise en économie pour l'obtention du grade de maître ès arts. Faculté des sciences sociales, Université Laval, Québec, Canada.
- Bozec, Y.-M., Kulbicki, M., Chassot, E. et Gascuel, D. (2005). Trophic signature of coral reef fish assemblages : towards a potential indicator of ecosystem disturbance. *Aquatic Living Resources*, 18, 103–109.
- Bozec, Y.M., Gascuel, D. et Kulbicki, M. (2004). Trophic model of lagoonal communities in a large open atoll (Uvea, Loyalty islands, New Caledonia). *Aquatic Living Resources*, 17, 151–162.
- Brander, K. (1981). Disappearance of common skate *Raja Batis* from Irish Sea. *Nature*, 290, 48–49.
- Briand, F. et Cohen, J.E. (1987). Environmental correlates of food chain length. *Science*, 238, 956–960.
- Browman, H.I. et Stergiou, K.I. (2004). Perspectives on ecosystem-based approaches to the management of marine resources. *Marine Ecology Progress Series*, 274, 269–303.
- Brown, J.H. et Gillooly, J.F. (2003). Ecological food webs : high-quality data facilitate theoretical unification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 1467–1468.
- Bundy, A., Fanning, P. et Zwanenburg, K.C.T. (2005). Balancing exploitation and conservation of the eastern Scotian Shelf ecosystem : application of a 4D ecosystem exploitation index. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 503–510.
- Bureau, J.C. et Gohin, A. (2004). *Les modèles et leur utilisation pour les négociations commerciales sur l'agriculture*. In Rainelli, P. (ed), *Les politiques agricoles sont-elles*

- condamnées par la mondialisation ? Paper presented at IFRI seminary, 1st March 2004. pp. 163-194. Academia Bruylant, Bruxelles, Belgique.*
- Burns, T.P. (1989). Lindeman's contradiction and the trophic structure of ecosystems. *Ecology*, *70*, 1355–1362.
- Cabana, G. et Rasmussen, J.B. (1994). Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature*, *372*, 255–257.
- Caddy, J.F. (1999). Fisheries management in the twenty-first century : will new paradigms apply ?. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, *9*, 1–43.
- Caddy, J.F. (2000). Marine catchment basin effects versus impacts of fisheries on semi-enclosed seas. *ICES Journal of Marine Science*, *57*, 628–640.
- Caddy, J.F. (2002). Limit reference points, traffic lights, and holistic approaches to fisheries management with minimal stock assessment input. *Fisheries Research*, *56*, 133–137.
- Caddy, J.F. (2004). Current usage of fisheries indicators and reference points, and their potential application to management of fisheries for marine invertebrates. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *61*, 1307–1324.
- Caddy, J.F., Carocci, F. et Coppola, S. (1998). Have peak fishery production levels been passed in continental shelf areas ? Some perspectives arising from historical trends in production per shelf area. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, *23*, 191–219.
- Caddy, J.F. et Garibaldi, L. (2000). Apparent changes in the trophic composition of world marine harvests : the perspective from the FAO capture database. *Ocean and Coastal Management*, *43*, 615–655.
- Caddy, J.F. et Mahon, R. (1996). *Points de référence en aménagement des pêcheries*. FAO document technique sur les pêches No 347. FAO, Rome, Italy.
- Caddy, J.F., Refk, R. et Do-Chi, T. (1995). Productivity estimates for the Mediterranean : evidence of accelerating ecological change. *Ocean and Coastal Management*, *26*, 1–18.
- Caddy, J.F. et Rodhouse, P.G. (1998). Cephalopod and groundfish landings : evidence for ecological change in global fisheries ?. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, *8*, 431–444.
- Calow, P. (2000). Critics of ecosystem health misrepresented. *Ecosystem Health*, *6*, 3–4.
- Campbell, J.W., Antoine, D., Armstrong, R., Arrigo, K., Balch, W., Barber, R. and Behrenfeld, M., Bidigare, R., Bishop, J., Carr, M.-E., Esaias, W., Falkowski, P., Hoepffner, N., Iverson, R., Kiefer, D., Lohrenz, S., Marra, J., Morel, A., Ryan, J., Vedernikov, V., Waters, K., Yentsch, C. et Yoder, J. (2002). Comparison of algorithms for estimating ocean primary production from surface chlorophyll, temperature, and irradiance. *Global Biogeochemical Cycles*, *16*, 10.1029/2001GB001444.
- Cardinale, B.J., Palmer, M.A. et Collins, S.L. (2002). Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature*, *415*, 426–429.
- Carpenter, S.R. et Kitchell, J.F. (1988). Consumer control of lake productivity. *Bio-science*, *38*, 764–769.

- Carscadden, J.E., Frank, K.T. et Leggett, W.C. (2001). Ecosystem changes and the effects on capelin (*Mallotus villosus*), a major forage species. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58, 73–85.
- Casey, J.M. et Myers, R.A. (1998). Near extinction of a large, widely distributed fish. *Nature*, 281, 690–692.
- CEL (2002). *Pour une approche intégrée de gestion des zones côtières : initiatives locales, stratégie nationale*. Commission Environnement Littoral, Ifremer.
- Cella, G., Placenti, V. et Spanolo, M. (1996). *Evaluating socio-economic impact of EEC fishery policy using a social accounting matrices approach*. In Boude (ed.), *Comparaison et harmonisation des méthodologies d'analyse des effets économiques induits par la pêche*. Publications du Département Halieutique de l'ENSAR No 16, Rennes, France.
- Checaglini, A et Podevin, G (2002). Des carrières de marins à la pêche de plus en plus courtes qui déstabilisent le marché du travail. Etudes à partir de sept cohortes. « *Formation tout au long de la vie et carrières en Europe* ». 9^e journées d'études Cereq/Lasmas-Institut du Longitudinal/IREIMAR. *L'analyse longitudinale du marché du travail, document, série « séminaires »*, No 164, Xp.
- Christensen, N.L., Bartuska, A.M., Brown, J.H., Carpenter, S., D'antonio, C., Francis, R., Franklin, J.F., MacMahon, J.A., Noss, R.F., Parsons, D.J., Peterson, C.H., Turner, M.G. et Woodmansee, R.G. (1996). The report of the Ecological Society of America committee on the scientific basis for ecosystem management. *Ecological Applications*, 6, 665–691.
- Christensen, V. (1995). Ecosystem maturity – towards quantification. *Ecological Modelling*, 77, 3–32.
- Christensen, V. (1998). Fishery-induced changes in a marine ecosystem : insight from models of the Gulf of Thailand. *Journal of Fish Biology*, 53, 128–142.
- Christensen, V., Guénette, S., Heymans, J.J., Walters, C.J., Watson, R., Zeller, D. et Pauly, D (2003). Hundred-year decline of North Atlantic predatory fishes. *Fish and Fisheries*, 4, 1–24.
- Christensen, V. et Maclean, J.L. (eds) (2004). *Placing fisheries in their ecosystem context*. Ecological Modelling, 172, 103–438.
- Christensen, V. et Pauly, D. (1992). ECOPATH II – a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61, 169–185.
- Christensen, V. et Pauly, D. (1993). *Trophic Models of Aquatic Ecosystems*. ICLARM Conference Proceedings. 26.
- Christensen, V. et Walters, C.J. (2004). Ecopath with Ecosim : methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling*, 172, 109–139.
- Christian, R.R. et Luczkovich, J.J. (1999). Organizing and understanding a winter's seagrass foodweb network through effective trophic levels. *Ecological Modelling*, 117, 99–124.
- Christy, F. (1997). *Economic waste in fisheries : impediments to change and conditions for improvement*. In Pikitch, E.K., Huppert, D.D. et Sissenwine, M.P. (eds), *Global Trends :*

- Fisheries Management*. American Fisheries Society Symposium 20 (Proceedings of the symposium held at Seattle, Washington, 14-16 June 1994).
- Cleghorn, J. (1854). On the fluctuations in the herring fisheries. *British Association for Advancement of Science*, 24, 124p.
- Cleyet-Merle, J.J. (1990). *La préhistoire de la pêche*. Editions Errance, Paris, France.
- Cocheret de la Morinière, E., Pollux, B.J.A., Nagelkerken, I., Hemminga, M.A., Huiskes, A.H.L. et Van der Velde, G. (2003). Ontogenetic dietary changes of coral reef fishes in the mangrove-seagrass-reef continuum : stable isotopes and gut-content analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 246, 279–289.
- Cochrane, K.L. (2000). Reconciling sustainability, economic efficiency and equity in fisheries : the one that got away ?. *Fish and fisheries*, 1, 3–21.
- Cochrane, K.L., Butterworth, D.S., De Oliveira, J.A.A. et Roel, B.A. (1998). Management procedures in a fishery based on highly variable stock and with conflicting objectives : experiences in the South African pelagic fishery. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 8, 177–214.
- Cofrepêche (2000). *Emploi et degré de dépendance vis-à-vis de la pêche. Région F2 (Bretagne, Pays de Loire, Poitou Charentes, Aquitaine, Limousin, Midi Pyrénées)*. [en ligne]. [http ://europa.eu.int/comm/fisheries/doc_et_publ/liste_publi/regions.html](http://europa.eu.int/comm/fisheries/doc_et_publ/liste_publi/regions.html).
- Cohen, J.E. (compiler) (1989). *Ecologists' Co-Operative Web Bank (ECOWeB). Version 1.0. Machine-readable data base of food webs*. Rockefeller University, New York, USA.
- Collie, J.S. et Gislason, H. (2001). Biological reference points for fish stocks in a multispecies context. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58, 2167–2176.
- Collie, J.S., Gislason, H. et Vinther, M. (2003). Using AMOEBA's to display multispecies, multifleet fisheries advice. *ICES Journal of Marine Science*, 60, 709–720.
- Collie, J.S., Hall, S.J., Kaiser, M.J. et Poiner, I.R. (2000). A quantitative analysis of fishing impacts on shelf-sea benthos. *Journal of Animal Ecology*, 69, 785–798.
- Conseil régional de Bretagne (2004). *Fonds européen pour la pêche : analyse et enjeux pour la Bretagne*. Document de travail.
- Cook, R.M., Sinclair, A. et Stefánsson, G. (1997). Potential collapse of North Sea cod stocks. *Nature*, 385, 521–522.
- Coquillard, P. et Hill, D.R.C. (1997). *Modélisation et simulation d'écosystèmes. Des modèles déterministes aux simulations à événements discrets*. Masson, Paris, France.
- Corten, A. (1996). The widening gap between fisheries biology and fisheries management in the European Union. *Fisheries Research*, 27, 1–15.
- Cortner, H.J. et Moote, M.A (1999). *The Politics of ecosystem management*. Island Press, Washington D.C., USA.
- Cortès, E. (1999). Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science*, 56, 707–717.
- Costanza, R., D'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P. et Van Den Belt, M.

