

191F

Bulletin de l'office
des recherches sur les
pêcheries du Canada

DFO - Library / MPO - Bibliothèque



12039472

**Calcul
et
interprétation
des
statistiques biologiques
des
populations
de poissons**

W. E. Ricker

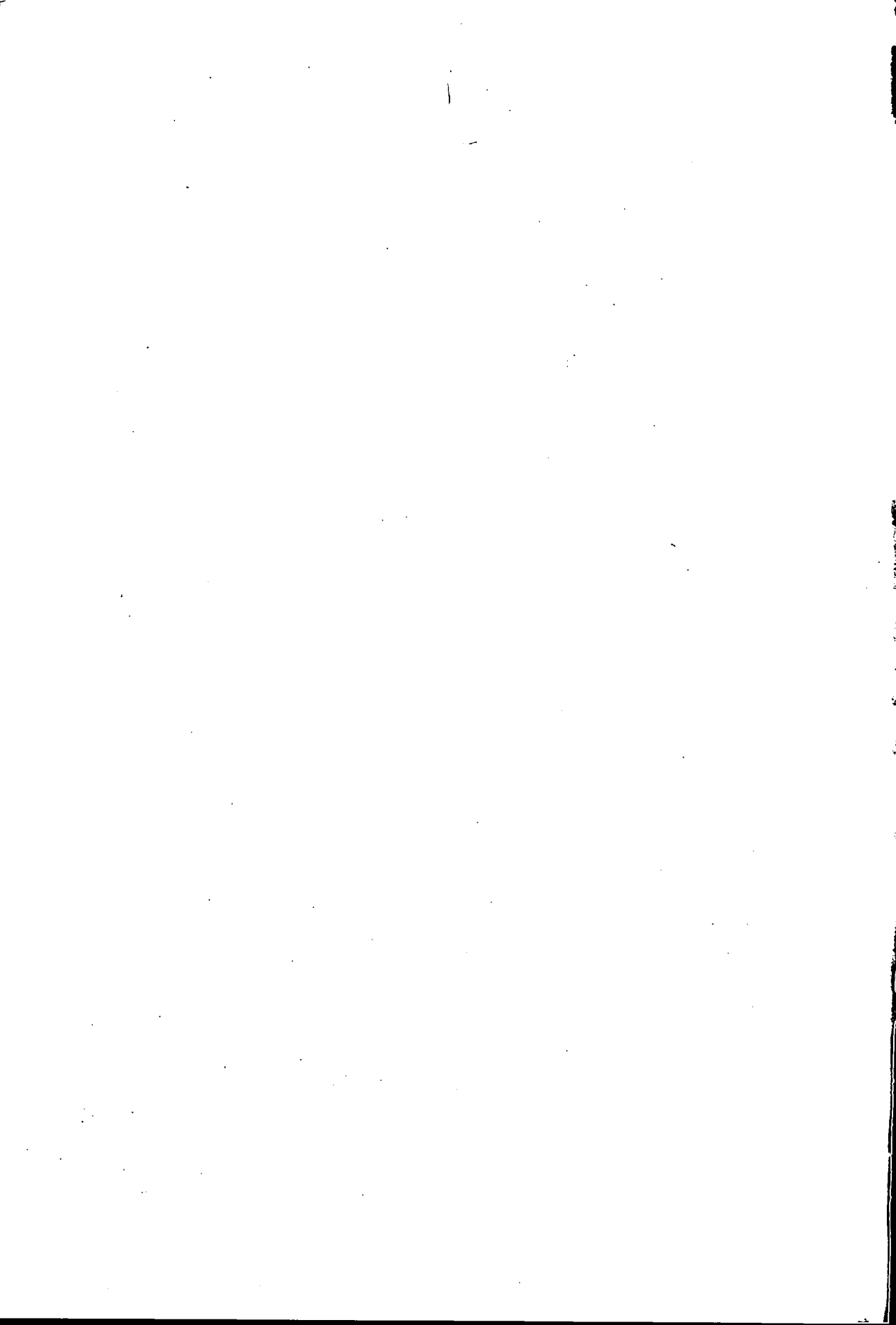
BULLETIN 191F
Ottawa 1980



Gouvernement du Canada
Pêches et Océans

Government of Canada
Fisheries and Oceans

()



CALCUL ET INTERPRÉTATION
DES STATISTIQUES BIOLOGIQUES
DES POPULATIONS DE POISSONS

Les *Bulletins de l'office des recherches sur les pêcheries du Canada* (maintenant *Bulletins canadiens des sciences halieutiques et aquatiques*) sont conçus dans le but d'évaluer et d'interpréter les connaissances actuelles dans les domaines scientifiques qui se rapportent aux pêches et à l'environnement aquatique du Canada.

Le *Journal de l'office des recherches sur les pêcheries du Canada* (maintenant *Journal canadien des sciences halieutiques et aquatiques*) est publié en volumes annuels de douze numéros, et les *Publications diverses spéciales* (maintenant *Publications spéciales canadiennes des sciences halieutiques et aquatiques*) sont publiées périodiquement. On pourra se procurer ces publications dans les librairies autorisées, les autres librairies, ou en transmettant sa commande, payable à l'avance, au Centre d'édition du gouvernement du Canada, Approvisionnement et Services Canada, Hull, Qué. K1A 0S9. Les chèques ou mandats-postes, payables à l'avance en monnaie canadienne, doivent être faits à l'ordre du Receveur général du Canada.

<i>Rédacteur et Directeur intérimaire de l'information scientifique</i>	J. WATSON, PH.D.
<i>Sous-rédactrice intérimaire</i>	JOHANNA M. REINHART, M.SC.
<i>Rédacteurs adjoints</i>	D. G. COOK, PH.D. LORRAINE C. SMITH, PH.D.
<i>Production et documentation</i>	J. CAMP G. J. NEVILLE
<i>Traduction française</i>	Y. JEAN, PH.D.

Ministère des Pêches et des Océans
Direction de l'information et des publications scientifiques
Ottawa, Canada
K1A 0E6

BULLETIN 191F

(Traduction française du Bulletin de W.E. Ricker intitulé
« *Computation and interpretation of biological statistics
of fish populations* » publié en 1975)

Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de poissons

W.E. Ricker

*Ministère des Pêches et des Océans
Station biologique du Pacifique
Nanaimo (C.-B.) V9R 5K6*

MINISTÈRE DES PÊCHES ET DES OCÉANS
Ottawa 1980

© Ministre des Approvisionnement et Services Canada 1980

En vente par la poste à
Centre d'édition du gouvernement du Canada
Approvisionnement et Services Canada
Ottawa, Canada K1A 0S9
ou chez votre libraire.

Un exemplaire de cette publication a été déposé, pour référence,
dans les bibliothèques partout au Canada.

Canada: \$10.50

Autres pays: \$12.60

N° de catalogue Fs 94-191F

ISBN 0-660-0000

ISSN 0384-3068

Prix sujet à changement sans avis préalable
Ottawa 1980

On devra référer comme suit à cette publication :

RICKER, W.E., 1980, Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de poissons,
Bull. Fish. Res. Board Can. 191F : 409 p.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	xix
CHAPITRE 1. INTRODUCTION	1
1.1 Les problèmes	1
1.2 Définitions, usages et glossaire	2
1.3 Symboles	7
1.4 Représentation numérique de la mortalité	9
1.4.1 Taux de mortalité totale	9
1.4.2 Subdivisions de la mortalité	10
1.4.3 Usage courant	11
1.5 Recrutement, stock et capture numérique	11
1.5.1 Types de populations de poissons idéales	11
1.5.2 Relations entre paramètres	12
1.5.3 Un seul groupe d'âge	13
1.5.4 Plusieurs groupes d'âge	14
1.5.5 Recrutement instantané	14
1.5.6 Recrutement continu	15
1.5.7 Stocks où taux de mortalité varie avec l'âge	17
1.6 Croissance et rendement pondéraux	17
1.6.1 Recours aux poids moyens observés	17
1.6.2 Taux de croissance	18
1.6.3 Changement durant l'année de l'importance du stock	18
1.6.4 Changement d'année en année de l'importance du stock	19
1.7 Effort de pêche et capture par unité d'effort	20
1.7.1 Mesures de l'effort de pêche	20
1.7.2 Données incomplètes de l'effort	20
1.7.3 Différentes sortes d'engins de pêche	21
1.7.4 Variation d'efficacité et saturation de l'engin	21
1.7.5 Variation de vulnérabilité du stock	22
1.7.6 Capture par unité d'effort, en tant qu'indice d'abondance	23
1.7.7 Concurrence entre unités d'engin	24
1.7.8 Concurrence entre espèces	25
1.8 Rendement maximal soutenu	26
1.9 Erreur d'échantillonnage	28
CHAPITRE 2. ESTIMATION DES TAUX DE SURVIE ET DE MORTALITÉ D'APRÈS COMPOSITION PAR ÂGE	31
2.1 Estimation de la survie d'après abondance des groupes d'âge successifs	31
2.1.1 Situations simples	31

TABLE DES MATIÈRES — suite

CHAPITRE 2 — suite

2.1.2	Estimations combinées du taux de survie — méthode de Heincke ..	32
Exemple 2.1	Taux de survie des rorquals de l'Antarctique d'après composition par âge	32
2.1.3	Estimations combinées du taux de survie — méthode de Robson et Chapman	33
2.1.4	Estimations du taux de survie d'après segment d'une série d'âges ..	33
2.1.5	Taux de survie d'après âge moyen	34
2.1.6	Temps moyen passé dans la pêcherie	35
2.2	Courbes de capture simples	36
Exemple 2.2	Deux courbes de capture rectilignes : celle des crapets arlequins et celle des sardines de Californie	38
2.3	Recrutement non uniforme. Recours à capture par unité d'effort pour estimation de la survie	39
2.3.1	Variation aléatoire du recrutement	39
2.3.2	Changement soutenu du niveau de recrutement	40
2.3.3	Variation extrême du recrutement	40
2.3.4	Tendances du recrutement	40
2.3.5	Comparaison de l'abondance des classes d'âge individuelles aux âges successifs	42
2.3.6	Comparaison des classes d'âge individuelles d'après capture par unité d'effort	42
Exemple 2.3	Survie de la plie dans le sud de la mer du Nord estimée d'après capture par unité d'effort de classes d'âge individuelles	43
2.4	Recrutement de la pêcherie étalé sur plusieurs âges	44
2.4.1	Relations générales	44
2.4.2	Âge où le recrutement est effectivement complété	45
2.4.3	Variation continue de vulnérabilité avec l'âge	46
2.4.4	Âge ou taille d'arrivée sur les lieux de pêche	47
2.5	Modification du taux de mortalité avec l'âge	48
Exemple 2.4	Taux de survie chez une population inexploitée de harengs : courbe de capture convexe	51
2.6	Modification du taux de mortalité avec le temps	54
2.6.1	Recrutement instantané	54
2.6.2	Recrutement graduel	55
2.6.3	Illustration	59
Exemple 2.5	Survie du stock de morues des Lofoten : courbes de capture concaves	59
Exemple 2.6	Survie du grand corégone du lac Winnipegosis : une courbe de capture sinueuse	61
Exemple 2.7	Une série de courbes de capture pour le touladi du lac Opeongo	64
2.7	Courbes de capture fondées sur les fréquences de longueur	65
Exemple 2.8	Survie du flétan du Pacifique : une courbe de capture concave fondée sur la distribution des fréquences de longueur	68
2.8	Courbes de capture des poissons anadromes	70
Exemple 2.9	Courbe de capture de l'esturgeon étoilé du fleuve Kura	71

TABLE DES MATIÈRES — suite

CHAPITRE 2 — suite

2.9	Échantillonnage stratifié et composition par âge	72
Exemple 2.10	Composition par âge d'une prise de limande sole par méthode de sous-échantillonnage stratifié de Ketchen	73
2.10	Effets des déterminations d'âge inexactes sur les estimations du taux de survie	75
Exemple 2.11	Effet d'une interprétation d'âge inexacte sur les estimations de survie des ciscos	76
2.11	Sélectivité des engins de pêche	78
2.11.1	Filets maillants	78
2.11.2	Filets-trappes	78
2.11.3	Chaluts et cordes	79
2.11.4	Estimation du taux de survie	79