- (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253–260.
- Cotter, A.J.R., Burt, L., Paxton, C.G.M., Fernandez, C., Buckland, S.T. et Pan, J.X. (2004). Are stock assessment methods too complicated ?. *Fish and Fisheries*, 5, 235–254.
- Cousins, S. (1987). The decline of the trophic level concept. *Trends in Ecology and Evolution*, 2, 312–316.
- Cox, S.P., Essington, T.E., Kitchell, J.F., Martell, S.J.D., Walters, C.J., Boggs, C. et Kaplan, I. (2002). Reconstructing ecosystem dynamics in the central Pacific Ocean, 1952-1998. II. A preliminary assessment of the trophic impacts of fishing and effects on tuna dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59, 1736–1747.
- CRPMEM (2004). *Monographie des pêches maritimes bretonnes*. Comité Régional des Pêches Maritimes et des Élevages Marins de Bretagne, Rennes, France.
- Cury, P., Bakun, A., Crawford, J.M., Jarre, A., Quiñones, R.A., Shannon, L.J. et Verheye, H.M. (2000). Small pelagics in upwelling systems : patterns of interaction and structural changes in "wasp-waist" ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 603–618.
- Cury, P. et Cayré, P. (2001). Hunting became a secondary activity 2000 years ago : marine fishing did the same in 2021. *Fish and Fisheries*, 2, 162–169.
- Cury, P. et Roy, C. (1989). Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46, 670–680.
- Cury, P., Shannon, L. et Shin, Y.-J. (2003). *The functioning of marine ecosystems : a fisheries perspective*. In Sinclair, M. et Valdimarsson, G. (eds), *Responsible fisheries in the marine ecosystem*. FAO and CAB international. Rome, Italy and Wallingford, UK, pp. 103–123.
- Cury, P.M., Mullon, C., Garcia, S.M. et Shannon, L.J. (2005a). Viability theory for an ecosystem approach to fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 577–584.
- Cury, P.M., Shannon, L.J., Roux, J.P., Daskalov, G.M., Jarre, A., Moloney, C.L. et Pauly, D. (2005b). Trophodynamic indicators for an ecosystem approach to fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 430–442.
- Cushing, D. H. (1982). *Climate and fisheries*. Academic Press, London, UK.
- Cushing, D.H. (1975). The dependence of recruitment on parent stock. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 30, 1965–1976.
- Daan, N. (1987). Multispecies versus single-species assessment of North Sea fish stocks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44, 360–370.
- Daan, N. (2005). An afterthought : ecosystem metrics and pressure indicators. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 612–613.
- Daan, N., Christensen, V. et Cury, P. (eds) (2005a). *Quantitative ecosystem indicators for fisheries management*. ICES Journal of Marine Science, 62, 307–614.
- Daan, N., Gislason, H., Pope, J.G. et Rice, J.C. (2005b). Changes in the North Sea fish community : evidence of indirect effects of fishing?. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 177–188.

- Dalzell, P., Adams, T.H.J. et Polunin, N.V.C. (1996). Coastal fisheries in the Pacific islands. *Oceanography and Marine Biology*, 34, 395–531.
- Darby, C.D. et Flatman, S. (1994). *Virtual population analysis : version 3.1 (windows/DOS) User Guide*. MAFF Directorate of Fisheries Research IRT Report.
- Daurès, F., Talidec, C., Berthou, P., Leblond, E., Guyader, O. et Thébaud, O. (2005). *Présentation de la flotte de pêche bretonne, ses caractéristiques, son activité et son évolution récente. Rapport d'activité 2004 (4ème partie), pp 163-207*. Ifremer/Agrocampus Rennes.
- Davenport, S.R. et Bax, N.J. (2002). A trophic study of a marine ecosystem off southeastern Australia using stable isotopes of carbon and nitrogen. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59, 514–530.
- DDAM (2004). *Monographie des pêches maritimes et des cultures marines du Finistère*. Direction départementale des affaires maritimes, Quimper, France.
- De Crespín de Billy, V., Doledéc, S. et Chessel, D. (2000). Biplot presentation of diet composition data : an alternative for fish stomach content analysis. *Journal of Fish Biology*, 56, 961–973.
- De Leiva Moreno, J.I., Agostini, V.N., Caddy, J.F. et Carocci, F. (2000). Is the pelagic-demersal ratio from fishery landings a useful proxy for nutrient availability ? A preliminary data exploration for the semi-enclosed seas around Europe. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 1091–1102.
- De Leo, G.A. et Levin, S. (1997). The multifaceted aspects of ecosystem integrity. *Conservation Ecology*, 1, Available from Internet.
- De Young, B., Heath, M., Werner, F., Chai, F., Megrey, B. et Monfray, P. (2004). Challenges of Modeling Ocean Basin Ecosystems. *Science*, 304, 1463–1466.
- Delgado, C.L., Wada, N., Rosegrant, M.W., Meijer, S. et Ahmed, M. (2003). *Fish to 2020, supply and demand in changing global market*. Worldfish Center, Washington D.C., USA.
- Denman, K.L. (2003). Modelling planktonic ecosystems : parameterizing complexity. *Progress in Oceanography*, 57, 429–452.
- Deriso, R.B. (1980). Harvesting strategies and parameter estimation for an age-structured model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 268–282.
- Deudero, S., Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C., Morey, G. et Morales-Nin, B. (2004). Spatial variation and ontogenic shifts in the isotopic composition of Mediterranean littoral fishes. *Marine Biology*, 145, 971–981.
- DG Fisheries (1992). *Regional Socio-Economic Studies in the Fisheries Sector*. DG Fisheries, European Commission, Brussels, Belgium.
- Die, D. et Caddy, J.F. (1997). Sustainable yield indicators from biomass : are there appropriate reference points for use in tropical fisheries ?. *Fisheries Research*, 32, 69–79.
- Die, D.J., Restrepo, V.R. et Fox, W.W.Jr. (1990). Equilibrium production models that incorporate fished area. *Transactions of the American Fisheries Society*, 119, 445–454.

- Du Buit, M.H. (1995). Food and feeding of cod (*Gadus morhua* L.) in the Celtic Sea. *Fisheries Research*, 22, 227–241.
- Du Buit, M.H. (1996). Diet of hake (*Merluccius merluccius*) in the Celtic Sea. *Fisheries Research*, 28, 381–394.
- Duffy, J.E. (2002). Biodiversity and ecosystem function : the consumer connection. *Oikos*, 99, 201–219.
- Dulvy, N.K., Freckleton, R.P. et Polunin, N.V.C. (2004). Coral reef cascades and the indirect effects of predator removal by exploitation. *Ecology Letters*, 7, 410–416.
- Dulvy, N.K., Sadovy, Y. et Reynolds, J.D. (2003). Extinction vulnerability in marine populations. *Fish and Fisheries*, 4, 25–64.
- Dunne, J.A., Brose, U., Williams, R. et Martinez, N.D. (2005). *Modeling food-web dynamics : complexity-stability implications*. In Belgrano, A., Scharler, U.M., Dunne, J. et Ulanowicz, R.E (eds), *Aquatic food webs : an ecosystem approach*. Oxford University Press, New York, USA.
- Duplisea, D.E. et Kerr, S.R. (1995). Application of a biomass size spectrum model to demersal fish data from the Scotian Shelf. *Journal of Theoretical Biology*, 177, 263–269.
- Duplisea, D.E., Kerr, S.R. et Dickie, L.M. (1997). Demersal fish biomass size spectra on the Scotian Shelf, Canada : species replacement at the shelfwide scale. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54, 1725–1735.
- Elton, C. (1927). *Animal ecology*. Sidgwick & Jackson, London, UK.
- Emmerson, M. et Yearsley, J.M. (2004). Weak interactions, omnivory and emergent food-web properties. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 271, 397–405.
- Essington, T.E., Kitchell, J.F. et Walters, C.J. (2001). The von Bertalanffy growth function, bioenergetics, and the consumption rates of fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58, 2129–2138.
- Fagan, W.F. (1997). Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *American Naturalist*, 150, 554–567.
- Failler, P., Van de Walle, G., Lecrivain, N., Himbes, A. et Lewins, R. (2003). *Fish consumption in the European Union in 2015 and 2030*. FAO, Rome, Italy.
- Failler, P. (ed) (2003). *Assessment Method Reviews ; Economics, Ecology and Biology Frameworks ; Regional expectancies ; Case Study Presentations*, PECHDEV Report No 1, EU funded Project QLRT-2000-02277. CEMARE, University of Portsmouth, UK.
- Failler, P. (ed) (2004). *Static CGEM, biological model and SAM presentations*, PECHDEV Report No 2, EU funded Project QLRT-2000-02277. CEMARE, University of Portsmouth, UK.
- FAO (1995). *Code de conduite pour une pêche responsable*. FAO, Rome, Italy.
- FAO (1996). *The precautionary approach to marine capture fisheries and species introductions*. FAO, Rome, Italy.
- FAO (1998). *A short review of precautionary reference points and some proposals of their use in data-poor situations*. FAO Fisheries Technical Paper No 379. FAO, Rome, Italy.

- FAO (2001). *Indicateurs pour le développement durable des pêcheries marines*. Directives techniques pour une pêche responsable No 8. FAO, Rome, Italie.
- FAO (2002). *The state of world fisheries and aquaculture*. FAO, Rome, Italy.
- FAO (2004). *The state of world fisheries and aquaculture*. FAO, Rome, Italy.
- Finnoff, D. et Tschirhart, J. (2004). Linking dynamic economic and ecological CGE models. *Manuscrit non publié*.
- Fischer, J., Haedrich, R.L. et Sinclair, P.R. (1997). *Interecosystem impacts of forage fish fisheries*. In *Forage fishes in marine ecosystems, Proceedings of the International Symposium on the Role of Forage Fishes in Marine Ecosystems*. Alaska Sea Grant Program Rep. No. 97-01. University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, Alaska, pp. 311–321.
- Floeter, J. et Temming, A. (2003). Explaining diet composition of North Sea cod (*Gadus morhua*) : prey size preference vs. prey availability. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60, 140–150.
- Forest, A. (2001). *Ressources halieutiques hors quotas du Nord Est Atlantique : bilan des connaissances et analyse de scénarios d'évolution de la gestion*. Rapport de contrat Ifremer MAPA 99-1-03-01 (2 volumes).
- Fox, W.W.Jr. (1970). An exponential surplus yield model for optimizing exploited fish populations. *Transactions of the American Fisheries Society*, 99, 80–88.
- Fox, W.W.Jr. (1975). Fitting the generalized stock production by least-squares and equilibrium approximation. *US Fisheries Bulletin*, 73, 23–37.
- France, R.L. (1997). $\delta^{15}\text{N}$ examination of the Lindeman-Hutchinson-Peters theory of increasing omnivory with trophic height in aquatic foodwebs. *Researches on Population Ecology*, 39, 121–125.
- Francis, R.C.C. et Shotton, R. (1997). "Risk" in fisheries management : a review. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54, 1699–1715.
- Froese, R. et Pauly, D. (2000). *Fishbase 2000, Concepts, design and data sources*. ICLARM, Los Baños, Laguna, Philippines.
- Froese, R., Piatkowski, U., Garthe, S. et Pauly, D. (2001). A preliminary comparison of the trophic structure of some large marine ecosystems. *CM 2001/T : 07 (mimeo)*.
- Fréon, P. (1991). *L'introduction d'une variable climatique dans les modèles globaux de production*. In Cury, P. et Roy, C. (eds), *Pêcheries ouest Africaines. Variabilité, instabilité et changement*. Paris, France.
- Fry, F.E.J. (1949). Statistics of a lake trout fishery. *Biometrics*, 5, 27–67.
- Fulton, E.A., Parslow, J.S., Smith, A.D.M. et Johnson, C.R. (2004a). Biogeochemical marine ecosystem models II : the effect of physiological detail on model performance. *Ecological Modelling*, 173, 371–406.
- Fulton, E.A., Smith, A.D.M. et Johnson, C.R. (2003a). Effect of complexity on marine ecosystem models. *Marine Ecology Progress Series*, 253, 1–16.
- Fulton, E.A., Smith, A.D.M. et Johnson, C.R. (2003b). Mortality and predation in ecosystem models : is it important how these are expressed ?. *Ecological Modelling*, 169, 157–178.