CHAPITRE 3. STATISTIQUES BIOLOGIQUES D'APRÈS MARQUAGE : EXPÉRIENCES D'UNE SEULE SAISON

3.1	Principes généraux d'évaluation de population par méthodes de marquage	81
3.2	Méthode de Petersen (recensement unique)	83
3.2.1	Estimations de Petersen simples	83
3.2.2	Estimation de Petersen ajustée	85
3.2.3	Biais statistique dans les estimations de Petersen	85
3.2.4	Erreur d'échantillonnage et taille de l'échantillon	86
Exemple 3.1	La truite brune du lac de montagne Upper Rödli : une expérience de Petersen simple	87
3.3	Effet du recrutement	88
Exemple 3.2	Crapets arlequins du lac Muskellunge : une expérience de Petersen éliminant le recrutement par analyse des longueurs	91
3.4	Effets du marquage et de l'étiquetage	93
3.4.1	Mortalité différentielle	93
3.4.2	Différences de vulnérabilité des poissons marqués et non marqués ..	95
Exemple 3.3	Correction tenant compte des effets de l'étiquetage sur la vulnérabilité du saumon keta dans le détroit de Johnstone, C.-B.	96
3.5	Perte de marques ou d'étiquettes	97
3.6	Répartition non aléatoire des marques et de l'effort de pêche	99
3.7	Vulnérabilité inégale des poissons de tailles différentes	101
Exemple 3.4	Plies introduites dans le Thisted-Bredning : une expérience de Petersen avec vulnérabilité inégale selon la taille	102
Exemple 3.5	Estimation de Petersen des limandes soles du détroit d'Hécate : ajustements pour tenir compte de la différence de vulnérabilité selon la taille, et de la migration	103
3.8	Contrôle incomplet des marques	104
3.9	Recensements multiples	105
3.9.1	Considérations générales	105
3.9.2	Moyenne des estimations de Petersen	105
3.9.3	Estimation de Schumacher et Eschmeyer	106

TABLE DES MATIÈRES — suite

CHAPITRE 3 — suite

3.9.4	Méthode de Schnabel	106
3.9.5	Biais statistique	107
Exemple 3.6	Estimations de Schnabel et Schumacher des crapets à oreilles rouges du lac Gordy, Indiana	107
3.10	Erreurs systématiques dans les recensements multiples	109
3.11	Estimation des pertes naturelles et des additions au stock	110
Exemple 3.7	Estimation de Schnabel et estimation corrigée en fonction du temps des mariganes de l'étang Foots	110
3.12	Méthode de Schaefer pour populations stratifiées	112
Exemple 3.8	Estimation d'une remontée de saumons nerka d'après étiquetage et recapture stratifiés	113
3.13	Contribution de stocks séparés à une pêcherie commune	114

CHAPITRE 4. STATISTIQUES DE POPULATION D'APRÈS EXPÉRIENCES DE MARQUAGE SUR DEUX INTERVALLES DE TEMPS OU PLUS, AVEC TAUX DE SURVIE CONSTANT

4.1	Marquage précédant première saison de pêche	115
4.1.1	Deux années de recaptures	115
4.1.2	Recaptures sur une série d'années	116
Exemple 4.1	Estimation de survie avec poissons marqués avant saison de pêche, au cours d'années consécutives	117
Exemple 4.2	Survie de la plie de la mer du Nord estimée selon expériences d'étiquetage	119
4.2	Marquage tout au long de la première saison de pêche, avec recaptures sur au moins deux saisons	120
4.2.1	Recaptures sur plusieurs années	121
4.2.2	Recaptures sur deux ans	123
4.3	Erreurs systématiques : types A et B	123
4.3.1	Erreurs de type A	123
4.3.2	Erreurs de type B	124
Exemple 4.3	Poissons marqués avant la saison de pêche, avec récupération incomplète d'étiquettes	125
Exemple 4.4	Erreur de type B dans des expériences d'étiquetage de flétans ..	126
4.4	Erreurs systématiques : type C	127
4.4.1	Poissons marqués juste avant le début de la saison de pêche	127
4.4.2	Poissons marqués tout au long de la saison de pêche	129
4.4.3	Détection des erreurs de type C	130
Exemple 4.5	Poissons marqués tout au long de la saison de pêche, avec mortalité de première saison non représentative	130
4.5	Méthodes graphiques d'estimation de l'efficacité de pêche	132
4.5.1	Marquage effectué en début d'année	132
4.5.2	Marquage effectué tout au long de l'année	133

TABLE DES MATIÈRES — suite

CHAPITRE 5. STATISTIQUES DE POPULATION D'APRÈS EXPÉRIENCES DE MARQUAGE S'ÉTENDANT À DEUX PÉRIODES DE TEMPS OU PLUS, AVEC TAUX DE SURVIE VARIABLE	135
5.1 Population et taux de survie avec marquage en début de saison de pêche sur deux années consécutives — méthode de Ricker	135
5.1.1 Mortalité naturelle la même à tous les âges	135
5.1.2 Mortalité naturelle varie avec l'âge	136
Exemple 5.1 Taux de survie des crapets arlequins du lac Muskellunge d'après marquages effectués au début de deux années consécutives	136
5.1.3 Estimation du taux de survie d'après une série de marquages — méthode de Robson-Seber	137
5.2 Taux de survie avec marquage tout au long de l'année	138
Exemple 5.2 Taux de survie des crapets arlequins du lac Muskellunge d'après marquage tout au long de deux années consécutives	139
5.3 Population, survie et recrutement d'après expérience à triple capture — méthode de Bailey	140
5.3.1 Généralités	140
5.3.2 Modèle déterministe de Bailey	141
5.3.3 Précision	142
5.3.4 Marquage et recapture continus	143
5.3.5 Expériences répétées	143
5.3.6 Comparaisons	143
5.3.7 Illustration de la méthode de Bailey	143
5.4 Population, survie et recrutement d'après expérience à quadruple capture ou davantage — méthode de Seber-Jolly	144
5.4.1 Modèle stochastique de Jolly (1965) et Seber (1965)	144
5.4.2 Estimations de Seber-Jolly modifiées	146
5.4.3 Biais statistique et erreur d'échantillonnage	146
5.4.4 Estimation de survie de première année	146
5.4.5 Illustration de la méthode de Seber-Jolly	147
5.4.6 Estimation d'erreurs approximatives d'échantillonnage	149
5.5 Survie estimée d'après marquage en une saison et tenant compte des données sur l'effort de pêche	150
Exemple 5.3 Taux de survie des crapets arlequins du lac Shoe, Indiana, calculé d'après renseignements sur l'effort de pêche	151
Exemple 5.4 Taux de survie et taux de pêche du flétan calculés d'après effort de pêche	152
5.6 Marquage effectué tout au long de l'année; mortalité naturelle variant avec l'âge	154
5.7 Taux de pêche durant les années de recrutement	154
5.7.1 Généralités	154
5.7.2 Taux de survie durant le recrutement calculé d'après retours d'étiquettes	155
Exemple 5.5 Taux de survie et de pêche de groupes d'âge partiellement recrutés de flétans, d'après retours d'étiquettes	155
5.7.3 Taux de survie durant le recrutement calculé d'après composition par âge	158
Exemple 5.6 Taux de survie et de pêche de groupes d'âge partiellement recrutés de flétans calculés d'après composition par âge de la capture	159

TABLE DES MATIÈRES — suite

CHAPITRE 5 — suite

5.8 Estimation du pourcentage de jeunes groupes d'âge présents sur les lieux de pêche	160
---	-----

CHAPITRE 6. ESTIMATION DE SURVIE ET DE TAUX DE PÊCHE D'APRÈS RELATION ENTRE SUCCÈS DE PÊCHE ET CAPTURE OU EFFORT

6.1 Principes des méthodes fondées sur le succès de pêche	163
6.1.1 Généralités et historique	163
6.1.2 Types de calculs et symboles	163
6.2 Estimations de population d'après relation entre succès de pêche et capture déjà réalisée — méthode de Leslie	164
6.2.1 Cas général	164
6.2.2 Cas particulier	165
6.2.3 Effet de la variabilité	165
Exemple 6.1 Population d'achigans à petite bouche du Petit lac Silver estimée par méthode de Leslie	166
6.3 Estimations de population d'après relation entre succès de pêche et effort de pêche cumulatif — méthode de DeLury.....	168
6.3.1 Cas général	168
6.3.2 Cas particulier	168
6.3.3 Effets de la variabilité	168
Exemple 6.2 Population d'achigans à petite bouche du Petit lac Silver estimée par méthode de DeLury	169
6.4 Erreurs systématiques des méthodes fondées sur succès de pêche	169
6.5 Emploi de méthodes fondées sur succès de pêche auprès de populations marquées	170
Exemple 6.3 Taux de pêche, d'immigration et d'émigration dans une population migratrice de limandes soles	172
6.6 Méthodes fondées sur succès de pêche quand on utilise plus qu'une sorte d'effort de pêche ou n'a de données que pour une partie de l'effort	174
Exemple 6.4 Abondance et mortalité des pétoncles géants (<i>Placopecten magellanicus</i>) de la baie de Fundy d'après la méthode de Leslie à l'aide de données sur la capture et l'effort d'une partie de la flotille	175

CHAPITRE 7. ESTIMATION DE SURVIE ET DE TAUX DE PÊCHE D'APRÈS CAPTURE ET EFFORT DE PÊCHE AU COURS D'ANNÉES CONSÉCUTIVES

7.1 Comparaison directe entre capture et effort de pêche	177
Exemple 7.1 Taux d'exploitation d'après figure 7.1	179
7.2 Taux d'exploitation estimé par égalisation de l'effort de pêche — méthode de Sette	180
Exemple 7.2 Taux de pêche et importance du stock calculés d'après méthode de Sette.....	180
7.3 Taux de pêche et de mortalité naturelle d'après comparaison des taux de survie à deux niveaux d'effort de pêche — méthode de Silliman	181
7.3.1 Formules de base	181
7.3.2 Comparaison d'années consécutives	182

TABLE DES MATIÈRES — suite

CHAPITRE 7 — suite

Exemple 7.3 Taux de pêche et de mortalité naturelle des sardines du Pacifique (<i>Sardinops sagax</i>) d'après comparaison de deux niveaux d'effort de pêche et des taux de survie correspondants	182
7.4 Taux de pêche et de mortalité naturelle d'après statistiques de capture et d'effort quand cet effort varie sans cesse — méthode de Beverton et Holt	183
7.4.1 Méthode	183
7.4.2 Choix d'une ligne de régression	185
7.4.3 Exemples	185
7.5 Taux de pêche et de mortalité naturelle d'après données de capture et d'effort de pêche — méthode de Paloheimo	186
7.6 Taux de pêche d'après données de capture et d'effort avec taux de mortalité naturelle connu ou supposé	186
7.6.1 Méthode	186
7.6.2 Illustration	186
Exemple 7.4 Coefficient de potentiel de capture et taux de mortalité naturelle de la morue franche arctique	187
7.7 Estimations du potentiel de capture avec connaissance incomplète de la capture et de l'effort	189
7.8 Taux de pêche d'après données de capture et d'effort, recrutement et taux de mortalité naturelle — méthode de Allen	191
7.8.1 On dispose de données sur deux années	191
7.8.2 On dispose de données sur plusieurs années	192
7.8.3 Illustration de la méthode de Allen	192
7.8.4 Illustration du calcul année par année	193

CHAPITRE 8. ESTIMATION DE STOCK ET DE MORTALITÉ D'APRÈS STATISTIQUES ET COMPOSITION QUALITATIVE DE LA CAPTURE

8.1 Méthode biostatistique de Derzhavin d'analyse de population	195
Exemple 8.1 Stock utilisé et exploitation de l'esturgeon du fleuve Kura	196
8.2 Stock utilisé et taux biostatistique d'exploitation quand la composition par âge varie — méthode de Boiko	198
Exemple 8.2 Stocks utilisés (populations virtuelles) et taux biostatistique d'exploitation du touladi du lac Opeongo	203
8.3 Estimation de population réelle d'après population utilisée et recapture de poissons marqués — méthode de Fraser	204
8.4 Combinaison d'estimations de stocks utilisés d'après méthode itérative de Beverton-Holt	206
8.5 Taux de mortalité naturelle et de mortalité due à la pêche, avec recrutement et mortalité naturelle constants et deux niveaux ou plus de capture stable — méthode de Tester-Gulland	206
• 8.5.1 Populations de type 2A	206
8.5.2 Populations de type 2B	207
8.5.3 Populations de type 1A	207

TABLE DES MATIÈRES — suite

CHAPITRE 8 — suite

8.6	Calcul séquentiel du taux de pêche et de l'importance du stock (analyse par cohortes)	208
8.6.1	Généralités et historique	208
8.6.2	Relations	208
8.6.3	Méthode de Pope	209
Exemple 8.3	Calculs séquentiels des taux de pêche d'anchois du Pérou	210
8.6.4	Mortalité naturelle	212
8.7	Calculs séquentiels quand la pêche précède la mortalité naturelle	213
8.8	Estimations de population par méthodes de « changement de composition » ou « dichotomie »	213
8.9	Estimation de survie d'après différences sexuelles d'âges de maturité — méthode de Murphy	215
8.9.1	Relations	215
8.9.2	Illustration	217
CHAPITRE 9. CROISSANCE EN LONGUEUR ET EN POIDS		219
9.1	Estimation d'âge et de taux de croissance	219
9.1.1	Généralités et historique	219
9.1.2	Différences entre classes d'âge	221
9.1.3	Représentativité limitée de l'échantillonnage	221
9.1.4	Clés âge-longueur	222
9.1.5	Stades de croissance	223
9.2	Types de taux de croissance	223
9.3	Relations poids-longueur	224
9.3.1	Relation de base	224
9.3.2	Groupement et choix des données	225
9.3.3	Croissance isométrique et allométrique, et coefficients de condition	225
9.3.4	Mesures de longueur et de poids, et facteurs de conversion	226
9.3.5	Relation poids-longueur au sein de groupes d'âge	227
9.3.6	Relations poids-longueur entre groupes d'âge	227
Exemple 9.1	Relations poids-longueur au sein d'un échantillon de harengs de la Colombie-Britannique	228
9.4	Effets de mortalité sélective en fonction de la taille	232
9.4.1	Le phénomène de Lee	232
9.4.2	Forme et variabilité de la distribution des longueurs	233
9.4.3	Effets de l'échantillonnage sélectif	233
9.5	Calcul des taux moyens de croissance	233
9.5.1	Taux de croissance de population et taux réel de croissance	233
9.5.2	Estimation des taux réels de croissance	234
9.5.3	Taux de mortalité pondérale	235
Exemple 9.2	Calcul des taux de croissance des ciscos de lac du lac Silver ...	236
9.6	Description mathématique de l'accroissement linéaire — procédé de Brody — Bertalanffy	236
9.6.1	Les équations de Brody	236
9.6.2	L'équation de von Bertalanffy	238

TABLE DES MATIÈRES — suite

CHAPITRE 9 — suite

9.6.3	L'équation de Knight	238
9.6.4	L'équation de Ford	239
9.6.5	La droite de Walford	239
9.6.6	Types de relations Ford-Walford	240
9.6.7	Sources d'erreur	241
9.6.8	Considérations théoriques	241
9.6.9	Adaptation d'une courbe de von Bertalanffy — méthode de Beverton	242
9.6.10	Adaptation d'une approche parabolique à la relation de Brody-Bertalanffy — méthode de Knight	243
9.6.11	Adaptation par ordinateur	243
Exemple 9.3	Adaptation d'une équation de Ford et d'une courbe de Bertalanffy aux données de longueur des ciscos de lac du lac Vermilion, Minnesota ..	243
9.7	Recours à la droite de Walford pour estimation de croissance des poissons âgés	245
9.8	Droites de Walford et équations de Brody-Bertalanffy d'après croissance des poissons marqués — méthode de Manzer et Taylor	246
Exemple 9.4	Croissance de limandes soles d'après retours d'étiquettes et selon une droite de Walford	247
9.9	Augmentation du poids avec l'âge	248
9.9.1	Généralités	248
9.9.2	Adaptation d'une relation de type Bertalanffy au poids	248
Exemple 9.5	Adaptation d'une courbe de croissance aux données sur le poids pour la population de ciscos de lac du lac Vermilion, Minnesota	249
9.10	Courbe de croissance de Gompertz	249
9.11	Croissance compensatoire	250
9.12	Estimation du taux de survie d'après taille moyenne des poissons capturés ...	251
CHAPITRE 10. CALCUL DU RENDEMENT D'APRÈS UN RECRUTEMENT DONNÉ		253
10.1	Conditions générales	253
10.2	Estimation du rendement d'équilibre — méthode de Thompson et Bell	254
Exemple 10.1	Calcul des rendements d'équilibre à différents niveaux d'effort de pêche d'après méthode de Thompson et Bell	255
10.3	Estimation du rendement d'équilibre — méthode de Ricker	257
10.3.1	Calculs	257
10.3.2	Calculs à l'ordinateur	259
10.3.3	Calcul de la meilleure taille minimale	259
10.3.4	Incidence saisonnière de mortalité naturelle	259
Exemple 10.2	Rendement d'équilibre, par unité de recrutement, des crapets arlequins du lac Muskellunge, Indiana	260
Exemple 10.3	Rendement d'équilibre quand la pêche est censée agir à l'année longue. Effets d'une variation de taille minimale et de taux de pêche global	261
10.4	Estimation du rendement d'équilibre — méthode de Baranov	266
10.4.1	Théorie et calculs	266
10.4.2	Restrictions	268
Exemple 10.4	Population et capture de plie de la mer du Nord à divers taux de pêche et de mortalité naturelle d'après méthode de Baranov	269

TABLE DES MATIÈRES — suite

CHAPITRE 10 — suite

10.5	Estimation du rendement d'équilibre — méthode de Beverton et Holt	270
10.6	Estimation du rendement d'équilibre — modification de Jones de la méthode de Beverton-Holt	274
10.7	Approximations dans les calculs de rendements de Beverton-Holt	275
10.7.1	Comparaison entre formules entières et abrégées	275
10.7.2	Effet de l'emploi de $b' = 3$ comme approximation	275
Exemple 10.5	Calcul des rendements d'équilibre d'une pêcherie de morue d'après méthode de Beverton-Holt	276
10.8	Modifications de la structure par âge et de la biomasse causées par la pêche	279
10.9	Effets temporaires d'un changement de taux de pêche	280
Exemple. 10.6	Calcul des rendements durant la période de transition d'un taux de pêche faible à plus élevé	282
10.10	Calcul de la meilleure taille minimale d'après méthode de Allen	284

CHAPITRE 11. RECRUTEMENT ET RELATIONS STOCK-RECRUTEMENT 285

11.1	Types de recrutement	285
11.1.1	Reproduction	285
11.1.2	Recrutement bien tranché	285
11.1.3	Recrutement par peloton	285
11.1.4	Recrutement continu	285
11.2	Estimation du recrutement — méthode biostatistique	286
11.3	Estimation du recrutement — méthode de Allen	287
11.3.1	Méthode	287
11.3.2	Illustration	288
11.3.3	Effet du changement de taux de pêche	290
11.3.4	Effet d'une différence de taux de mortalité naturelle entre pelotons recrutés et non recrutés	290
11.3.5	Effet d'une différence de taux de mortalité naturelle entre âges incomplètement et complètement recrutés	290
11.3.6	Effet d'une sous-estimation de l'âge de plein recrutement	293
11.3.7	Effet de la saison de pêche et de la mortalité naturelle — application aux populations de type 2	294
11.3.8	Estimation du recrutement absolu	294
11.4	Effets de l'environnement sur le recrutement	294
11.4.1	Généralités	294
11.4.2	Effets additifs et multiplicatifs	295
11.4.3	Régressions curvilignes	297
11.4.4	Tendances séculaires	297
11.4.5	Corrélations exploratoires	297
11.4.6	Difficulté de démontrer des effets significatifs avec de brèves séries d'observations	298
11.4.7	Effets de deux facteurs ou plus considérés simultanément — régression multiple	299
11.4.8	Analyse de régression par étapes	300
Exemple 11.1	Relation possible entre captures de saumon keta dans la baie Tiffamook et débit d'eau et autres facteurs	300

TABLE DES MATIÈRES — suite

CHAPITRE 11 — suite

11.5	La relation entre stock et recrutement	301
11.5.1	Généralités	301
11.5.2	Courbes de recrutement	302
11.6	Courbes de recrutement de Ricker	303
11.6.1	Première forme	303
11.6.2	Seconde forme	304
11.6.3	Moyennes géométrique et arithmétique	305
11.6.4	Adaptation de la courbe	306
11.6.5	Autres statistiques	306
11.6.6	Illustrations	307
Exemple 11.2	Adaptation d'une courbe de recrutement à une population de morues	308
Exemple 11.3	Adaptation d'une courbe de recrutement aux statistiques du saumon keta de la baie Tillamook	309
11.7	Courbes de recrutement de Beverton-Holt	313
11.7.1	Formules	313
11.7.2	Adaptation de la courbe	313
11.7.3	Illustrations	314
11.7.4	Problème type	315
Exemple 11.4	Adaptation d'une courbe de recrutement à une population de plies	315
11.8	Autres courbes de recrutement	316
11.8.1	Modifications de la courbe de Ricker	316
11.8.2	Relations non paramétriques	318
11.8.3	Relations complexes	318
11.9	Taux de mortalité compensatoire et indépendant de la densité	318
CHAPITRE 12. RECRUTEMENT ET PÊCHERIE		321
12.1	Relation entre rendement d'équilibre et taux de pêche, pour différentes courbes de recrutement (situations d'équilibre)	321
12.2	Interaction entre courbe de recrutement et modification du taux de pêche	322
12.2.1	Exploitation croissante	322
12.2.2	Comparaison de situations où l'exploitation augmente, diminue ou s'équilibre	324
12.2.3	Problèmes de gestion	326
12.3	Pêcheries exploitant des stocks mélangés à potentiels de recrutement différents	327
12.3.1	Conditions d'équilibre	327
12.3.2	Évolution vers l'équilibre	327
12.3.3	Illustration	330
12.3.4	Problèmes de gestion	330
12.3.5	Stratégie de mise en valeur	331
12.4	Combinaisons d'analyses de recrutement et de rendement par recrue	331
12.4.1	Modèle de Beverton-Holt	331
12.4.2	Modèle de Walters	331
12.4.3	Technique par calculateur analogique de Silliman	332

TABLE DES MATIÈRES — suite

CHAPITRE 13. ESTIMATION DIRECTE DE LA RELATION ENTRE RENDEMENT D'ÉQUILIBRE, IMPORTANCE DU STOCK ET TAUX DE PÊCHE	333
13.1 Aspects généraux des méthodes d'entrées-sorties	333
13.2 Courbe parabolique de production excédentaire et courbe logistique de croissance — méthode de Graham	334
13.2.1 Parabole de production excédentaire et dérivations	334
13.2.2 Courbe logistique de croissance de la population	336
13.2.3 Adaptation d'une courbe de Graham	336
Exemple 13.1 Adaptation d'une courbe de production excédentaire de Graham, étant donnés B_x et un niveau d'équilibre de pêche	337
Exemple 13.2 Adaptation d'une courbe de production excédentaire de Graham, étant donnés deux niveaux d'équilibre de pêche	337
Exemple 13.3 Adaptation d'une courbe de production excédentaire de Graham et d'une courbe logistique de croissance de population, étant donnés un taux d'équilibre du stock et son augmentation durant une période sans pêche	339
13.3 Relation entre rendement d'équilibre et effort de pêche	340
Exemple 13.4 Estimation du rendement maximal soutenu et du taux de pêche optimal d'après deux niveaux d'équilibre de capture et d'effort de pêche ..	341
13.4 Relation entre production excédentaire et importance du stock d'après augmentation ou diminution annuelle du stock — méthode de Schaefer (1954)	341
13.4.1 Calcul de production annuelle	341
13.4.2 Adaptation d'une relation parabolique aux productions annuelles ..	342
13.4.3 Rendement maximal soutenu par rapport à l'importance du stock et à l'effort de pêche de la même année	343
Exemple 13.5 Calcul de la production excédentaire du flétan du Pacifique de la zone 2 et adaptation d'une courbe de Graham d'après relation entre production excédentaire et biomasse	344
Exemple 13.6 Adaptation d'une courbe de Graham au flétan du Pacifique à l'aide de la relation entre production excédentaire et effort de pêche ...	345
13.5 Calcul d'une courbe parabolique de rendement lorsque le potentiel de capture (q) n'est pas connu indépendamment — méthode de Schaefer (1957)	350
13.6 Modèle de production généralisé — méthode de Pella et Tomlinson	351
13.7 Relation entre production excédentaire et importance du stock pour les années productrices du recrutement courant — méthode de Ricker	351
Exemple 13.7 Relation entre production excédentaire du flétan de la zone 2 et importance du stock 5 à 7 ans plus tôt	353
13.8 Relation entre capture par unité d'effort et effort de pêche des années qui précèdent immédiatement — méthode de Gulland	354
13.8.1 Postulats généraux	354
13.8.2 Relation linéaire	355
13.8.3 Relation curviligne (modèle exponentiel de Gulland-Fox)	355
Exemple 13.8 Relation entre capture de flétan par unité d'effort et effort de pêche des 5 années qui précèdent immédiatement	357
Exemple 13.9 Interprétation des statistiques biologiques estimées pour le flétan de la zone 2	358