- Fulton, E.A., Smith, A.D.M. et Jonhson, C.R. (2004b). Biogeochemical marine ecosystem models I : IGBEM – a model of marine bay ecosystems. *Ecological Modelling*, 174, 267–307.
- Fulton, E.A., Smith, A.D.M. et Punt, A.E. (2005). Which ecological indicators can robustly detect effects of fishing?. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 540–551.
- Fussman, G.F. et Heber, G. (2002). Food web complexity and chaotic population dynamics. *Ecology Letters*, 5, 394–401.
- Gabriel, W.L. et Mace, P.M. (1999). A review of biological reference points in the context of the precautionary approach. *Proceedings, 5th NMFS NSAW*, 34–45.
- Garcia, S.M. et Cochrane, K.L. (2005). Ecosystem approach to fisheries : a review of implementation guidelines. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 311–318.
- Garcia, S.M. et De Leiva Moreno, I. (2003). *Global overview of marine fisheries. In Sinclair, M. et Valdimarsson, G. (eds), Responsible fisheries in the marine ecosystem*. FAO and CAB international. Rome, Italy and Wallingford, UK, pp. 1–24.
- Garcia, S.M., Sparre, P. et Csirke, J. (1989). Estimating surplus production and maximum sustainable yield from biomass data when catch and effort time series are not available. *Fisheries Research*, 8, 13–23.
- Garcia, S.M. et Staples, D.J. (2000). Sustainability reference systems and indicators for responsible marine capture fisheries : a review of concepts and elements for a set of guidelines. *Marine Freshwater Resources*, 51, 385–426.
- Garcia, S.M., Staples, D.J. et Chesson, J. (2000). The FAO guidelines for the development and use of indicators for sustainable development of marine capture fisheries and an Australian example of their application. *Ocean and Coastal Management*, 43, 537–556.
- Garcia, S.M., Zerbi, A., Do Chi, T. et Lasserre, G. (2003). *The ecosystem approach to fisheries. Issues, terminology, principles, institutional foundations, implementation and outlook*. FAO, Rome, Italy.
- Garibaldi, L. et Limongelli, L. (2003). *Trends in oceanic captures and clustering of large marine ecosystems. Two studies based on the FAO capture database*. FAO Fisheries Technical paper No 435. FAO, Rome, Italy.
- Garrison, L. et Link, J. (2003). *An expanded multispecies Virtual Populatoin Analysis approach (MSVPA-X) to evaluate predator-prey interactions in exploited fish ecosystems. Version 1.0alpha. Users manual and model description*.
- Garrison, L.P. et Link, J.S. (2000). Dietary guild structure of the fish community in the Northeast United States Continental Shelf Ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 202, 231–240.
- Garrod, D.-J. (1969). Empirical assessments of catch effort relationship in the North Atlantic cod stocks. *Research Bulletin ICNAF*, 6, 26–34.
- Gascuel, D. (1994). *Modélisation de la dynamique des stocks exploités par la pêche artisanale sénégalaise : intérêts, limites et contraintes de l'approche structurale*. In Gérard, M.B., Diouf, T. et Fonteneau, A. (eds), *L'évaluation des ressources exploitables par la pêche artisanale sénégalaise*. ORSTOM, Paris, France, pp. 385–403.

- Gascuel, D. (2002). *Un modèle écosystémique structuré par niveau trophique : approche théorique de l'impact de la pêche sur la biomasse, la production halieutique et la dynamique des écosystèmes marins exploités*. In Biseau, A., Gascuel, D. et Laloë, F. (eds), *Halieutique : complexité et décision*. Ifremer, Lorient, France.
- Gascuel, D. (2005). The trophic-level based model : a theoretical approach of fishing effects on marine ecosystems. *Ecological Modelling*, 189, 315–332.
- Gascuel, D., Bozec, Y.-M., Chassot, E., Colomb, A. et Laurans, M. (2005). The trophic spectrum : theory and application as an ecosystem indicator. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 443–452.
- Gascuel, D. et Chassot, E. (Soumis). The catch trophic spectrum analysis (CTSA) : a method to estimate fishing rates and biomass at the ecosystem scale. *Fourth World Fisheries Congress Book chapter*.
- Gascuel, D. et Ménard, F. (1997). Assessment of a multispecies fishery in Senegal, using production models and diversity indices. *Aquatic Living Resources*, 10, 281–288.
- Gavaris, S. (1988). *An adaptative framework for the estimation of population size*. Canadian Atlantic Fisheries Scientific Advisory Committee Research Document.
- Gilbert, C.H. (1913). Age at maturity of the Pacific coast salmon of the genus *Onchorynchus*. *Report of the British Colombia Provincial Fisheries Commission for 1912*, pp. 57–70.
- Gislason, H. (1999). Single and multispecies reference points for Baltic fish stocks. *ICES Journal of Marine Science*, 56, 571–583.
- Gislason, H. (2003). *The effects of fishing on non-target species and ecosystem structure and function*. In Sinclair, M. et Valdimarsson, G. (eds), *Responsible fisheries in the marine ecosystem*. FAO and CAB international. Rome, Italy and Wallingford, UK, pp. 255–274.
- Gislason, H. et Helgason, T. (1985). Species interaction in assessment of fish stocks with special application to the North Sea. *Dana*, 5, 1–44.
- Gislason, H. et Rice, J.C. (1998). Modelling the response of size and diversity spectra of fish assemblages to changes in exploitation. *ICES Journal of Marine Science*, 55, 362–370.
- Gislason, H., Sinclair, M., Sainsbury, K. et O'Boyle, R. (2000). Symposium overview : incorporating ecosystem objectives within fisheries management. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 468–475.
- Goñi, R. (1998). Ecosystem effects of marine fisheries : an overview. *Ocean and Coastal Management*, 40, 37–64.
- Gohin, A., Guyomard, H. et Le Moüel, C. (1998). *L'analyse des politiques agricoles en équilibre général : l'exemple du modèle d'équilibre général de l'agriculture et de l'agro-alimentaire français (MEGA AF)*. INRA Sciences sociales. Recherche en économie et sociologies rurales, 4.
- Gordon, H.S. (1954). The economic theory of a common property resource : the fishery. *Journal of Political Economy*, 62, 124–142.
- Graham, M. (1935). Modern theory of exploiting a fishery and application to North Sea trawling. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 10, 264–274.

- Gréboval, D. (ed.) (1999). *Managing fishing capacity : selected papers on underlying concepts and issues*. FAO Fisheries Technical Paper No 386. Rome, FAO, Italy.
- Greenacre, M. et Blasius, J. (1994). *Correspondence analysis in the social sciences*. Academic Press, London.
- Greenstreet, S.P.R., Bryant, A.D., Broekhuizen, N., Hall, S.J. et Heath, M.R. (1997). Seasonal variation in the consumption of food by fish in the North Sea and implications for food web dynamics. *ICES Journal of Marine Science*, 54, 243–266.
- Gregg, W.W. et Casey, N.W. (2004). Global and regional evaluation of the SeaWiFS chlorophyll data set. *Remote Sensing of Environment*, 93, 463–479.
- Gros, P. (2001). *Modélisation de la dynamique des populations animales marines exploitées par la pêche. Acquis, limites et perspectives*. Habilitation à Diriger les recherches (HDR). Ifremer.
- Guitton, J., Dintheer, C., Dunn, M., Morizur, Y. et Têtard, A. (2003). *Atlas des pêcheries de la Manche*. Ifremer, Brest, France.
- Gulland, J.A. (1965). Estimation of mortality rates. *Annex to Arctic Fisheries Working Group Report (mimeo)*.
- Gulland, J.A. (1971). *The fish resources of the ocean*. Fishing News (Books), West Byfleet, UK.
- Gulland, J.A. et Boerema, L.K. (1973). Scientific advice on catch levels. *Fisheries Bulletin*, 71, 325–335.
- Hall, S. J. (1999). *The effects of fishing on marine ecosystems and communities*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Hampton, J., Sibert, J.R., Kleiber, P. et Maunder, M.N. and Harley, S.J. (2005). Decline of Pacific tuna populations exaggerated?. *Nature*, 434, E1–E2.
- Harvey, C.J., Cox, S.P., Essington, T.E., Hansson, S. et Kitchell, J.F. (2003). An ecosystem model of food web and fisheries interactions in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 60, 939–950.
- Hastie, T. et Tibshirani, R. (1990). *Generalized Additive Models*. Chapman & Hall, London, UK.
- Helgason, T. et Gislason, H. (1979). VPA-analysis with species interaction due to predation. *ICES CM 1979/G : 52 (mimeo)*.
- Hilborn, R. (2004). Ecosystem-based fisheries management : the carrot or the stick ? In Browman H.I. et Stergiou, K.I. (eds), Perspectives on ecosystem-based approaches to the management of marine resources. *Marine Ecology Progress Series*, 274, 275–278.
- Hilborn, R. et Mangel, M. (1997). *The Ecological detective : confronting models with data. Monographs in population biology*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Hilborn, R. et Walters, C. J. (1992). *Quantitative fisheries stock assessment. Choice, dynamics and uncertainty*. Chapman & Hall, New York, USA.
- Hislop, J.R.G. (1996). Changes in North Sea gadoid stocks. *ICES Journal of Marine Science*, 53, 1146–1156.