TABLE DES MATIÈRES — suite

APPENDICE I. TABLE DES FONCTIONS EXPONENTIELLES ET DÉRIVÉES	361
APPENDICE II. LIMITES DE CONFIANCE POUR DES VARIABLES (x) RÉPARTIES SELON DISTRIBUTION DE FRÉQUENCES DE POISSON, POUR DES COEFFICIENTS DE CONFIANCE ($= 1 - P$) DE 0,95 ET 0,99	369
APPENDICE III. CARACTÉRISTIQUES ET RELATIONS DE DEUX TYPES DE COURBES DE RECRUTEMENT, CHACUNE EXPRIMÉE DIFFÉREMMENT	371
APPENDICE IV. LIGNES DE RÉGRESSION	377
RÉFÉRENCES	379
INDEX	393



AVANT-PROPOS

Ce Bulletin est le troisième de l'auteur au domaine général des statistiques biologiques de populations de poissons. Les deux autres remontent à 1948 et à 1958 et sont épuisés depuis longtemps. Celui-ci se voulut d'abord une révision de l'édition de 1958, mais de nombreuses modifications, additions et suppressions en ont fait, à bien des égards, un nouvel ouvrage. Néanmoins, le présent texte ne prétend certes pas faire écho à tout ce qui est advenu en ce domaine au cours des dernières années, mais tente d'en tenir compte dans la mesure du possible. Le plan directeur et la répartition des matières y demeurent donc analogues à ceux du Bulletin qui précède; quant aux passages nouveaux, il devient impossible de les distinguer des extraits des volumes antérieurs. Dans le cas des exemples, cependant, on indique les emprunts au Bulletin de 1958. Notons également que les méthodes apparentées sont réunies sous un même chapitre, allant si possible du simple au complexe. L'évolution de chaque question est aussi mise en lumière et est considérée ailleurs de façon plus élaborée. Pour chaque matière, le texte varie en longueur selon l'importance prêtée au thème et les données dont on dispose. Ainsi, dans les publications occidentales ordinaires, les méthodes ne font guère l'objet d'élaboration détaillée : n'y sont habituellement citées que les formules les plus utiles à l'estimation des statistiques de population ou le débat touchant l'erreur d'échantillonnage et les conditions dans lesquelles cet échantillonnage peut quand même servir. Notre Bulletin traite néanmoins de façon plus étendue des méthodes tirées de sources peu connues et de nouveaux aspects ou d'évolutions nouvelles de méthodes déjà existantes. Cette façon de répartir les matières n'assure sans doute pas une harmonie de plan idéale, mais établit peut-être un degré d'utilité fort appréciable dans certains champs bien définis.

Les exemples éclairant le texte ne cernent pas une représentation géographique de l'effort de recherche sur les pêches, mais furent généralement choisis pour leur accessibilité. Quant aux exemples puisés aux données « d'emprunt », ils posent un risque de fausse interprétation, mais servent d'illustration à une méthodologie, plutôt que d'état de fait dans une situation donnée; toutefois, en tout ceci, j'ai tenté d'être aussi réaliste que possible. Certains exemples furent également simplifiés dans leur présentation et d'autres imaginés, afin de maintenir le texte dans des limites raisonnables. Certes, le biologiste praticien a tôt fait de se rendre compte que les situations qui se présentent dans la réalité sont d'habitude plus complexes que celles retenues par les manuels ou encore que les conditions en diffèrent de toutes celles décrites à ce jour et exigent une modification des méthodes en cours. Car il semble de règle générale que les expériences ou observations en apparence les plus simples et sans complications se

rèvent, à l'analyse, hautement complexes — complexité qui tient de l'extraordinaire subtilité et variabilité des organismes vivants et des incessantes modifications qu'ils subissent de la naissance à la mort. Rappelons cependant deux précautions générales à prendre dans le domaine en cause : en premier lieu, la division de tout ensemble de données en différentes catégories, par exemple selon la taille, l'âge, le sexe ou l'histoire du poisson à l'étude, ainsi que la comparaison, pour chaque catégorie, de statistiques tirées de deux sous-ensembles ou plus; en second lieu, la division de tout ensemble de données sur base de temps (heures, jours, saisons), suivie de comparaisons semblables.

Du point de vue exploitation rationnelle d'une pêcherie, les renseignements issus du genre de calculs décrits dans cet ouvrage n'apportent qu'une partie des données nécessaires à la création de lignes de conduite appropriées. Ces calculs peuvent cependant fournir parfois la plus grande partie des éléments d'information requis. Dans d'autres cas, ils n'ont pu apporter jusqu'à maintenant qu'une réponse ambiguë à des questions d'importance. Ceci s'est avéré particulièrement vrai là où plusieurs espèces sont les occupants virtuels et les concurrents possibles d'un environnement d'envergure, et que leur abondance relative varie suivant l'intensité de la pêche ou les modifications physiques du milieu. Le gestionnaire des pêches vit aussi le problème (souvent peu facile à résoudre) d'établir un primat auquel ses réglementations devront viser, entraînant des questions de rentabilité et d'intérêt public non abordées ici. Il reste cependant que l'accroissement de l'information biologique apporte à l'aménagement des pêches une amélioration sans cesse grandissante, en précision et efficacité.

Nous avons aussi, dans une certaine mesure, tenté de répondre aux besoins de l'étudiant qui débute en biologie des pêches, par l'analyse détaillée de certains exemples, même quand il s'agit en bonne partie de calculs mathématiques ordinaires. Comme manuel préliminaire, toutefois, l'ouvrage gagnerait à être élagué, par le retrait des méthodes moins souvent utilisées et l'adoption d'une seule méthode là où se retrouvent plusieurs variantes. Ce choix dépendrait en partie des problèmes et intérêts locaux.

Le présent ouvrage, cependant, n'aspire certes pas au rôle de manuel complet à l'intention des biologistes des pêches. Façons de mesurer la taille du poisson, de déterminer son âge, systèmes de marquage, d'étiquetage, de rassemblement et de mise en tableau de statistiques de capture : tout cela n'y figure qu'incidemment, bien que de tels points nous donnent le genre de données dont procède le calcul des statistiques biologiques d'un stock. Des ouvrages traitent toutefois de ces questions, dont ceux de Chugunova (1959), Gulland (1966), Lagler (1956), Rounsefell et Everhart (1953), Royce (1972) et l'« International Biological Program Handbook » publié par Ricker (1971a). Nous ne nous intéressons pas non plus ici aux autres animaux et aux plantes de l'environnement, ni au flux énergétique d'origine alimentaire qui maintient une population aquatique, non plus qu'à la productivité générale des masses d'eau. Ces sujets sont examinés dans la plupart des manuels d'écologie et beaucoup d'aspects relatifs à la production de poissons sont traités notamment dans les travaux de Dickie et Paloheimo (1974), Gulland (1971), Moiseev (1969), Nikolsky (1965), Regier (1974), Ricker (1946, 1969b), Walford (1958), Weatherley (1972) et Winberg (1956).

Le Bulletin de 1958 présentait une liste des personnes m'ayant assisté à divers titres dans mon travail. Certaines d'entre elles m'ont cette fois encore prêté appui et je désire en plus souligner l'apport, sous forme d'entretiens ou d'observations écrites, de K. R. Allen, D. H. Cushing, J. A. Gulland, G. J. Paulik, H. A. Regier et B. J. Rothschild.

Les calculs par ordinateur ont été confiés à K. R. Allen et J. A. C. Thomson. Quant à A. A. Denbigh, il a collaboré à la présentation des nouvelles figures, tandis que Mme Barbara Korsvoll a préparé le manuscrit dactylographié et participé aussi à plusieurs calculs.

CHAPITRE I. — INTRODUCTION

1.1 LES PROBLÈMES

Voici une liste de points pouvant être considérés statistiques biologiques chez une population de poissons :

- 1° Abondance de population, généralement dans une certaine limite d'âge ou taille.
- 2° Taux de mortalité totale à des âges successifs ou même au sein de chaque année.
- 3° Fraction de mortalité totale imputable à chacune de plusieurs causes. On peut parfois distinguer (*a*) mortalités dues à la pêche, (*b*) mortalités causées par prédateurs autres que l'homme, (*c*) mortalités imputables à la maladie, aux parasites ou à la vieillesse; (*b*) et (*c*) réunis constituent mortalité « naturelle ».
- 4° Taux de croissance individuel du poisson. Chez les populations humaines le taux de croissance des gens n'est généralement pas considéré statistique d'importance. Cependant, le taux de croissance chez les poissons est beaucoup plus variable que chez l'homme et peut même être plus sensible que celui de mortalité aux changements d'abondance du peuplement et à la variabilité du milieu.
- 5° Taux de reproduction, surtout en regard de la densité du stock.
- 6° Taux global de *production excédentaire* d'un stock, résultante de croissance, plus recrutement, moins mortalité naturelle.

Parmi ces points, âge et taux de croissance furent, dans les annales de la biologie, les premiers à bénéficier d'une grande attention, peut-être en raison du fait que l'étude de ces aspects s'appuie sur un travail sur le terrain moins considérable. Effectivement, la plupart des présentes méthodes d'estimation du taux de croissance se sont développées depuis 1910, et leurs sources possibles d'erreur furent scrutées de près.

Les méthodes de calcul de l'importance d'une population et de son taux de survie sont apparues relativement tôt, connaissant par la suite un développement beaucoup plus lent. Les 25 dernières années ont néanmoins vu se déployer une grande activité côté élaborations théoriques en ce domaine ainsi que nombre de nouvelles applications pratiques. Le chercheur dispose maintenant de nombreuses méthodes parmi lesquelles choisir celle le mieux adaptée à la population sous étude et devient sans cesse mieux en mesure de recourir à l'une pour vérification de l'autre.

Quant à l'étude de la reproduction ou des « effectifs d'une classe d'âge », elle fut d'abord considérée liée aux facteurs de l'environnement mais, au cours

des dernières années, la relation entre ce phénomène et la densité du stock a beaucoup retenu l'attention.

Enfin, la production globale d'un stock de poissons, par rapport à la densité et au taux de pêche, a intéressé de nombreux auteurs depuis le milieu des années 1920. Il existe maintenant à ce sujet un ensemble considérable de documents ainsi qu'une méthodologie correspondante.

1.2 DÉFINITIONS, USAGES ET GLOSSAIRE

La liste qui suit ne comprend qu'une partie de la terminologie variée utilisée dans l'analyse des populations de poissons. Des explications plus détaillées de certains termes apparaissent sous les rubriques qui suivent. Si un symbole particulier est associé à un terme, l'indication en figure entre parenthèses. L'astérisque, joint au terme, marque sa non-utilisation dans le présent ouvrage, du moins dans le contexte où est requise une définition stricte.

ÂGE : nombre d'années révolues indiqué ici par chiffre arabe, suivi du signe + s'il y a ambiguïté possible (âge 5, âge 5+)¹.

AUGMENTATION (OU DIMINUTION) NETTE : nouvelle substance corporelle élaborée au sein d'un stock, moins pertes résultant de tout type de mortalité.

BIOMASSE (B) : poids d'un stock de poissons ou d'une fraction définie de ce stock.

CAPTURE D'ÉQUILIBRE (C_E) : capture (en nombre) prélevée à même un stock de poissons en équilibre avec pêche d'une intensité donnée et dont la biomasse (mis à part les effets de variation de l'environnement) ne varie pas d'une année à l'autre.

CAPTURE MAXIMALE D'ÉQUILIBRE (voir RENDEMENT MAXIMAL SOUTENU).

CAPTURE PAR UNITÉ D'EFFORT (C/f ou Y/f) : prise de poissons, en nombre ou poids, réalisée par une unité définie d'effort de pêche. On dit aussi : capture par effort, succès de pêche, disponibilité (2°).

CLASSE D'ÂGE : poissons nés ou incubés dans une année donnée. Dans l'hémisphère nord, lorsque la fraie a lieu l'automne et l'incubation au printemps, l'année astronomique d'éclosion sert communément à désigner la classe d'âge (sauf habituellement pour le saumon). On dit aussi : progéniture, génération.

COURBE DE CAPTURE : représentation graphique du logarithme du nombre des poissons capturés à des tailles ou âges successifs.

¹ Ce mode est recommandé, mais il en est d'autres. En Amérique du Nord, on recourt souvent aux chiffres romains, mais leur lourdeur semble excéder tout avantage. Certains ont utilisé indifféremment chiffre romain ou arabe pour marquer l'année d'existence plutôt que le nombre d'années complétées. Pour poisson anadrome, on indique souvent à la fois âge réel et celui de migration vers la mer. Plusieurs signes conventionnels sont utilisés à cette fin, et il semble nécessaire de préciser chaque fois lequel on emploie.

COURBE DE RECRUTEMENT, COURBE DE REPRODUCTION : représentation graphique de la progéniture d'une fraie, au moment de l'atteinte d'un âge particulier (par exemple l'âge auquel la moitié de la progéniture est devenue vulnérable à la pêche), par rapport à l'abondance du stock qui l'a produite.

DISPONIBILITÉ : 1° (r) fraction d'une population de poissons qui vit dans des aires où elle est susceptible d'être pêchée pendant une saison de pêche donnée (Marr 1951). Cette fraction reçoit des recrues de la partie non disponible du stock ou se mélange avec elle à d'autres saisons ou années. (Toute partie plus ou moins isolée du stock est à considérer de préférence comme stock séparé.)

2° (C/f ou Y/f) : capture par unité d'effort.

EFFICACITÉ DE PÊCHE : terme général se rapportant au pourcentage de prélèvement de poissons à même un stock, mais non aussi spécifiquement défini que taux d'exploitation ou taux instantané de pêche.

EFFORT DE PÊCHE (f) : 1° total des engins de pêche employés durant une période de temps définie. Lorsque l'on emploie deux sortes d'engins ou plus, ces derniers doivent être calibrés par rapport à un type standard (voir section 1.7).

2° effort de pêche réel.

EFFORT DE PÊCHE RÉEL (F/q) : effort de pêche ajusté, si nécessaire, de sorte que chaque augmentation de l'unité ainsi ajustée entraîne augmentation proportionnelle du taux instantané de pêche.

*INTENSITÉ DE PÊCHE : 1° effort de pêche réel.

2° effort de pêche par unité de superficie (Beverton et Holt).

3° efficacité de pêche.

*INTENSITÉ MÉCANIQUE DE PÊCHE : effort de pêche (1°).

MORTALITÉ NATURELLE : sauf pêche par l'homme, mortalité par toute cause, y compris prédation, vieillesse, épidémies, pollution, etc.

PARAMÈTRE : « constante » ou description numérique de quelque propriété d'une *population* (réelle ou imaginaire). Cf. statistique.

PIÈCES : unités diverses, comme dans l'expression « deux dollars pièce » (allemand *Stück*). Poisson individuel.

POPULATION VIRTUELLE : stock utilisé.

POTENTIEL DE CAPTURE (q) : fraction d'un stock de poissons capturée par une unité définie d'effort de pêche. Quand cette unité est assez petite pour ne capturer qu'une petite partie du stock — 0,01 ou moins — on peut l'employer comme taux instantané dans le calcul des changements subis par la population (s'il s'agit de fractions prélevées sur différentes parties du stock, voir « vulnérabilité »). On dit aussi : coefficient de capture, *intensité de mortalité due à la pêche (Fry 1949, p. 24; dans son appendice toutefois, la définition qu'il en donne équivaut à notre taux de pêche F).

PRODUCTION : 1° (au sens d'Ivlev) somme totale de nouvelle substance corporelle créée au sein d'un stock durant une unité de temps, que cette somme survive ou non jusqu'à la fin de cette période. On dit aussi: *production nette (Clarke *et al.* 1946); *production totale.
2° *rendement.

PRODUCTION EXCÉDENTAIRE (Y') : production de poids nouveau par un stock pêchable, plus recrues venues s'y ajouter, moins ce qui est enlevé par mortalité *naturelle*. On estime ordinairement cette production la capture d'une année donnée, plus l'accroissement de volume du stock (ou moins sa diminution). On dit aussi : augmentation naturelle, rendement soutenu, capture d'équilibre (Schaefer).

*PUISSANCE DE PÊCHE (d'un bateau ou engin de pêche) : vulnérabilité relative du stock par rapport à différents bateaux ou engins. Généralement déterminée par la capture par l'engin donné, divisée par la capture par un engin standard à peu près même heure et même endroit.

RAPPORT D'EXPLOITATION (E) : rapport entre poissons capturés et mortalité totale (= F/Z quand pêche et mortalité naturelle ont lieu simultanément). On dit aussi : *taux d'exploitation.

RECRUTEMENT : apport de nouveaux poissons au sein de la population vulnérable, par croissance des catégories de petite taille (section 11.1).

RECRUTEMENT ABSOLU : nombre des poissons atteignant taille de capture dans une unité de temps donné (généralement un an).

RENDEMENT D'ÉQUILIBRE (Y_E) : rendement pondéral d'un stock de poissons en équilibre avec une pêche d'une intensité donnée et dont la biomasse (mis à part les effets de variation de l'environnement) ne change pas d'une année à l'autre. On dit aussi : rendement soutenu, rendement soutenu équivalent (voir aussi PRODUCTION EXCÉDENTAIRE).

RENDEMENT MAINTENU : « la plus importante capture susceptible d'être maintenue à même la population, à quelque niveau de taille du stock, pendant une période continue. Il sera identique au rendement soutenu chez les populations au-dessous du niveau de taille dont on tire rendement maximal soutenu (RMS), de même que chez les populations d'un niveau de taille égal ou supérieur de celui fournissant le RMS » (Gulland).

RENDEMENT MAXIMAL SOUTENU (RMS ou Y_s) : capture moyenne ou rendement moyen le plus grand pouvant être prélevé de façon continue à même un stock dans les conditions d'environnement existantes (pour espèces à recrutement variable, le maximum peut être obtenu en capturant certaines années moins de poissons qu'en d'autres). On dit aussi : capture maximale d'équilibre (CME), rendement maximal soutenable, capture soutenue.

RENDEMENT SOUTENU : rendement d'équilibre.

SÉCULAIRE : se rapportant au passage du temps.

STATISTIQUE : estimation de paramètre, obtenue par observation et sujette en général à erreur d'échantillonnage.

STOCK : partie d'une population de poissons considérée du point de vue utilisation réelle ou potentielle.

STOCK DE POISSONS : voir STOCK.

STOCK UTILISABLE : nombre ou poids de tous les poissons d'un stock se trouvant dans l'échelle des tailles habituellement considérées utilisables (ou désignées telles par la loi). On dit aussi : *stock actuel.

STOCK UTILISÉ, POPULATION UTILISÉE (V) : fraction, en nombre, des poissons vivant à un moment déterminé et qui sera ultérieurement capturée.

SUCCÈS DE PÊCHE : Capture par unité d'effort.

TAILLE CRITIQUE : taille moyenne des poissons d'une même classe d'âge au moment où taux instantané de mortalité naturelle égale taux instantané de croissance, en poids, pour l'ensemble de la classe d'âge. On dit aussi : *taille optimale.

TAUX ANNUEL (ou saisonnier) DE CROISSANCE (h) : *augmentation* d'un poisson, en poids, par année (ou saison), divisée par poids initial.

TAUX ANNUEL (ou saisonnier) DE MORTALITÉ TOTALE (A) : nombre des poissons mourant pendant une année (ou saison), divisé par nombre initial. On dit aussi : taux réel de mortalité, *coefficient de mortalité (Heincke).

TAUX CONDITIONNEL DE MORTALITÉ DUE À LA PÊCHE (m) : fraction d'un stock initial qui serait capturée pendant l'année (ou saison) *si* nulle autre cause de mortalité n'intervenait ($= 1 - e^{-F}$). On dit aussi : taux annuel de mortalité due à la pêche, ou taux saisonnier de mortalité due à la pêche.

TAUX CONDITIONNEL DE MORTALITÉ NATURELLE (n) : fraction d'un stock initial qui mourrait pendant l'année (ou saison) de causes autres que la pêche *s'il* n'y avait aucune mortalité due à la pêche ($= 1 - e^{-M}$). On dit aussi : taux annuel de mortalité naturelle, taux saisonnier de mortalité naturelle.

*TAUX D'AUGMENTATION NATURELLE : TAUX INSTANTANÉ DE PRODUCTION EXCÉDENTAIRE.

TAUX DE PÊCHE (F) : TAUX INSTANTANÉ DE MORTALITÉ DUE À LA PÊCHE.

TAUX DE PRÉLÈVEMENT : terme non strictement défini pouvant signifier ou taux d'exploitation ou taux de pêche, selon le contexte (voir section 1.4.3).

TAUX DE SURVIE (S) : nombre des poissons vivants après un laps de temps défini, divisé par leur nombre initial. Généralement calculé sur base annuelle.

TAUX D'EXPLOITATION (u) : fraction, en nombre, à un moment donné, des poissons d'une population qui seront capturés et tués par l'homme dans l'année qui suit immédiatement ($= FA/Z$ quand pêche et mortalité naturelle sont simultanées). Cette expression peut également s'appliquer aux parties res-

pectives du stock, distinctes quant à la taille, au sexe, etc. (voir aussi « taux d'utilisation »). On dit aussi : *coefficient de pêche (Heincke).

TAUX D'UTILISATION : semblable au taux d'exploitation, sauf que seul le poisson *débarqué* est pris en considération. La distinction entre capture et débarquement est importante quand de grandes quantités de poissons sont rejetées à la mer.

TAUX INSTANTANÉ DE CROISSANCE (G) : logarithme naturel du rapport entre poids final et poids initial du poisson dans une unité de temps donnée (généralement un an). Quand cette expression s'applique de façon collective à tous les poissons d'un âge donné d'un stock, il faut tenir compte de la possibilité de mortalité sélective (section 9.4).

TAUX INSTANTANÉ DE MORTALITÉ (Z) : logarithme naturel (avec changement de signe) du taux de survie ; rapport entre mortalités par unité de temps et abondance de population pendant cette période, supposant tout poisson mort immédiatement remplacé de façon que la population reste la même. On dit aussi : *coefficient de diminution (Baranov).

TAUX INSTANTANÉ DE MORTALITÉ DUE À LA PÊCHE (F) : quand mortalité due à la pêche et mortalité naturelle agissent simultanément, F est égal au taux instantané de mortalité totale multiplié par le rapport entre mortalité due à la pêche et tous les types de mortalités. On dit aussi : *taux de pêche, taux instantané de pêche, intensité de mortalité due à pêche (voir POTENTIEL DE CAPTURE).