- Hjort, J. et Petersen, C.G.J. (1905). Short review of the results of the International Fisheries Investigations. *Rapport du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 3, Appendix G.
- Holling, C.S. (1959). The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Canadian Entomologist*, 91, 293–320.
- Hollingworth, C.E. (ed) (2000). *Ecosystem effects of fishing*. ICES Journal of Marine Science, 57, 465–792.
- Hollowed, A.B., Bax, N., Beamish, R., Collie, J., Fogarty, M., Livingston, P., Pope, J. et Rice, J.C. (2000). Are multispecies models an improvement on single-species models for measuring fishing impacts on marine ecosystems?. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 707–719.
- Hoover, E. et Giarratani, F. (1999). *An introduction to regional economics*. Regional Research Institute, Morgantown, West Virginia University, Virginia, USA.
- Hotelling, H. (1933). Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *Journal of Education and Psychology*, 24, 417–441, 489–520.
- Hérault, N. (2004). *Un modèle d'équilibre général calculable (MEGC) pour évaluer les effets de l'ouverture au commerce international : le cas de l'Afrique du Sud*. Document de travail DT/102/2004. Université Montesquieu, Bordeaux IV, France.
- Hughes, T.P. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265, 1547–1551.
- Huret, M. (2005). *Apport des données « couleur de l'eau » à la modélisation couplée physique-biogéochimie en milieu dynamique côtier. Application au Río de la Plata et au Golfe de Gascogne*. Thèse pour l'obtention du diplôme de Docteur de l'Université Toulouse III - Paul Sabatier, spécialité Océanographie Physique et Biologique, Toulouse, France.
- Hurlbert, S.H. (1971). The non-concept of species diversity : a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52, 577–586.
- Hutchings, J.A. (2000). Collapse and recovery of marine fishes. *Nature*, 406, 882–885.
- Hutchings, J.A. et Myers, R.A. (1994). What can be learned from the collapse of a renewable resource? Atlantic cod, *Gadus morhua*, of Newfoundland and Labrador. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51, 2126–2146.
- Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals?. *American Naturalist*, 93, 145–159.
- Huxley, T.B. (1884). Inaugural address. *Fisheries Exhibition Literature*, 4, 1–22.
- Hyslop, E.J. (1980). Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17, 411–429.
- ICES (1997). Report of the comprehensive fishery evaluation working group. *ICES CM 1997/15 (mimeo)*.
- ICES (2003a). Report of the ICES Advisory Committee on Ecosystems. *ICES Cooperative Research Report No. 262*.
- ICES (2003b). Report of the working group on nephrops stocks. *ICES CM 2003/ACFM : 18*.

- ICES (2003c). Report of the Working Group on the assessment of northern shelf demersal stocks. *ICES CM 2003/ACFM* : 04.
- ICES (2003d). Report of the Working Group on the assessment of southern shelf demersal stocks. *ICES CM 2003/ACFM* : 03.
- ICES (2004). Report of the working group on the assessment of demersal stocks in the North Sea and Skagerrak. *ICES CM 2004/ACFM* : 07.
- ICES (2005). Report of the working group on the assessment of southern shelf stocks of Hake, Monk and Megrin. *ICES CM 2005/ACFM* : 02.
- Jackson, J.B.C., Kirby, M.X., Berger, W.H., Bjorndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J.A., Hughes, T.P., Kidwell, S., Lange, C.B., Lenihan, H.S., Pandolfi, J.M., Peterson, C.H., Steneck, R.S., Tegner, M.J. et Warner, R.R. (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293, 629–638.
- Jennings, S. et Blanchard, J.L. (2004). Fish abundance with no fishing : predictions based on macroecological theory. *Journal of Animal Ecology*, 73, 632–642.
- Jennings, S., Dinmore, T.A., Duplisea, D.E., Warr, K.J. et Lancaster, J.E. (2001a). Trawling disturbance can modify benthic production processes. *Journal of Animal Ecology*, 70, 459–475.
- Jennings, S. et Dulvy, N. (2005). Reference points and reference directions for size-based indicators of community structure. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 397–404.
- Jennings, S., Greenstreet, S., Hill, L., Piet, G., Pinnegar, J.K. et Warr, K.J. (2002a). Long-term trends in the trophic structure of the North Sea fish community : evidence from stable-isotope analysis, size spectra and community metrics. *Marine Biology*, 141, 1085–1097.
- Jennings, S., Greenstreet, S.P.R. et Reynolds, J.D. (1999). Structural change in an exploited fish community : a consequence of differential fishing effects on species with contrasting life histories. *Journal of Animal Ecology*, 68, 617–627.
- Jennings, S. et Kaiser, M.J. (1998). The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in Marine Biology*, 34, 203–302.
- Jennings, S. et Mackinson, S. (2003). Abundance-body mass relationships in size-structured food webs. *Ecology Letters*, 6, 971–974.
- Jennings, S., Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C. et Boon, T.W. (2001b). Weak cross-species relationships between body-size and trophic level belie powerful size-based trophic structuring in fish communities. *Journal of Animal Ecology*, 70, 934–944.
- Jennings, S., Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C. et Warr, K.J. (2002b). Linking size-based and trophic analyses of benthic community structure. *Marine Ecology Progress Series*, 226, 77–85.
- Jennings, S., Reynolds, J.D. et Mills, S.C. (1998). Life history correlates of responses to fisheries exploitation. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 265, 333–339.

- Jennings, S., Warr, K.J. et Mackinson, S. (2002c). Use of size-based production and stable isotope analyses to predict trophic transfer efficiencies and predator-prey body mass ratios in food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 240, 11–20.
- Jones, R. (1961). The assessment of the long-term effects of changes in gear selectivity and fishing effort. *Marine Resources of Scotland*, 2, 19p.
- Jost, C. (1998). *Comparing predator-prey models qualitatively and quantitatively with ecological time-series data*. Thèse pour l'obtention du diplôme de Docteur de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon, Paris, France.
- Jurado-Molina, J. et Livingston, P. (2002). Climate-forcing effects on trophically linked ground-fish populations : implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59, 1941–1951.
- Kaiser, M.J. (1998). Significance of bottom-fishing disturbance. *Conservation Biology*, 12, 1230–1235.
- Kaiser, M.J., Collie, J.S., Hall, S.J., Jennings, S. et Poiner, I.R. (2002). Modification of marine habitats by trawling activities : prognosis and solutions. *Fish and Fisheries*, 3, 114–136.
- Kaiser, M.J., Ramsay, K., Richardson, C.A., Spence, F.E. et Brand, A.R. (2000). Chronic fishing disturbance has changed shelf sea benthic community structure. *Journal of Animal Ecology*, 69, 494–503.
- Karpouzi, V.S. et Stergiou, K.I. (2003). The relationships between mouth size and shape and body length for 18 species of marine fishes and their trophic implications. *Journal of Fish Biology*, 62, 1353–1365.
- Kennedy, T.A., Naeem, S., Howe, K.M., Knops, J.M.H., Tilman, D. et Reich, P. (2002). Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*, 417, 636–638.
- Kent, G. (1997). Fisheries, food security, and the poor. *Food Policy*, 22, 393–404.
- Kerr, S.R. (1974). Theory of size distribution in ecological communities. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 31, 1859–1862.
- Kerr, S.R. et Dickie, L.M. (2001). *The Biomass Spectrum. A predator-prey theory of aquatic production*. Columbia University Press, New York, USA.
- Kerr, S.R. et Ryder, R.A. (1989). Current approaches to multispecies analyses of marine fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46, 528–534.
- King, B.B. (1985). "What is a SAM?" In Pyatt, G. et Round, J.I. (eds), *Social accounting matrices, a basis for planning*. The World Bank, Washington D.C., USA.
- Kline, T.C. Jr. et Pauly, D. (1998). Cross-validation of trophic level estimates from a mass-balance model of Prince William Sound using $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ data. *Fishery stock assessment models. Alaska Sea Grant college program, AK-SG-98-01*, 693–702.
- Klyashtorin, L.B. (1998). Long-term climate change and main commercial fish production in the Atlantic and Pacific. *Fisheries Research*, 37, 115–125.
- Kooijman, S.A.L.M. (2000). *Dynamic energy and mass budgets in biological systems*. Cambridge University Press, UK.

- Koslow, J.A., Boehlert, G.W., Gordon, J.D.M., Haedrich, R.L., Lorange, P. et Parin, N. (2000). Continental slope and deep-sea fisheries : implications for a fragile ecosystem. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 548–557.
- Kozlovsky, D.G. (1968). A critical evaluation of the trophic level concept. I. Ecological efficiencies. *Ecology*, 49, 48–60.
- Kurien, J. (2001). *Droits d'accès, gestion de la ressource et gouvernance, Elaboration d'un cadre institutionnel pour le pêche mondiale*. CRISLA Collectif Pêche et Développement, Branche Française du Forum mondial des pêcheurs (WFF).
- Laë, R., Écoutin, J.-M. et Kantoussan, J. (2004). The use of biological indicators for monitoring fisheries exploitation : application to man-made reservoirs in Mali. *Aquatic Living Resources*, 17, 95–105.
- Lackey, R.T. (1998). Seven pillars of ecosystem management. *Landscape and Urban Planning*, 40, 21–30.
- Laloë, 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.
- Laloë, F. (1995). Should surplus production models be fishery description tools rather than biological models?. *Aquatic Living Resources*, 8, 1–16.
- Lankester, E.R. (1884). The scientific results of the exhibition. *Fisheries Exhibition Literature*, 4, 405–442.
- Larkin, P.A. (1963). Interspecific competition and exploitation. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 20, 647–678.
- Larkin, P.A. (1977). An epitaph for the concept of maximum sustained yield. *Transaction of the American Fisheries Society*, 106, 1–11.
- Larkin, P.A. (1996). Concepts and issues in marine ecosystem management. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 6, 139–164.
- Lassen, H. et Sparholt, H. (2000). *ICES framework for the implementation of the precautionary approach in fisheries management advice*. ACFM.
- Laubier, L. (2003). *Exploitation et surexploitation des ressources marines vivantes*. Rapport sur la science et la technologie No 17, Tec & Doc Lavoisier.
- Laurans, M. (2005). *Évaluation des ressources halieutiques en Afrique de l'ouest : dynamique des populations et variabilité écologique*. Thèse pour l'obtention du Diplôme de docteur de l'École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, mention Halieutique, Rennes, France.
- Laurans, M., Barry-Gérard, M. et Gascuel, D. (2003). *Diagnostics de cinq stocks sénégalais par l'approche globale (Galeoides decadactylus, Pagellus bellottii, Pseudupeneus prayensis, Sparus caeruleostictus, Epinephelus aeneus)*. In Gascuel, D., Barry-Gérard, M., Laurans, M. et Sidibé, A. (eds), *Evaluation des stocks démersaux en Afrique du Nord-Ouest*. Travaux du groupe « Analyses monospécifiques » du projet SIAP. COPACE/PACE Séries 03/65, FAO, Rome, Italie.