TAUX INSTANTANÉ DE MORTALITÉ NATURELLE (M) : quand mortalité due à la pêche et mortalité naturelle agissent simultanément, ce taux est égal au taux instantané de mortalité totale, multiplié par le rapport entre mortalités naturelles et mortalités totales. On dit aussi : *intensité de mortalité naturelle (Fry).

TAUX INSTANTANÉ DE PRODUCTION EXCÉDENTAIRE : égal au taux de croissance, plus taux de recrutement, moins taux de mortalité naturelle (tous calculés en poids et sur base instantanée). Dans une pêche équilibrée, cette augmentation remplace la perte due à la pêche et le taux de production excédentaire est numériquement égal aux taux de pêche. On dit aussi : *taux instantané d'augmentation naturelle (Schaeffer).

TAUX INSTANTANÉ DE RECRUTEMENT (z) : sur court intervalle de temps, nombre des poissons atteignant taille de capture, divisé par le nombre des poissons de taille de capture déjà présents à ce temps. Généralement donné sur base annuelle, c'est-à-dire le nombre décrit ci-dessus divisé par la fraction d'année que représente le « court intervalle » en question. Cette notion a surtout cours quand la taille du stock vulnérable ne change pas ou ne change que lentement, puisque chez les poissons, le recrutement n'est généralement pas directement lié à l'importance du stock, contrairement à mortalité et croissance.

TAUX INSTANTANÉS (en général) : voir section 1.4. On dit aussi : taux logarithmique, exponentiel, ou d'intérêt composé.

VULNÉRABILITÉ : terme équivalant à POTENTIEL DE CAPTURE, mais habituellement appliqué à des fractions séparées d'un stock, par exemple celles d'une taille particulière ou qui vivent dans une région particulière de l'aire de distribution.

Dans l'énumération qui précède on n'a défini que les « taux » le plus fréquemment utilisés. Règle générale, dans tout processus, il y aura taux *absolu*, taux *relatif* et taux *instantané* (sections 1.4 et 1.5).

1.3 SYMBOLES

Autant que possible, les symboles adoptés sont ceux du système « international » (Gulland 1956a), mais plusieurs symboles additionnels furent aussi requis, dont les plus utilisés figurent ci-après. Les Bulletins antérieurs (Ricker 1948, 1958a) recouraient avant tout au système recommandé par Widrig (1954a, b) dont les symboles figurent ici entre crochets.

- a* 1° coefficient employé dans la courbe de recrutement de Ricker (section 11.6.2)
2° multiplicateur dans la relation fonctionnelle poids-longueur (section 9.3.1)
- b* 1° pente de toute droite
2° exposant dans la relation fonctionnelle poids-longueur (section 9.3.1)
- e* 2,71828 . . .
- f* effort de pêche
- h* taux de croissance annuel
- k* 1° coefficient de croissance de Ford (section 9.6.4)
2° un taux ; employé dans différents rapports
- l* longueur d'un poisson
- m* taux conditionnel de mortalité due à la pêche
- n* taux conditionnel de mortalité naturelle
- q* potentiel de capture [*c*]
- r* 1° disponibilité (section 1.2)
2° taux d'accession (section 5.3)
- s* écart type
- t* 1° moment dans le temps (souvent utilisé comme notation inférieure)
2° intervalle de temps (aussi Δt)
3° âge

- u* 1° taux d'exploitation d'un stock de poissons ou prévision de capture par l'homme (le μ de Ricker 1948)
2° rapport entre nombre des recaptures et nombre des poissons marqués et relâchés (= R/M)
- v* prévision de mortalité naturelle (*v* de Ricker 1948)
- w* poids d'un poisson
- y* taux instantané d'émigration
- z* 1° taux instantané d'immigration
2° taux instantané de recrutement
- A* taux annuel (ou saisonnier) de mortalité [*a*]
- A'* taux annuel (ou saisonnier) de disparition du poisson
- B* poids (biomasse) d'un groupe de poissons : par exemple, d'une classe d'âge ou d'un stock entier
- C* 1° capture, en nombre — généralement pour l'année entière
2° nombre des poissons examinés quant aux étiquettes ou marques
- E* 1° évaison (du saumon ou autre poisson hors pêcherie)
2° nombre des oeufs
3° rapport d'exploitation (= F/Z)
4° niveau d'équilibre (comme notation inférieure) — voir appendice III
- F* taux instantané de mortalité due à la pêche [*p*]
- G* taux instantané de croissance [*g*]
- K* 1° coefficient de croissance de Brody (section 9.6.1)
2° tout taux
3° capture cumulative (chapitre 6)
- L* longueur moyenne au recrutement dans équation de rendement de Baranov
- L_x* longueur asymptotique dans équation de croissance de Brody–Bertalanffy
- M* 1° taux instantané de mortalité naturelle [*q*]
2° nombre des poissons marqués ou étiquetés (également M')
- N* nombre des poissons dans classe d'âge, population ou échantillon
- P* 1° abondance d'un stock parental ou d'une génération
2° niveau de probabilité statistique
- Q* constante apparaissant dans l'intégration du calcul de rendement de Baranov

- R 1° nombre des recrues ajoutées au stock exploitable
2° nombre des recaptures de poissons marqués ou étiquetés
3° coefficient de corrélation multiple
- S taux de survie ($= -\log_e Z$) [s]
- S' taux apparent de survie ($= -\log_e Z'$)
- U taux instantané des « autres pertes » (comprenant émigration et, pour poissons étiquetés, perte d'étiquettes)
- V 1° stock utilisé, population virtuelle
2° variance
- W_x poids asymptotique moyen correspondant à L_x
- Y rendement, capture en poids
- Z taux instantané de mortalité (totale) [i]
- Z' taux instantané de disparition (pertes totales) d'un stock
($= F + M + U = Z + U$)
- (au-dessus d'un symbole) valeur moyenne
- Σ symbole de sommation

1.4 REPRÉSENTATION NUMÉRIQUE DE LA MORTALITÉ

1.4.1 TAUX DE MORTALITÉ TOTALE. Numériquement, on peut exprimer de deux façons différentes la mortalité survenant dans une population, par toutes causes.

a) La manière la plus simple et peut-être la plus réaliste de cerner cette mortalité est le calcul de la *prévision annuelle de mort* d'un poisson individuel ou le *taux réel de mortalité*, exprimé en fraction ou pourcentage. Il s'agit de la fraction des poissons présents en début d'année, mais mourant effectivement au cours de celle-ci.

b) L'autre méthode s'appuie sur le principe que, si le nombre des mortalités dans un court intervalle de temps est en tout temps proportionnel au nombre des poissons présents à cette période, la fraction qui reste, au temps t , de la population du début de l'année ($t = 0$), est :

$$\frac{N_t}{N_0} = e^{-Zt} \quad (1.1)$$

Le paramètre Z est appelé *taux instantané de mortalité*. Si l'unité de temps est un an, alors à la fin de l'année (lorsque $t = 1$) :

$$\frac{N_1}{N_0} = e^{-Z} \quad (1.2)$$

Mais $N_1/N_0 = S = 1 - A$; donc $1 - A = e^{-Z}$ ou $Z = -\log_e(1 - A)$; donc le taux instantané de mortalité est égal au logarithme naturel (avec changement de signe) du complément de la prévision annuelle de mortalité.

Le taux instantané Z représente également le nombre des poissons (recrues comprises) qui mourraient pendant l'année si le recrutement équilibrerait exactement la mortalité de jour en jour, et il est exprimé comme fraction ou multiple de la densité constante du stock.

La notion de taux « instantané » continue, semble-t-il, de causer des difficultés aux débutants. Supposons une année de la vie d'un poisson qu'on doit diviser en un grand nombre n d'intervalles égaux et représentons par Z/n la prévision de mort du poisson pendant chacun de ces intervalles; en d'autres termes, Z/n est la fraction d'une population importante qui mourrait effectivement pendant chaque intervalle de temps d'un n^e d'année. Dans un tel rapport, Z est le taux instantané de mortalité, exprimé sur une base annuelle. L'intervalle de $1/n$ année est voulu court (n est voulu grand) de façon que le changement de taille de population pendant chaque intervalle soit négligeable, c'est-à-dire que Z/n représente une petite fraction. Mais, évidemment, l'effet cumulatif de la mort de Z/n des poissons sur un grand nombre de n^e d'année est assez important. On peut illustrer le processus par exemple numérique. Supposons que $n = 1\ 000$ et $Z = 2,8$. Alors, pendant $1/1\ 000$ d'année, $2,8/1\ 000 = 0,28\%$ du nombre moyen des poissons présents meurent. Comme ceci représente un très petit nombre de mortalités, la différence entre nombre moyen et nombre initial peut être écartée; et, sur une population initiale supposée de $1\ 000\ 000$, environ $2\ 800$ mourront et $997\ 200$ demeureront en vie. Pendant le millième d'année suivant, $0,28\%$ de $997\ 200 = 2\ 793$ meurent, donc $994\ 407$ survivent. Répété mille fois, ce processus laisse $1\ 000\ 000 (1 - 0,0028)^{1\ 000} = 60\ 000$ survivants. La mortalité pour l'année est donc de $940\ 000$ poissons et le taux annuel de mortalité de $A = 0,940$, par rapport au taux instantané de $Z = 2,8$. Cette relation n'est pas tout à fait exacte parce que $1\ 000$ divisions de l'année sont à peine suffisantes pour le calcul à trois chiffres près de l'importance relative de ces deux taux. La valeur appropriée à un nombre indéfiniment grand de divisions de l'année est donnée par la relation $(1 - A) = e^{-Z}$ dont $e = 2,71828$. Dans cet exemple, pour $Z = 2,8$, $A = 0,9392$, de sorte que le calcul approximatif demeure assez voisin. Certes il n'y a pas de limite à l'ampleur possible de Z , mais A ne peut dépasser l'unité — c'est-à-dire qu'il ne peut mourir plus de poissons que le nombre effectivement présent. D'autre part, quand Z et A sont petits, ils se rapprochent en grandeur. La table de l'appendice I montre que quand $Z = 0,1$, il n'y a entre eux qu'une différence de 5% .

On a suggéré que la mortalité ne devrait pas vraiment être divisée en périodes de temps inférieures à un jour, en raison des fluctuations nycthémérales probables de la prédation et autres facteurs, et qu'un calcul infinitésimal des différences finies devrait donc être employé. En fait, même les 365 divisions de l'année sont suffisamment proches d'un « nombre indéfiniment grand » pour donner à la relation exponentielle entre Z et A la précision nécessaire à nos travaux. Il faut en plus songer que nous ne sommes pas intéressés, somme toute, à diviser l'année du poisson en intervalles de temps astronomiquement égaux; pour nos travaux, une échelle de temps physiologique serait mieux appropriée ou peut-être une échelle fondée sur la variation nycthémérale et saisonnière de l'activité des prédateurs des poissons. C'est seulement quand la mortalité totale est subdivisée en composants dont l'effet peut varier selon les saisons et de différentes façons, que le temps en fonction du soleil prend de l'importance.

1.4.2 SUBDIVISIONS DE LA MORTALITÉ. Il peut y avoir plusieurs causes de mortalité chez une population de poissons: retrait par l'homme (pêche), prédation, maladie, accidents, etc., chaque cause agissant selon un taux particulier. En pratique, nous divisons habituellement ces causes en deux types seulement: pêche et mortalité naturelle (pour toute cause autre que la pêche).