- Laurans, M., Gascuel, D., Chassot, E. et Thiam, D. (2004). Changes in the trophic structure of fish demersal communities in West Africa in the three last decades. *Aquatic Living Resources*, 17, 163–173.
- Laurec, A. (1993). *Étalonnage de l'analyse des cohortes en halieutique*. In Lebreton, J.D. et Asselain, B. (eds), *Biométrie et Environnement*. Masson, Paris, France, pp. 205–239.
- Laurec, A. et Le Guen, J.-C. (1981). *Dynamique des populations marines exploitées. Tome 1, Concepts et modèles*. Rapports scientifiques et techniques No 45, CNEXO, Brest, France.
- Laurec, A. et Shepherd, J.G. (1983). On the analysis of catch and effort data. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 41, 81–84.
- Le Boulanger, J.-M. (2001). *Douarnenez de 1800 à nos jours*. Essai de géographie historique sur l'identité d'une ville, Presses Universitaires de Rennes, Rennes, France.
- Le Loc'h, F. (2004). *Structure, fonctionnement, évolution des communautés benthiques des fonds meubles exploités du plateau continental Nord Gascogne*. Thèse pour l'obtention du diplôme de Docteur de l'Université de Bretagne Occidentale, spécialité Océanologie Biologique, Brest, France.
- Le Loc'h, F. et Hily, C. (2005). Stable carbon and nitrogen isotope analysis of *Nephrops norvegicus*/*Merluccius merluccius* fishing grounds in the Bay of Biscay (Northeast Atlantic). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62, 123–132.
- Lebart, L. (1994). *Complementary use of correspondence analysis and cluster analysis*. In Greenacre, M. et Blasius, J. (eds), *Correspondence Analysis in the Social Sciences*. Academic Press, London.
- Lebart, L., Morineau, A. et Piron, M. (1997). *Statistique exploratoire multidimensionnelle*. Dunod, Paris.
- Legendre, P. et Legendre, L. (1998). *Numerical ecology*. Elsevier Science, New York, USA.
- Lemoine, M. et Pawson, M. (1993). *Identification biogéographique des principaux stocks exploités en Manche, relations avec ceux des régions voisines*. Rapport interne Ifremer DRV 93-028, MAFF.
- Leontief, W. (1936). Quantitative Input-Output relations in the economic system of the United States. *Review of Economics and Statistics*, 18, 105–125.
- Lesueur, M. et Boude, J.-P. (2005). *Évaluation du poids économique de la pêche professionnelle : analyse des effets induits par la pêche côtière des quartiers maritimes d'Auray et de Vannes (Mor-Braz)*. Contrat Plan État Région, Agrocampus Rennes – Ifremer – Cedem, Rennes, France.
- Lett, P.F. et Kohler, A.C. (1976). Recruitment : a problem of multispecies interaction and environmental perturbations, with special reference to Gulf of St. Lawrence Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 33, 1353–1371.
- Levine, S.H. (1980). Several measures of trophic structure applicable to complex food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 83, 195–207.
- Lewy, P. et Vinther, M. (2004). *A stochastic age-length-structured multispecies model applied to North Sea stocks*. ICES CM 2004/FF : 20 (mimeo).

- Lindeman, R.L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23, 399–418.
- Link, J.S. (2002a). Does food web theory work for marine ecosystems?. *Marine Ecology Progress Series*, 230, 1–9.
- Link, J.S. (2002b). Ecological considerations in fisheries management : when does it matter?. *Fisheries*, 27, 10–17.
- Link, J.S. (2002c). What does ecosystem-based fisheries management mean?. *Fisheries*, 27, 18–21.
- Link, J.S. (2005). Translating ecosystem indicators into decision criteria. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 569–576.
- Link, J.S., Brodziak, J.K.T., Edwards, S.F., Overholtz, W.J., Mountain, D., Jossi, J.W., Smith, T.D. et Fogarty, M.J. (2002). Marine ecosystem assessment in a fisheries management context. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59, 1429–1440.
- Link, J.S. et Garrison, L.P. (2002). Changes in piscivory associated with fishing induced changes to the finfish community on Georges Bank. *Fisheries Research*, 55, 71–86.
- Livingston, P.A., Aydin, K., Boldt, J., Ianelli, J. et Jurado-Molina, J. (2005). A framework for ecosystem impacts assessment using an indicator approach. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 592–597.
- Livingston, P.A. et Jurado-Molina, J. (2000). A multispecies virtual population analysis of the eastern Bering Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 294–299.
- Longhurst, A. (1998). *Ecological geography of the sea*. Academic Press, San Diego, USA.
- Longhurst, A.R., Sathyendranath, S., Platt, T. et Caverhill, C. (1995). An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *Journal of Plankton Research*, 17, 1245–1271.
- Lorance, P., Dupouy, H. et Allain, V. (2001). Assessment of the roundnose grenadier (*Coryphaenoides rupestris*) stock in the Rockall Trough and neighbouring areas (ICES Sub-areas V-VII). *Fisheries Research*, 51, 151–163.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. et Wardle, D.A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning : current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804–808.
- Lotka, A. J. (1924). *Elements of physical biology*. Williams and Wilkins, Baltimore, USA.
- Luczkovich, J.J., Borgatti, S.P., Jonhson, J.C. et Everett, M.G. (2003). Defining and measuring trophic role similarity in food webs using regular equivalence. *Journal of Theoretical Biology*, 220, 303–321.
- Ludwig, D., Hilborn, R. et Walters, C. (1993). Uncertainty, resource exploitation, and conservation : lessons from history. *Nature*, 260, 17–18.
- Ludwig, D. et Walters, C.J. (1985). Are age-structured models appropriate for catch-effort data?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42, 1066–1072.
- MacArthur, R.H. (1955). Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36, 533–536.

- Mace, P.M. (1994). Relationships between common biological reference points used as thresholds and targets of fisheries management strategies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51, 110–122.
- Mace, P.M. (2001). A new role for MSY in single-species and ecosystem approaches to fisheries stock assessment and management. *Fish and Fisheries*, 2, 2–32.
- Mace, P.M. (2004). In defence of fisheries scientists, single-species models and other scapegoats : confronting the real problems. In Browman H.I. et Stergiou K.I. (eds), Perspectives on ecosystem-based approaches to the management of marine resources. *Marine Ecology Progress Series*, 274, 285–291.
- Mace, P.M. et Gabriel, W.L. (1999). Evolution, scope, and current applications of the precautionary approach in fisheries. *Proceedings, 5th NMFS NSAW*, 65–73.
- Magnusson, K.G. (1995). An overview of the multispecies VPA - theory and applications. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 5, 195–212.
- Mahévas, S. et Pelletier, D. (2004). ISIS-Fish, a generic and spatially explicit simulation tool for evaluating the impact of management measures on fisheries dynamics. *Ecological Modelling*, 171, 65–84.
- Malthus, T.R. (1798). An essay on the principle of population as it affects the future improvement of society, with remarks on the speculations of M. Godwin, M. Condorcet and other writers. *Annotations in the New Encyclopedia Britannica*, Vol. 8, 15th edition, 1993.
- Malvarosa, L. et Pinello, D. (2004). A social accounting matrix for local fishery assessment (LF-SAM). *XVIth EAFE Conference Proceedings, Rome April 2004*.
- Marchal, P., Ulrich, C., Korsbrekke, K., Pastoors, M. et Rackham, B. (2002). A comparison of three indices of fishing power on some demersal fisheries of the North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 59, 604–623.
- Marchal, P.J. (1996). *Managing fisheries with multi-annual strategies : examples from the Celtic Sea*. Degree of Doctorate of Philosophy, University of East Anglia, Norwich, Norfolk, UK.
- Martinez, N.D. (1991). Artifacts or attributes? Effects of resolution on the little rock lake food web. *Ecological Monographs*, 61, 367–392.
- Martinez, N.D. (1995). *Unifying ecological subdisciplines with ecosystem food webs*. In Jones, C.G. et Lawton, J.H. (eds), *Linking species and ecosystems*. Chapman & Hall, London, UK.
- Maunder, M.N. (2003). Letter to the Editor. Is it time to discard the Schaefer model from the stock assessment scientist's toolbox?. *Fisheries Research*, 61, 145–149.
- Maury, O. (1996). A generalized stock-recruitment relationship fitted to the observed yield : implications for the recruitment dynamic. *Aquatic Living Resources*, 9, 291–304.
- Maury, O. (2000). A multi-fleet age-structured statistical model to assess fishery dynamics in a Bayesian context. *ICCAT Meeting on Yellowfina Tuna Stock Assessment. Cumana 10-15/07/00, SCRS/00/80*, 6p.

- May, R.M. (1973). Qualitative stability in model ecosystems. *Ecology*, 54, 638–641.
- May, R.M. (1976). *Theoretical ecology. Principles and applications*. Blackwell Scientific Publishers.
- May, R.M., Beddington, J.R., Clark, C.W., Holt, S.J. et Laws, R.M. (1979). Management of multispecies fisheries. *Science*, 205, 267–277.
- McAllister, M.K. et Kirkwood, G.P. (1998). Bayesian stock assessment : a review and example application using the logistic model. *ICES Journal of Marine Science*, 55, 1031–1060.
- McCann, K.S. (2000). The diversity-stability debate. *Nature*, 405, 228–233.
- McCann, K.S. et Hastings, A. (1997). Re-evaluating the omnivory-stability relationship in food webs. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 264, 1249–1254.
- McCann, K.S., Hastings, A. et Huxel, G.R. (1998). Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395, 794–798.
- McGoodwin, J.R. (2003). *Comprendre la culture des communautés de pêcheurs : élément fondamental pour la gestion des pêches et la sécurité alimentaire*. Document technique sur les pêches No 401. FAO, Rome, Italy.
- McGowan, J.A., Cayan, D.R. et Dorman, L.M. (1998). Climate-ocean variability and ecosystem response in the northeast Pacific. *Science*, 281, 210–217.
- McGregor, P. et McNicoll, I. (1992). The impact of forestry on output in the UK and its member countries. *Regional Studies*, 26, 69–79.
- Mesnil, B. (1980). Théorie et pratique de l'analyse des cohortes. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 44, 119–155.
- Mesnil, B. (2003). *Dynamique des populations exploitées et principaux modèles démographiques appliqués à la gestion des pêches*. In Laubier, L. (coord), *Exploitation et surexploitation des ressources marines vivantes*. Rapport sur la science et la technologie No 17, Tec & Doc Lavoisier.
- Micheli, F. (1999). Eutrophication, fisheries, and consumer-resource dynamics in marine pelagic ecosystems. *Science*, 285, 1396–1398.
- Millischer, L. (2000). *Modélisation individu centrée des comportements de recherche des navires de pêche. Approche générique spatialement explicite par systèmes multi-agents. Intérêt pour l'analyse des stratégies et des puissances de pêche*. Thèse pour l'obtention du diplôme de Docteur de l'École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, mention Halieutique, Rennes, France.
- Millisher, L., Gascuel, D. et Biseau, A. (1999). Estimation of the overall fishing power : a study of the dynamics and fishing strategies of Brittany's industrial fleets. *Aquatic Living Resources*, 12, 89–103.
- Mills, L.S., Soulé, M.E. et Doak, D.F. (1993). The keystone-species concept in ecology and conservation. *Bioscience*, 43, 219–224.
- Mélin, F. (2003). *Potentiel de la télédétection pour l'analyse des propriétés optiques du système océan-atmosphère et application à l'estimation de la photosynthèse phytoplanctonique*. Thèse pour l'obtention du diplôme de Docteur de l'Université Paul Sabatier, Toulouse, spécialité Optique Marine, Toulouse, France.

- Moloney, C.L., Jarre, A., Arancibia, H., Bozec, Y.-M., Neira, S., Roux, J.-P. et Shannon, L.J. (2005). Comparing the Benguela and Humboldt marine upwelling ecosystems with indicators derived from inter-calibrated models. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 493–502.
- Morizur, Y., Pouvreau, S. et Guénolé, A. (1996). *Les rejets dans les pêches artisanales françaises de Manche Occidentale*. Editions Ifremer, Pêches Maritimes, Brest, France.
- Mullon, C., Cury, P. et Shannon, L.J. (2004). Viability model of trophic interactions. *Natural Resource Modeling*, 17, 27–58.
- Mullon, C., Fréon, P. et Cury, P. (2005). The dynamics of collapse in world fisheries. *Fish and Fisheries*, 6, 111–120.
- Munro, G. et Sumaila, U.R. (2002). The impact of subsidies upon fisheries management and sustainability. The case of the North Atlantic. *Fish and Fisheries*, 3, 233–290.
- Murawski, S.A. (2000). Definitions of overfishing from an ecosystem perspective. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 649–658.
- Murawski, S.A. et Idoine, J.S. (1992). Multispecies size composition : a conservative property of exploited fishery system ?. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 14, 79–85.
- Murdoch, W.W. (1966). "Community structure, population control, and competition". A critique. *American Naturalist*, 100, 219–226.
- Myers, R.A. (1998). When do environment-recruitment correlations work ?. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 8, 285–305.
- Myers, R.A., Hutchings, N.J. et N.J., Barrowman (1997). Why do fish stocks collapse ? The example of cod in eastern Canada. *Ecological Applications*, 7, 91–106.
- Myers, R.A. et Worm, B. (2003). Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*, 423, 280–283.
- Myers, R.A. et Worm, B. (2004). Extinction, survival, or recovery of large predatory fishes. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 12, 1–10.
- Nicholson, M. et Jennings, S. (2004). Testing candidate indicators to support ecosystem-based management : the power of monitoring surveys to detect temporal trends in fish community metrics. *ICES Journal of Marine Science*, 61, 35–42.
- NMFS (1998). *Magnusons-Stevens Act provisions. National standard guidelines, final rule. Code of federal regulations. 50 CFR Part 600, May 1, 1998*. National Marine Fisheries Service, U.S. Department of Commerce, Silver Spring, Maryland, pp. 24 212–24 237.
- OCDE (2003). *Examen des pêcheries dans les pays de l'OCDE*. Politiques et statistiques de bases.
- Odum, E.P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science*, 164, 262–270.
- Odum, W.E. et Heald, E.J. (1975). *The detritus- based food web of an estuarine mangrove community*. In Cronin, L.E. (ed), *Estuarine Research, vol.1, Chemistry Biology and the Estuarine system*. Academic Press, London, UK, pp. 265–286.
- Ofimer (2004). *Bilan annuel de production 2003 des pêches et de l'aquaculture*.

- Olsen, E.M., Heino, M., Lilly, G.R., Morgan, M.J., Brattey, J., Ernande, B. et Dieckmann, U. (2004). Maturation trends indicative of rapide evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature*, 428, 932–935.
- O'Neill, R.V. (2001). Is it time to bury the ecosystem concept ? (with full military honors, of course!). *Ecology*, 82, 3275–3284.
- Owens, N.J.P. (1987). Natural variations in ^{15}N in the marine environment. *Advances in Marine Biology*, 24, 389–451.
- Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R. et Kitchell, J.F. (1999). Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 483–488.
- Pahl-Wostl, C. (1997). Dynamic structure of a food web model : comparison with a food chain model. *Ecological Modelling*, 100, 103–123.
- Paine, R.T. (1969). A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist*, 100, 65–75.
- Parsons, L.S. et Lear, W.H. (2001). Climate variability and marine ecosystem impacts :a North Atlantic perspective. *Progress in Oceanography*, 49, 167–188.
- Paulik, G.J. (1973). Studies of the possible form of the stock-recruitment curve. *Rapports et Procès Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 164, 302–315.
- Pauly, D. (1995). Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(10), 430.
- Pauly, D. (1996). One hundred million tonnes of fish, and fisheries research. *Fisheries Research*, 25, 25–38.
- Pauly, D., Alder, J., Bennett, E., Christensen, V., Tyedmers, P. et Watson, R. (2003). The future of fisheries. *Science*, 302, 1359–1361.
- Pauly, D. et Christensen, V. (1995). Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374, 255–257.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R. et Torres, F.J. (1998a). Fishing down marine food webs. *Science*, 279, 860–863.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T.J., Sumaila, U.R., Walters, C.J., Watson, R. et Zeller, D. (2002). Towards sustainability in world fisheries. *Nature*, 418, 689–695.
- Pauly, D., Christensen, V. et Walters, C. (2000). Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 697–706.
- Pauly, D., Froese, R. et Christensen, V. (1998). How pervasive is "fishing down marine food webs" ?. *Science*, 282, 1383a.
- Pauly, D., Palomares, M.L., Froese, R., Sa-a, P., Vakily, M., Preikshot, D. et Wallace, S. (2001). Fishing down Canadian aquatic food webs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58, 51–62.
- Pauly, D., Trites, A.W., Capuli, E. et Christensen, V. (1998b). Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES Journal of Marine Science*, 55, 467–481.

- Pauly, D. et Watson, R. (2005). Background and interpretation of the 'Marine Trophic Index' as a measure of biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 360, 415–423.
- Pearl, R.J. et Reed, L.J. (1920). On the rate of growth of the population of the United States since 1750 and its mathematical representation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 6, 275–288.
- Pella, J.J. et Tomlinson, P.K. (1969). A generalized stock production model. *Bulletin of the Inter-American Tropical Tuna Commission*, 13, 420–496.
- Pennanguer, S. (2005). *Incertitude et concertation dans la gestion de la zone côtière*. Thèse pour l'obtention du diplôme de Docteur de l'École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, mention Halieutique, Rennes, France.
- Persson, L. (1999). Trophic cascades : abiding heterogeneity and the trophic level concept at the end of the road. *Oikos*, 85, 385–397.
- Piet, G.J. et Jennings, S. (2005). Response of potential fish community indicators to fishing. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 214–225.
- Piet, L. (2002). *Spatialisation d'un modèle d'équilibre général calculable pour l'étude de la localisation des activités agricoles à une échelle infra-nationale*. Thèse pour l'obtention du diplôme de Docteur de l'École Nationale du Génie Rural, des Eaux et Forêts, spécialité Sciences de l'Environnement, Paris, France.
- Pikitch, E.K., Santora, C., Babcock, E.A., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D.O., Dayton, P., Doukakis, P., Fluharty, D., Heneman, B., Houde, E.D., Link, J., Livingston, P.A., Mangel, M., McAllister, M.K., Pope, J. et Sainsbury, K.J. (2004). Ecosystem-based fishery management. *Science*, 305, 346–347.
- Pimm, S.L. et Lawton, J.H. (1977). Number of trophic levels in ecological communities. *Nature*, 268, 329–331.
- Pimm, S.L. et Lawton, J.H. (1978). On feeding on more than one trophic level. *Nature*, 275, 542–544.
- Pimm, S.L., Lawton, J.H. et Cohen, J.E. (1991). Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350, 669–674.
- Pinnegar, J.K., Jennings, S., O'Brien, C.M. et Polunin, N.V.C. (2002). Long-term changes in the trophic level of the Celtic Sea fish community and fish market price distribution. *Journal of Applied Ecology*, 39, 377–390.
- Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C. et Badalamenti, F. (2003a). Long-term changes in the trophic level of western Mediterranean fishery and aquaculture landings. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60, 222–235.
- Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C., Francour, P., Badalamenti, F., Chemello, R., Harmelin-Vivien, M.-L., Hereu, B., Milazzo, M., Zabala, M., D'Anna, G. et Pipitone, C. (2000). Trophic cascades in benthic marine ecosystems : lessons for fisheries and protected-area management. *Environmental Conservation*, 27, 179–200.
- Pinnegar, J.K., Trenkel, V.M., Tidd, A.N., Dawson, W.A. et Du Buit, M.H. (2003b). Does diet in Celtic Sea fishes reflect prey availability ? *Journal of Fish Biology*, 63, 197–212.

- Pitcher, T. (2000). Ecosystem goals can reinvigorate fisheries management, help dispute resolution and encourage public support. *Fish and Fisheries*, 1, 99–103.
- Pitcher, T.J. (1999). *Rapfish, a rapid appraisal technique for fisheries, and its application to the code of conduct for responsible fisheries*. FAO Fisheries Circular No 947. FAO, Rome, Italy.
- Platt, T., Fuentes-Yaco, C. et Frank, K.T. (2003). Spring algal bloom and larval fish survival. *Nature*, 423, 398–399.
- Platt, T. et Sathyendranath, S. (1988). Oceanic primary production : estimation by remote sensing at local and regional scales. *Science*, 241, 1613–1620.
- Podevin, G. et Checcaglini, A. (2003). Avis de tempête sur le recrutement des marins pêcheurs. *La Revue Maritime*, 466, 10–17.
- Polis, G. A. et Winemiller, K. O. (1996). *Food webs : integration of patterns and dynamics*. Chapman & Hall, New York, USA.
- Polovina, J.F. (1984). Model of a coral reef ecosystem. I. The ECOPATH model and its application to french frigate shoals. *Coral Reefs*, 3, 1–11.
- Pope, J.G. (1972). An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. *ICNAF Research Bulletin*, 9, 65–74.
- Pope, J.G. (1979). A modified cohort analysis in which constant natural mortality is replaced by estimates of predation levels. *ICES CM/H : 16 (mimeo)*.
- Pope, J.G. et Knights, B.J. (1982). Simple models of predation in multi-age multispecies fisheries for considering the estimation of fishing mortality and its effects. In Mercer, M.C. (ed), Multispecies approaches to fisheries management advice. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Science*, 59, 64–69.
- Post, D.M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position : models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83, 703–718.
- Post, D.M., Pace, M.L. et Hairston, N.G.Jr. (2000). Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature*, 405, 1047–1049.
- Punt, A.E. et Hilborn, R. (1997). Fisheries stock assessment and decision analysis : the Bayesian approach. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7, 35–63.
- R Development Core Team (2004). *R : a language and environment for statistical computing*. R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- Raffaelli, D. (2000). Trends in research on shallow water food webs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250, 223–232.
- Ravier, C. et Fromentin, J.-M. (2001). Long-term fluctuations in the eastern Atlantic and Mediterranean bluefin tuna population. *ICES Journal of Marine Science*, 58, 1299–1317.
- Reñones, O., Polunin, N.V.C. et Goñi, R. (2002). Size related dietary shifts of *Epinephelus marginatus* in a western Mediterranean littoral ecosystem : an isotope and stomach content analysis. *Journal of Fish Biology*, 61, 122–137.