Chaque genre de mortalité a son propre taux instantané, et la somme de ceux-ci devient le taux instantané de mortalité totale. Si F représente le taux instantané de mortalité due à la pêche, l'expression e^{-F} représente ce que serait le taux de survie, *sans mortalité naturelle*, et $1 - e^{-F}$, ce que serait le *taux conditionnel de mortalité* correspondant, sans l'existence des autres sources de mortalité, laquelle est représentée ici par m . De même, si M est le taux instantané de mortalité naturelle, $1 - e^{-M}$ est le taux conditionnel de mortalité naturelle. Quand pêche et mortalité naturelle agissent simultanément, elles sont en concurrence pour le même poisson et, par conséquent, les taux conditionnels de mortalité ne sauraient s'additionner. Toutefois, une prévision de mortalité peut facilement être calculée pour chaque cause, comme décrit section 1.5.2 et ces prévisions peuvent s'additionner. La prévision de mortalité due à la pêche est connue sous le nom de taux d'exploitation. Les trois types de taux de mortalité sont donc les suivants :

	Symbole
I. Taux instantanés de mortalité	
totale.....	Z
due à la pêche (« taux de pêche »)	F
due à des causes naturelles	M
II. Taux conditionnels de mortalité	
due à la pêche.....	m
due à des causes naturelles	n
III. Taux réels de mortalité (prévision de mortalité)	
totale.....	A
due à la pêche (« taux d'exploitation »)	u
due à des causes naturelles	v

1.4.3 USAGE COURANT. Pour les besoins d'usage courant, l'utilité de u et F — taux d'exploitation et taux de pêche — dépend en partie du genre de pêcherie en cause. Si la pêche a lieu à un moment où il y a peu ou pas de recrutement, un taux d'exploitation de 65% par exemple donne la fraction du stock vulnérable utilisée chaque année; dire que le taux de pêche est en ce cas de 105% revêt cependant peu de signification pour le profane. La situation est différente toutefois lorsque pêche, recrutement et mortalité naturelle agissent durant la même période de temps : dans ce cas par exemple avec taux d'exploitation de 65% et mortalité naturelle de 10%, la capture de l'année égale 1,21 fois le stock dont on dispose à un moment donné. En pareil cas, le taux de pêche, 121%, paraît une description plus objective et plus plausible de l'efficacité de la pêcherie.

1.5 RECRUTEMENT, STOCK ET CAPTURE NUMÉRIQUE

1.5.1 TYPES DE POPULATIONS DE POISSONS IDÉALES. Une classification pratique des populations de poissons est donnée ci-dessous. Semblable à celle proposée par Ricker (1941, 1958a), elle en diffère néanmoins par son numérotage.

Type 1. La mortalité naturelle se produit à une époque de l'année autre que la saison de pêche. La population ne diminue en saison de pêche qu'en raison des prélèvements de la prise.

Type 2. La mortalité naturelle se produit en même temps que la pêche; chacune se produit à taux instantané constant ou de variation parallèle. C'est le type le plus employé en calcul de production.

Les types ci-dessus peuvent être divisés plus avant d'après le moment où le recrutement se produit :

Type A. Le recrutement a lieu à une période de l'année où il n'y a pas de mortalité.

Type B. Le recrutement se fait à un taux absolu uniforme (linéaire) au long de l'année, ou est proportionnel au taux de pêche au long de la saison de pêche.

Les types de recrutement A et B peuvent être combinés avec les types de pêche 1 ou 2. Tous ces « types » sont idéaux plutôt que réels et seront approchés plutôt qu'atteints par les pêcheries réelles.

1.5.2 RELATIONS ENTRE PARAMÈTRES. Pour *tous les types de pêcheries indiqués précédemment*, les rapports entre taux de mortalité et taux de survie s'établissent comme suit :

$$\text{Taux instantané de mortalité totale : } Z = F + M \quad (1.3)$$

$$\text{Taux réel de mortalité totale : } A = 1 - e^{-Z} = u + v \quad (1.4)$$

$$\text{Taux de survie : } S = e^{-Z} \quad (1.5)$$

Pour *pêcheries de type 1*, il est bien de commencer l'année biologique au moment où la pêche débute et de prendre en considération le fait que la mortalité naturelle se produit après la fin de la pêche. Nous avons alors les rapports suivants en plus des relations (1.3) à (1.5) :

$$\text{Taux d'exploitation : } u = m = 1 - e^{-F} \quad (1.6)$$

$$\text{Taux conditionnel de mortalité naturelle : } n = 1 - e^{-M} \quad (1.7)$$

$$\text{Prévision de mortalité naturelle : } v = n(1 - u) \quad (1.8)$$

Pour *pêcheries de type 2*, où pêche et mortalité naturelle agissent parallèlement, les relations suivantes s'appliquent :

$$\text{Taux conditionnel de mortalité due à la pêche : } m = 1 - e^{-F} \quad (1.9)$$

$$\text{Taux conditionnel de mortalité naturelle : } n = 1 - e^{-M} \quad (1.10)$$

$$\text{Taux d'exploitation : } u = FA/Z \quad (1.11)$$

$$\text{Prévision de mortalité naturelle : } v = MA/Z \quad (1.12)$$

Les expressions (1.9) à (1.12) impliquent également ce qui suit :

$$\frac{Z}{A} = \frac{F}{u} = \frac{M}{v} \quad (1.13)$$

$$m + n - mn = A \quad (1.14)$$

Notons surtout que les expressions (1.3) à (1.15) ainsi que (1.14) n'exigent pas, au long de l'année, de rapports proportionnels entre taux de pêche et taux de mortalité naturelle. Ainsi, un simple calcul démontre qu'un taux conditionnel de

mortalité naturelle de 50% (n), combiné à un taux conditionnel de mortalité due à la pêche de 50% (m), donne un taux de mortalité totale de 75% (A), que les deux types de mortalité agissent concurremment, consécutivement, ou de quelque façon intermédiaire. D'autre part, les différences d'incidence saisonnière des deux sortes de mortalité peuvent provoquer des modifications frappantes de l'importance relative des prévisions annuelles de mortalité (u et v), bien que leur addition donne toujours A . L'expression (1.13) ne s'applique qu'à une situation où pêche et mortalité naturelle sont réparties de façon proportionnelle au long de l'année (bien que chacune ne doive pas nécessairement être de grandeur constante à l'échelle de temps astronomique).

Pour une bonne approximation de pêcherie de type 1 ou 2, on peut fixer de la façon qui convienne le mieux les limites de l'année de pêche. Ainsi, pour se rapprocher du type 2, on peut éventuellement disposer l'année statistique de façon que le temps moyen de pêche se situe au milieu de ladite année, avec périodes de peu de pêche réparties aussi symétriquement que possible en début et fin du temps de pêche.

Si la pêche est saisonnièrement répartie de façon que ni le modèle de type 1 ni celui de type 2 ne convienne, l'année peut être divisée en deux parties ou davantage avec calcul, pour chacune, des valeurs respectives de F , M , etc.

1.5.3 UN SEUL GROUPE D'ÂGE. Considérons le cas d'un groupe d'âge particulier de poissons dans la partie recrutée (entièrement vulnérable) d'un stock. Son abondance au cours de l'année baisse de N à N_S suivant l'équation (1.2) : par exemple, du point A au point B_1 dans la figure 1.1. L'abondance *moyenne* pendant l'année est la surface de la figure sous AB_1 , divisée par la longueur de la base (qui est l'unité). Selon nos symboles cela donne :

$$\bar{N} = \int_{t=0}^{t=1} N e^{-Zt} dt = N \left(\frac{e^{-Z} - 1}{-Z} - \frac{1}{-Z} \right) = \frac{N(1 - e^{-Z})}{Z} = \frac{NA}{Z} \quad (1.15)$$

Les mortalités totales égalant par définition NA sont par conséquent Z fois la population moyenne. Comme la mortalité est à chaque instant divisée entre causes naturelles et pêche dans le rapport de F à M , les mortalités naturelles sont donc de $M/(F + M) = M/Z$ fois NA ou, (d'après 1.15), de M fois la population moyenne, c'est-à-dire :

$$\frac{M}{F + M} \times NA = \frac{MNA}{Z} = M\bar{N} \quad (1.16)$$

De façon analogue, la capture est de F fois la population moyenne :

$$C = F\bar{N} = \frac{NFA}{Z} \quad (1.17)$$

Cette équation, souvent appelée *équation de capture de Baranov*, a aussi été obtenue de façon stochastique par Rothschild (1967).

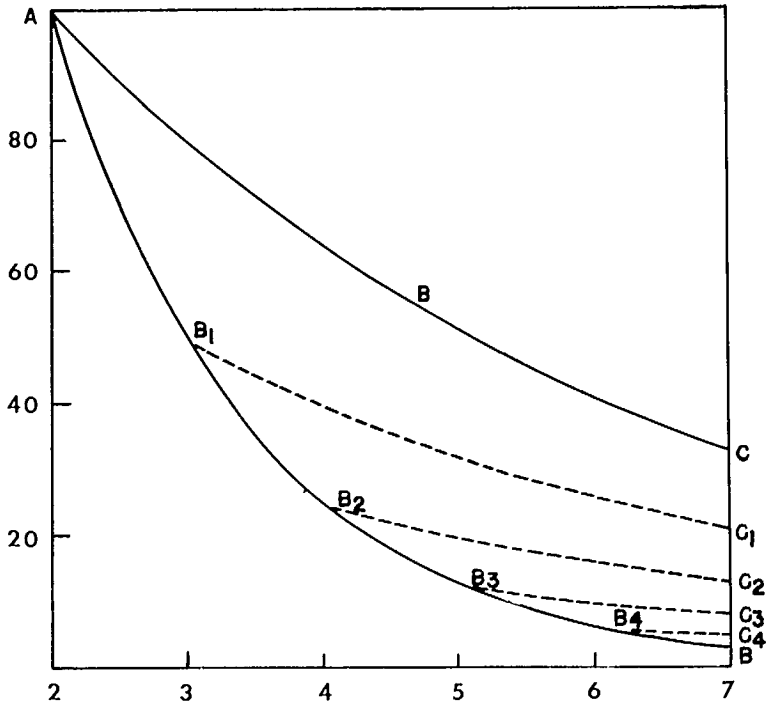


FIG. 1.1 Diminution exponentielle d'un stock d'abondance initiale de 100 à l'âge 2 quand le taux de mortalité annuelle est de 0,2 (AC) et de 0,5 (AB). Les lignes pointillées indiquent la structure de la population durant une période de transition entre faible mortalité et mortalité plus forte (reproduit par S. D. Gerking d'après la figure 8 de Baranov 1918).

1.5.4 PLUSIEURS GROUPES D'ÂGE. Quelques types de stocks de poissons commerciaux sont constitués d'un seul groupe d'âge et les équations précédentes s'y appliquent directement. Mais ordinairement un stock est plutôt formé d'un mélange d'âges, de sorte que dans l'obtention d'expressions de mortalité et autres pour l'ensemble de populations, il faille tenir compte des recrues ajoutées au stock et des modalités du recrutement. Nous examinerons d'abord la situation d'équilibre, décrite pour la première fois de façon détaillée par Baranov (1918), où le recrutement est le même chaque année et le taux de survie, pour plus de simplification, demeure le même la vie durant.

1.5.5 RECRUTEMENT INSTANTANÉ. Considérons R recrues ajoutées chaque année au stock exploitable d'une espèce. Supposons le stock de type A, de façon que les recrues deviennent pêchables durant une brève période de temps ou, à des fins pratiques, toutes au même moment. Avec taux de survie constant S , les recrues sont réduites en 1 an à Re^{-z} ou RS , en 2 ans à RS^2 et en t ans à RS^t . Dans ces conditions d'équilibre on calcule la population totale présente juste

après recrutement de n'importe quelle année par la somme des séries géométriques convergentes :

$$\begin{aligned}
 N &= R + Re^{-z} + Re^{-2z} + \dots \\
 &= R(1 + S + S^2 + \dots) \\
 &= R \left(\frac{1 - S^\infty}{1 - S} \right) = \frac{R}{(1 - S)} = \frac{R}{A}
 \end{aligned} \tag{1.18}$$

À toute autre époque de l'année, la population sera évidemment quelque peu inférieure à ceci. Par exemple, à la mi-année, elle sera de :

$$\begin{aligned}
 N &= Re^{-0,5z} + Re^{-1,5z} + Re^{-2,5z} + \dots \\
 &= Re^{-0,5z}(1 + e^{-z} + e^{-2z} + \dots) \\
 &= \frac{Re^{-0,5z}}{A}
 \end{aligned} \tag{1.19}$$

De façon analogue, juste *avant* l'arrivée annuelle des recrues, le stock serait de :

$$N = \frac{Re^{-z}}{A} = \frac{RS}{A} \tag{1.20}$$

ce qui constitue sa moindre valeur.