- Reid, P.C., Battle, E.J.V., Batten, S.D. et Brander, K.M. (2000). Impacts of fisheries on plankton community structure. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 495–502.
- Rey, H. et Cunningham, S. (2003). *Evaluation of the social impact of fishery management measures*. Document de travail non publié.
- Reynolds, C.S. (2002). Ecological pattern and ecosystem theory. *Ecological Modelling*, 158, 181–200.
- Rice, J.C. (2000). Evaluating fishery impacts using metrics of community structure. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 682–688.
- Rice, J.C. (2003). Environmental health indicators. *Ocean and Coastal Management*, 46, 235–259.
- Rice, J.C., Daan, N., Pope, J.G. et Gislason, H.G. (1991). The stability of estimates of suitability in MSVPA over four years of data from predator stomachs. *ICES Marine Science Symposia*, 193, 35–45.
- Rice, J.C. et Gislason, H. (1996). Patterns of changes in the size spectra of numbers and diversity of the North Sea fish assemblage, as reflected in surveys and models. *ICES Journal of Marine science*, 53, 1214–1225.
- Rice, J.C. et Rochet, M.-J. (2005). A framework for selecting a suite of indicators for fisheries management. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 516–527.
- Ricker, W.E. (1954). Stock and recruitment. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 11, 559–623.
- Rivot, E. (2003). *Investigations Bayésiennes de la dynamique des populations de Saumon atlantique (Salmo salar L.). Des observations de terrain à la construction du modèle statistique pour apprendre et gérer*. Thèse pour l'obtention du diplôme de Docteur de l'École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, mention Halieutique, Rennes, France.
- Roberts, C.M. et Hawkins, J.P. (1999). Extinction risk in the sea. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 241–246.
- Robinson, S. et El-Said, M. (1997). *Estimating a social accounting matrix using entropy difference methods. Paper presented at the MERRISA (Macro-Economic Reforms and Regional Integration in South Africa) project workshop, September 8-12, 1997*. Harare, Zimbabwe.
- Rochet, M.-J. (2000). Does the concept of spawning per recruit make sense?. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 1160–1174.
- Rochet, M.-J., Peronnet, I. et Trenkel, V.M. (2002). An analysis of discards from the French trawler fleet in the Celtic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 59, 538–552.
- Rochet, M.-J. et Rice, J.C. (2005). Do explicit criteria help in selecting indicators for ecosystem-based fisheries management?. *ICES journal of Marine Science*, 62, 528–539.
- Rochet, M.-J. et Trenkel, V. (2003). Which community indicators can measure the impact of fishing? A review and proposals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60, 67–85.

- Ropars, C. (2002). *Analyse des politiques de régulation d'une ressource renouvelable : une application sur le gisement de coquilles Saint-Jacques exploité en baie de Saint Brieuc*. Thèse pour l'obtention du diplôme de Docteur de l'université de Rennes 1, mention Sciences Économiques, Rennes, France.
- Rosen, D.A.S. et Trites, A.W. (2000). Digestive efficiency and dry-matter digestibility in Steller sea lions fed herring, pollock, squid, and salmon. *Canadian Journal of Zoology*, 78, 234–239.
- Rosenberg, A. et Restrepo, V. (1995). *Precautionary management reference points and management strategies*. In *Food and Agricultural Organization (FAO). Precautionary approach to fisheries. Part II : scientific papers. Prepared for the technical consultation on the Precautionary approach to capture fisheries (Including species introductions)*. Lysekil, Sweden.
- Round, J.I. (2003). *Constructing SAMs for development policy analysis : lessons learned and challenges ahead. Paper presented at the seminar "Data analysis for poverty and income distribution", November 29-30, 2001*. Institute of Social Studies, The Hague, Amsterdam.
- Ryther, J.H. (1969). Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*, 166, 72–76.
- Sadoulet, E. et De Janvry, A. (1995). *Quantitative development policy analysis*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA.
- Sainsbury, K., Punt, A.E. et Smith, A.D.M. (2000). Design of operational management strategies for achieving fishery ecosystem objectives. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 731–741.
- Sala, E., Boudouresque, C.F. et Harmelin-Vivien, M. (1998). Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages : evaluation of an old but untested paradigm. *Oikos*, 82, 425–439.
- Schaefer, M.B. (1954). Some aspects of the dynamics of populations important for the management of the commercial marine fisheries. *Bulletin of the Inter-American Tropical Tuna Commission*, 1, 27–56.
- Schaffer, W. (1999). *Regional impact models*. In *Loveridge, S. (ed), The web book of regional science (www.rri.wvu.edu/regcsweb.htm)*. Regional Research Institute, Morgantown, West Virginia University, Virginia, USA.
- Schiermeier, Q. (2004). Climate findings let fishermen off the hook. *Nature*, 428, 4.
- Schnute, J. (1987). A general fishery model for size-structured fish populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44, 924–940.
- Schubert, K. (1993). Les modèles d'équilibre général calculable : une revue de la littérature. *Revue d'Économie Politique*, 103, 775–825.
- Shannon, C.E. et Weaver, W. (1963). *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, USA.
- Shannon, L.J., Moloney, C.L., Jarre, A. et Field, J.G. (2003). Trophic flows in the southern Benguela during the 1980s and 1990s. *Journal of Marine Systems*, 39, 83–116.

- Shepherd, J.G. (1982). A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries, and the construction of sustainable yield curves. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 40, 67–75.
- Shepherd, J.G. (1999). Extended survivors analysis : an improved method for the analysis of catch-at-age data and abundance indices. *ICES Journal of Marine Science*, 56, 584–591.
- Sherman, K. (1991). The Large Marine Ecosystem concept : research and management strategy for living marine resources. *Ecological Applications*, 1, 349–360.
- Shin, Y.-J. (2000). *Interactions trophiques et dynamiques des populations dans les écosystèmes marins exploités. Approche par modélisation individus-centrée*. Thèse pour l'obtention du diplôme de Docteur de l'Université Paris VII-Denis Diderot, spécialité Biomathématiques, Paris, France.
- Shin, Y.-J. et Cury, P. (2001). Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model. *Aquatic Living Resources*, 14, 65–80.
- Shin, Y.-J. et Cury, P. (2004). Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size-spectra to changes in fishing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61, 414–431.
- Shin, Y.-J., Rochet, M.-J., Jennings, S., Field, J.-G et Gislason, H. (2005). Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 384–396.
- Siegel, D., Westberry, T., O'Brien, M., Nelson, N., Michaels, A., Morrison, J., Scott, A., Caporelli, E., Sorensen, J., Maritorena, S., Garver, S., Brody, E., Ubante, J. et Hammer, M. (2001). Bio-optical modeling of primary production on regional scales : the Bermuda Bio-optics Project. *Deep-Sea Research Part II*, 1865–1896.
- Simpson, E.H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688.
- Sinclair, M., Arnason, R., Csirke, J., Karnicki, Z., Sigurjonsson, J., Skjoldal, H.R. et Valdimarsson, G. (2002). Responsible fisheries in the marine ecosystem. *Fisheries Research*, 58, 255–265.
- Sinclair, M. et Valdimarsson, G. (eds) (2003). *Responsible fisheries in the marine ecosystem*. FAO and CAB international. Rome, Italy and Wallingford, UK.
- Sissenwine, M. et Murawski, S. (2004). Moving beyond 'intelligent tinkering' : advancing an Ecosystem Approach to Fisheries. In Browman H.I. et Stergiou K.I. (eds), *Perspectives on ecosystem-based approaches to the management of marine resources. Marine Ecology Progress Series*, 274, 291–295.
- Sissenwine, M.P. et Shepherd, J.G. (1987). An alternative perspective on recruitment overfishing and biological reference points. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44, 913–918.
- Sosa-López, A., Mouillot, D., Do Chi, T. et Ramos-Miranda, J. (2005). Ecological indicators based on fish biomass distribution along trophic levels : an application to the Terminos coastal lagoon, Mexico. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 453–458.

- Sparholt, H. (1995). Using the MSVPA/MSFOR model to estimate the right hand side of the Ricker curve for Baltic cod. *ICES Journal of Marine Science*, 52, 819–826.
- Sprules, W.G. et Goyke, A.P. (1994). Size-based structure and production in the pelagia of lakes Ontario and Michigan. *Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51, 2603–2611.
- Stachowicz, J.J., Whitlatch, R.B. et Osman, R.W. (1999). Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science*, 286, 1577–1579.
- Stergiou, K.I. et Karpouzi, V.S. (2002). Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 11, 217–254.
- Stokes, T.K. (1992). An overview of the North Sea multispecies modelling work in ICES. *South African Journal of Marine Science*, 12, 1051–1060.
- Strathmann, R.R. (1967). Estimating organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnology and Oceanography*, 12, 411–418.
- Ströbele, W.J. et Wacker, H. (1991). The concept of sustainable yield in multi-species fisheries. *Ecological Modelling*, 53, 61–74.
- Tansley, A.G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16, 284–307.
- Tegner, M.J., Basch, L.V. et Dayton, P.K. (1996). Near extinction of an exploited marine invertebrate. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 278–280.
- Thiebaux, M.L. et Dickie, L.M. (1993). Structure of the body-size spectrum of the biomass in aquatic ecosystems : a consequence of allometry in predator-prey interactions. *Canadian Journal of fisheries and Aquatic Sciences*, 50, 1308–1317.
- Tilman, D. (1999). The ecological consequences of changes in biodiversity : a search for general principles. *Ecology*, 80, 1455–1474.
- Townsley, P. (1998). *Social issues in fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper No 375. FAO, Rome, Italy.
- Trenkel, V.M., Pinnegar, J.K., Blanchard, J.L. et Tidd, A.N. (2004a). Can multispecies models be expected to provide better assessments for Celtic sea groundfish stocks?. *ICES CM 2004/FF : 05*.
- Trenkel, V.M., Pinnegar, J.K., Dawson, W.A., Du Buit, M.H. et Tidd, A.N. (2005). Spatial and temporal structure of predator-prey relationships in the Celtic Sea fish community. *Marine Ecology Progress Series*, 299, 257–268.
- Trenkel, V.M., Pinnegar, J.K., Rochet, M.J. et Rackham, B. (2004b). Different surveys provide similar pictures of trends in a marine fish community but not of individual fish populations. *ICES Journal of Marine Science*, 61, 351–362.
- Trites, A.W. (2003). *Food webs in the ocean : who eats whom and how much ?* In Sinclair, M. et Valdimarsson, G. (eds), *Responsible fisheries in the marine ecosystem*. FAO and CAB international. Rome, Italy and Wallingford, UK, pp. 125–141.
- Troadec, J.P. et Boncoeur, J. (2003). *La régulation de l'accès*. In Laubier, L. (coord), *Exploitation et surexploitation des ressources marines vivantes*. Rapport sur la science et la technologie No 17, Tec & Doc Lavoisier.

- Troadec, J.P., Boncoeur, J. et Boucher, J. (2003). *Le constat. In Laubier, L. (coord), Exploitation et surexploitation des ressources marines vivantes*. Rapport sur la science et la technologie No 17, Tec & Doc Lavoisier.
- Tsou, T.-S. et Collie, J.S. (2001). Estimating predation mortality in the Georges Bank fish community. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58, 908–922.
- UE (2001). *Livre vert sur l'avenir de la politique commune de la pêche*. Commission des Communautés Européennes.
- Ulanowicz, R.E. (1992). *Ecosystem health and trophic flow networks. In Costanza, R., Norton, B. et Haskell, B.D. (eds), Ecosystem health : new goals for environmental management*. Inland Press, Washington D.C., USA, pp. 190–206.
- Ulrich, C. (2000). *Modélisation multi-flottes et multi-métiers des pêcheries artisanales de la Manche*. Thèse pour l'obtention du diplôme de Docteur de l'École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, mention Halieutique, Rennes, France.
- Ulrich, C., Gascuel, D., Dunn, M.R., Le Gallic, B. et Dintheer, C. (2001). Estimation of technical interactions due to the competition for resource in a mixed-species fishery, and the typology of fleets and métiers in the English Channel. *Aquatic Living Resources*, 14, 267–281.
- Ulrich, C., Le Gallic, B., Dunn, M.R. et Gascuel, D. (2002). A multi-species multi-fleet bioeconomic simulation model for the English Channel artisanal fisheries. *Fisheries Research*, 58, 379–401.
- UN (2004). *World Population to 2300*. United Nations Department of Economic and Social Affairs/Population Division, New York, USA.
- United Nations (2002). Report of the World Summit on Sustainable Development, Johannesburg, South Africa, 26 August–4 September 2002. *A/CONF.199/20**, 167 pp.
- Van Valen, L. (1965). Morphological variations and width of ecological niche. *American Naturalist*, 99, 377–390.
- Vander Zanden, M.J., Cabana, G. et Rasmussen, J.B. (1997). Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. *Ecology*, 54, 1142–1158.
- Vander Zanden, M.J., Casselman, J.M. et Rasmussen, J.B. (1999). Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature*, 401, 464–467.
- Vargas, E., Schreiner, D., Tembo, G. et Marcouiller, D.W. (1999). *Computable general equilibrium modelling for regional analysis, The web book of regional science (www.rrri.wvu.edu/regcsweb.htm)*. Regional Research Institute, Morgantown, West Virginia University, Virginia, USA.
- Vasconcellos, M., Mackinson, S., Sloman, K. et Pauly, D. (1997). The stability of trophic mass-balance models of marine ecosystems : a comparative analysis. *Ecological Modelling*, 100, 125–134.
- Verhulst, P.F. (1838). Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. *Correspondances Mathématiques et Physiques*, 10, 113–121.

- Volterra, V. (1926). Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118, 558–560.
- Walras, L. (1954). *Theory of pure economics*. George Allen & Unwin, London, UK.
- Walter, R.C., Buffler, R.T., Bruggemann, J.H., Guillaume, M.M.M., Berhe, S.M., Negassi, B., Libsekal, Y., Cheng, H., Edwards, R.L., Von Cosel, R., Néraudeau, D. et Gagnon, M. (2000). Early human occupation of the Red Sea coast of Eritrea during the last interglacial. *Nature*, 405, 65–69.
- Walters, C., Christensen, V. et Pauly, D. (1997). Structuring dynamics models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7, 139–172.
- Walters, C. et Kitchell, J.F. (2001). Cultivation/depensation effects on juvenile survival and recruitment : implications for the theory of fishing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58, 39–50.
- Walters, C., Pauly, D. et Christensen, V. (1999). Ecospace : prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems*, 2, 539–554.
- Walters, C., Pauly, D., Christensen, V. et Kitchell, J.F. (2000). Representing density dependent consequences of life history strategies in aquatic ecosystems : EcoSim II. *Ecosystems*, 3, 70–83.
- Ware, D.M. (2000). *Aquatic ecosystems : properties and models*. In Harrison, P.J. et Parsons, T.R. (eds), *Fisheries Oceanography : an integrative approach to fisheries ecology and management*. Blackwell Science, Oxford, pp. 161–194.
- Ware, D.M. et Thomson, R.E. (2005). Bottom-up ecosystem trophic dynamics determine fish production in the Northeast Pacific. *Science*, 308, 1280–1284.
- Watson, R. et Pauly, D. (2001). Systematic distortions in world fisheries catch trends. *Nature*, 414, 534–536.
- WFS (1996). *World Summit plan of Action, paragraph 1*. In : *Rome Declaration on World Food Security and World Food Summit Plan of Action ; World Food Summit, 13-17 November 1996*. FAO, Rome, Italy.
- Whipple, S.J., Link, J.S., Garrison, L.P. et Fogarty, M.J. (2000). Models of predation and fishing mortality in aquatic ecosystems. *Fish and Fisheries*, 1, 22–40.
- Williams, R.J. et Martinez, N.D. (2000). Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404, 180–183.
- Williams, R.J. et Martinez, N.D. (2004). Limits to trophic levels and omnivory in complex food webs : theory and data. *American Naturalist*, 163, 458–468.
- Wood, S.N. et Augustin, N.H. (2002). GAMs with integrated model selection using penalized regression splines and applications to environmental modelling. *Ecological Modelling*, 157, 157–177.
- Worm, B., Lotze, H.K., Hillebrand, H. et Sommer, U. (2002). Consumer versus resource control of species diversity and ecosystem functioning. *Nature*, 417, 848–851.

- Worm, B. et Myers, R.A. (2003). Meta-analysis of cod-shrimp interaction reveals top-down control in oceanic food webs. *Ecology*, 84, 162–173.
- Worm, B. et Myers, R.A. (2004). Managing fisheries in a changing climate. *Nature*, 429, 15.
- Yellen, J.E., Brooks, A.S., Cornelissen, E., Mehlman, M.J. et Stewart, K. (1995). A middle stone age worked bone industry from Katanda, upper Semliki Valley, Zaire. *Science*, 268, 553–556.
- Yodzis, P. (1994). Predator-prey theory and management of multispecies fisheries. *Ecological Applications*, 4, 51–58.

ABSTRACT

The overfishing of many fish stocks at the global scale associated with the degradation of marine ecosystems have progressively put into relief the limits of current fisheries management. The Ecosystem Approach to Fisheries (EAF), particularly recommended by FAO, calls for modifying the perception of fisheries management in order to include ecosystem considerations. By improving our understanding of population and ecosystem dynamics, and by quantifying the effects of fishing, EAF thus aims to reconcile sustainable exploitation of fisheries resources and conservation.

The PhD thesis is part of a European project (« PECHDEV » QLRT-2000-02277), aiming to define a link between the state of the ecosystem, the dynamics of marine exploited populations, and the economic sectors of the production region. The case study is the department of Finistère (France), characterized by a high degree of dependence on fishing.

1. The first chapter presents the state of world fisheries in which EAF has progressively emerged, as well as its main objectives and conceptual principles that define the prerequisite to its implementation. The chapter also deals with current methods used in fisheries science, indicator approaches and ecosystem models, all being major tools for an EAF.
2. The second chapter describes the Finistère case study. The heterogeneity of information available in terms of assessment for the stocks exploited leads to propose a generic methodology in order to define surplus production models, in the perspective of their coupling with the economic model presented in the fifth chapter. A simulation model allows to deal with scaling problems due to the lag between the terrestrial dimension of the economic analysis, and the marine dimension of the fished resources.
3. The third chapter intends to characterize the state of the ecosystems exploited by the Finistère. The concept of Ecosystem Fishing Unit (EFU) is introduced. They define marine units described by distinct exploitation schemes. A set of indicators based on primary production and catch data allows to compare the EFU at the European scale by multivariate analysis. The notion of direction of ecosystem overfishing, observed in the first factorial plane, is discussed.
4. The fourth chapter concerns more the domain of theoretical ecology. A multispecific simulation model is developed and represents a virtual ecosystem in which trophic components interact by predation. The model shows that production functions are generally affected by fishing at various degrees, according to their position within the food web and the characteristics of ecosystem functioning simulated, *i.e.* the top-down and bottom-up controls and the degree of omnivory. These processes appear to be essential in the ecosystem response to fishing.
5. The fifth chapter concerns the approach of economic modeling allowing to link the economic activities of Finistère, through a social accounting matrix locally estimated. The hypotheses and principles of the computable general equilibrium model (CGEM) are exposed as well as the method of coupling with the production functions specified in the second chapter. A formalism is proposed to take into account ecological effects. Management scenarios considered (taxes, quotas, subventions) and expected results are discussed.

The PhD thesis concludes to the complementarity of the monospecific/multispecific, model/indicator and ecological/economic approaches, each being an essential component towards the progressive implementation of an EAF.

Key words : Ecosystem Approach to Fisheries, Finistère, indicator, population dynamics, predation, simulation model, trophic level.

RÉSUMÉ

La surexploitation de nombreux stocks de poissons à l'échelle mondiale et la dégradation des écosystèmes marins ont progressivement mis en évidence les limites de la gestion des pêches actuelle. L'Approche Écosystémique des Pêches (AEP), préconisée en particulier par la FAO, appelle à modifier la perception de l'aménagement des pêcheries afin d'y intégrer des considérations écosystémiques. En améliorant notre compréhension de la dynamique des populations et des écosystèmes, et en quantifiant l'ensemble des impacts liés à la pêche, l'AEP a ainsi pour objectif de réconcilier l'exploitation durable des ressources et leur conservation.

Le travail de thèse s'inscrit dans le cadre d'un projet européen (« PECHDEV » QLRT-2000-02277), visant à établir un lien entre l'état des écosystèmes, la dynamique des populations marines qui y sont exploitées, et les secteurs économiques de la région productrice. Le cas d'étude est le département du Finistère (France), caractérisé par un fort degré de dépendance à la pêche.

1. Le premier chapitre présente le contexte halieutique mondial au sein duquel a progressivement émergé l'AEP, ainsi que les objectifs et principes conceptuels majeurs qui définissent les prérequis à sa mise en œuvre. Le chapitre introduit également les méthodes halieutiques courantes, et les approches indicateurs et de modélisation écosystémique, qui constituent des outils essentiels au service de l'AEP.
2. Le deuxième chapitre décrit la zone d'étude du Finistère. L'hétérogénéité de l'information disponible en terme d'évaluation pour les stocks commerciaux exploités, amène à proposer une méthodologie générique pour définir des modèles globaux de production, dans l'optique de leur couplage avec le modèle économique présenté dans le chapitre 5. Un modèle de simulation permet d'aborder les problèmes d'échelle liés au décalage entre la dimension terrestre de l'analyse économique, et la dimension marine des ressources pêchées.
3. Le troisième chapitre a pour vocation de caractériser l'état des écosystèmes exploités par le Finistère. Le concept de Zones de Pêche Écosystémiques (ZPE) est introduit. Celles-ci définissent des unités marines géographiques décrites par des schémas d'exploitation distincts. Un jeu d'indicateurs basés sur des données de production primaire et de captures permet de comparer les ZPE à l'échelle de l'Europe par analyse multivariée. La notion de direction de surexploitation écosystémique, observée dans le premier plan factoriel, est discutée.
4. Le quatrième chapitre s'inscrit dans une démarche d'écologie plus théorique. Un modèle multispécifique de simulation est développé et représente un écosystème virtuel dans lequel les composantes trophiques interagissent par prédation. Le modèle montre que les fonctions de production sont généralement affectées par l'exploitation à des degrés variables, selon leur position au sein du réseau trophique et les caractéristiques du fonctionnement de l'écosystème simulées, *i.e.* les contrôles top-down et bottom-up et le degré d'omnivorie. Ces processus apparaissent ainsi déterminants dans la réponse des écosystèmes à la pêche.
5. Le cinquième chapitre concerne l'approche de modélisation économique permettant de relier les activités économiques du Finistère entre elles, via une matrice de comptabilité sociale estimée localement. Les hypothèses et principes du modèle d'équilibre général calculable (MEGC) sont exposés ainsi que la méthode de couplage avec les modèles de production définis dans le deuxième chapitre. Un formalisme pour la prise en compte d'effets écologiques est proposé. Les scénarii de gestion envisagés (taxes, quotas, subventions) et les résultats attendus sont discutés.

La thèse conclut à la complémentarité des approches monospécifique/multispécifique, modèle/indicateur et écologique/économique, chacune constituant une composante indispensable à la mise en place progressive d'une AEP.

Mots clés : Approche Écosystémique des Pêches, dynamique des populations, Finistère, indicateur, modèle de simulation, niveau trophique, prédation.