L'importance moyenne du stock en cours d'année (unité de temps) où il diminue et passe de R/A à RS/A est donnée évidemment par l'équation :

$$\bar{N} = \frac{R}{A} \int_{t=0}^{t=1} e^{-zt} dt = \frac{R}{A} \times \frac{A}{Z} = \frac{R}{Z} \tag{1.21}$$

1.5.6 RECRUTEMENT CONTINU. Examinons une pêcherie de type 2B où R recrues rallient un stock exploitable à un rythme absolu régulier au long de l'année plutôt que d'un seul coup. Supposons de plus ce stock en équilibre à la densité N, le nombre des recrues ne faisant qu'équilibrer en tout temps celui des morts. D'après (1.15) le nombre des poissons mourant dans le cours de l'année est le produit du nombre présent par le taux instantané de mortalité :

$$\text{mortalités totales} = \bar{N}Z \tag{1.22}$$

Tenant compte des poissons présents en début d'année, le nombre de ceux d'entre eux qui mourront au cours de l'année s'établit évidemment comme suit :

$$\text{Mortalités des « vieux » poissons} = \bar{N}A \tag{1.23}$$

La mortalité parmi les recrues devient donc la différence entre ces deux équations ou :

$$\text{Mortalités des recrues de l'année} = \bar{N}(Z - A) \tag{1.24}$$

Mais dans les conditions d'équilibre, le nombre annuel des recrues doit être le même que celui des mortalités, soit :

$$R = \bar{N}Z \quad (1.25)$$

Donc le nombre des recrues mourant pendant l'année de leur recrutement (expression 1.24) peut également (remplaçant l'expression \bar{N} par R/Z) s'inscrire comme suit :

$$\frac{R(Z - A)}{Z} \quad (1.26)$$

Le nombre des recrues survivant à cette année est donc :

$$R - \frac{R(Z - A)}{Z} = \frac{RA}{Z} \quad (1.27)$$

Le développement de l'expression (1.27) qu'on vient de donner est de Ricker (1944). Beverton (1954, p. 140) l'a développée directement à partir de l'équation différentielle reliant dimension du stock N_t à taux instantané de mortalité Z et à recrutement R :

$$\frac{dN_t}{dt} = -ZN_t + R \quad (1.28)$$

R étant le nombre des recrues ralliant le stock à un taux absolu uniforme pendant une unité de temps (ici, un an). Intégrant ce qui précède, on obtient l'expression du nombre des poissons susceptibles d'être pris au temps t , soit :

$$N_t = \frac{R}{Z} + Ke^{-Zt} \quad (1.29)$$

où K est une constante d'intégration. Si nous considérons un stock formé de recrues d'une seule année, de sorte que $N_t = 0$ quand $t = 0$, la constante K est égale à $-R/Z$. Donc l'expression générale pour le nombre des recrues survivant au temps t devient :

$$N_t = \frac{R}{Z} - \frac{R}{Z}e^{-Zt} = \frac{R}{Z}(1 - e^{-Zt}) \quad (1.30)$$

Lorsque $t = 1$ an, ce nombre des survivants devient :

$$\frac{R}{Z}(1 - e^{-Z}) = \frac{R(1 - S)}{Z} = \frac{RA}{Z} \quad (1.31)$$

comme dans (1.27) qui précède.

Dans leur deuxième année de vie, les survivants ci-dessus (expression 1.27) sont soumis au taux entier de mortalité A , de sorte qu'il en meurt RA^2/Z et en survit RAS/Z . La population totale de tous âges, au début de toute année, résulte donc de l'addition des séries géométriques suivantes :

$$\begin{aligned} N &= \frac{RA}{Z} + \frac{RAS}{Z} + \frac{RAS^2}{Z} + \dots \\ &= \frac{RA}{Z} \left(\frac{1 - S^\infty}{1 - S} \right) = \frac{RA}{Z} \times \frac{1}{A} = \frac{R}{Z} \end{aligned} \quad (1.32)$$

Mais, puisque recrutement et mortalité sont continus, la population est la même en tout temps de l'année et (1.32) représente le stock présent de façon continue, \bar{N} .

Comme (1.32) est identique à (1.21) il semble que, *dans des conditions d'équilibre indépendamment de la manière dont se fasse le recrutement, le stock moyen présent au cours d'une année sera égal à R/Z*. Il en découle en pratique que les exemples numériques à recrutement instantané (exemples un peu plus faciles à établir) sont, à de nombreuses fins, des modèles acceptables de populations où le recrutement se produit au même rythme que la pêche.

1.5.7 STOCKS OÙ TAUX DE MORTALITÉ VARIE AVEC L'ÂGE. Quand mortalité et taux de survie changent avec l'âge du poisson, soit à cause d'un taux variable de mortalité naturelle ou de variation du taux de pêche, aucune expression simple de capture, etc., ne saurait convenir à l'ensemble du stock : il faut faire l'addition séparée de la contribution de chaque classe d'âge. Par exemple, avec R recrues par an et recrutement continu, le stock s'inscrit comme suit :

$$\frac{RA_1}{Z_1} + \frac{RS_2A_1}{Z_1} + \frac{RS_3S_2A_1}{Z_1} + \frac{RS_4S_3S_2A_1}{Z_1} + \dots \quad (1.33)$$

et la capture devient :

$$\frac{F_1RA_1}{Z_1} + \frac{F_2RS_2A_1}{Z_1} + \frac{F_3RS_3S_2A_1}{Z_1} + \dots \quad (1.34)$$

Si, en plus, le nombre des recrues varie, les symboles R aussi doivent être accompagnés de notations inférieures distinctes. Les calculs numériques, là où ces paramètres varient, s'effectuent plus facilement sous forme tabulaire (e.g. tableaux 8.2 à 8.4), bien que des formules générales aient été données dans le cas où Z change une fois (Ricker 1944, p. 32).

1.6 CROISSANCE ET RENDEMENT PONDÉRAUX

Dès leur moment d'éclosion, les poissons d'une portée augmentent individuellement de taille en même temps qu'ils diminuent en nombre. À un moment donné, la masse de l'entière portée est déterminée par la résultante des forces de croissance et de mortalité. Comme généralement on s'intéresse au poids plutôt qu'au nombre des poissons que l'on peut capturer, le taux individuel d'augmentation de poids doit faire équilibre à celui de diminution du nombre pour en arriver à une expression qui permette le calcul des rendements en poids.

1.6.1 RECOURS AUX POIDS MOYENS OBSERVÉS. La plus simple façon de tenir compte de la croissance dans l'élaboration d'un tel modèle de population est peut-être de combiner les tableaux de distribution des âges avec les données sur la taille moyenne des poissons aux âges successifs. Le tableau 10.1 du chapitre 10 en donne un exemple. Cette méthode présente difficulté à l'examen de tout écart important du taux réel de mortalité. Ainsi, à mesure que le taux de mortalité augmente, les poissons capturés à un âge donné seront en moyenne plus petits, parce que leur

nombre diminue plus rapidement et que moins d'entre eux survivent pour rejoindre les grandes tailles atteintes plus tard dans l'année. (C'est là notion distincte de tout changement réel du taux de croissance.)

1.6.2 TAUX DE CROISSANCE. Quand la croissance est exponentielle, on peut la traiter de la même manière que la mortalité. Il existe un *taux relatif de croissance* h et un *taux instantané de croissance* correspondant G . Si w_t est le poids d'un poisson au temps t et w_0 son poids à $t = 0$, l'équation de croissance exponentielle est :

$$\frac{w_t}{w_0} = e^{Gt} \quad (1.35)$$

Si l'on prend comme unité le poids initial à la fin d'une unité de temps, le poids est e^G et a augmenté de $e^G - 1$, d'où :

$$h = e^G - 1$$

et

$$\begin{aligned} G &= \log_e(h + 1) \\ &= \log_e(w_t/w_0) \text{ quand } t = 1 \end{aligned} \quad (1.36)$$

Par exemple, un poisson qui passe de 2 à 5 kg pendant une unité de temps (supposons un an) a une croissance absolue de 3 kg par an. Son taux relatif ou annuel de croissance est $h = 3/2 = 1,5$ ou 150% par an. Son taux instantané de croissance est $G = \log_e(5/2) = 0,916$ (sur base annuelle). Les paires de valeurs de $h + 1$ et de G sont présentées aux colonnes 12 et 13 de l'appendice I.

Dans la pratique, la croissance n'est généralement exponentielle sur aucune très longue période de vie du poisson, mais toute courbe de croissance peut être ainsi considérée si divisée en courts segments.

1.6.3 CHANGEMENT DURANT L'ANNÉE DE L'IMPORTANCE DU STOCK. Pour l'établissement d'une relation entre croissance et mortalité, le plus simple est de calculer le taux moyen instantané de croissance (G) pour chaque année séparément et de le combiner avec le taux instantané de mortalité de l'année considérée (Z) afin de donner le taux instantané de changement global $G - Z$. Si le temps (t) est mesuré en années, que B_0 est la biomasse initiale de la classe d'âge et B_t sa biomasse à toute fraction t de l'année suivante, cela donne :

$$\frac{B_t}{B_0} = e^{(G - Z)t} \quad (1.37)$$

à condition que taux de croissance et de mortalité ne varient pas avec les saisons. Cette condition assurée, la biomasse moyenne de la classe d'âge pendant l'année

peut être trouvée par la formule :

$$\begin{aligned}\bar{B} &= \int_{t=0}^{t=1} B_0 e^{(G-Z)t} dt \\ &= \frac{B_0(e^{G-Z} - 1)}{G - Z} \text{ ou } \frac{B_0(1 - e^{-(Z-G)})}{Z - G}\end{aligned}\quad (1.38)$$

Quand $G - Z$ est négatif, cette expression peut être évaluée à partir de la colonne 4 de l'appendice I, remplaçant le Z de la colonne 1 par $Z - G$. Quand $G - Z$ est positif, les valeurs requises sont données dans la colonne 5, et le Z de la colonne 1 est égal à $G - Z$.

Si croissance et mortalité ne sont pas constantes mais varient *parallèlement* selon les saisons, (1.38) peut alors servir au calcul de l'abondance moyenne d'un stock, qu'on peut considérer fondée sur l'échelle de temps physiologique et écologique plutôt qu'astronomique du poisson. Quelle que soit l'échelle de temps employée, la biomasse moyenne de la classe d'âge B peut être multipliée par tout taux instantané ou combinaison de taux, pour indiquer la masse de poisson impliquée dans l'activité en question, tout comme avec les nombres moyens, section 1.5 :

$$Z\bar{B} = \text{mortalité totale, en poids} \quad (1.39)$$

$$F\bar{B} = \text{poids de la capture} \quad (1.40)$$

$$M\bar{B} = \text{poids des poissons qui meurent de cause « naturelle »} \quad (1.41)$$

$$G\bar{B} = \text{production ou croissance totale en poids durant l'année, y compris pour la partie de population mourant avant la fin de l'année} \quad (1.42)$$

$$(G - M)\bar{B} = \text{excédent de croissance sur mortalité naturelle} \quad (1.43)$$

$$(G - Z)\bar{B} = \text{accroissement net en poids d'une classe d'âge durant l'année (une valeur négative indique évidemment décroissance)} \quad (1.44)$$

La restriction exercée sur l'incidence saisonnière de croissance et mortalité peut parfois être d'importance, mais dans la plupart des cas, les expressions ci-dessus seront utiles, du moins comme approximation. Souvent les deux effets opposés ont tendance à varier en parallèle ; ainsi, croissance et mortalité peuvent toutes deux tendre à se faire moindres en hiver qu'en été. Pendant la première année, taux de croissance et de mortalité du poisson tendent tous deux à varier rapidement. On peut séparer parfois quantitativement, saison par saison, les deux taux et s'en servir pour calcul plus précis de la production (Ricker et Foester 1948).

1.6.4 CHANGEMENT D'ANNÉE EN ANNÉE DE L'IMPORTANCE DU STOCK. Que l'incidence saisonnière de croissance et de mortalité soit proportionnelle n'est pas

facteur nécessaire au calcul de la masse du stock *d'une année à l'autre*. C'est-à-dire, le poids d'une classe d'âge à l'âge $t + 1$ est relié au poids de cette classe à l'âge t selon la formule :

$$B_{t+1} = B_t e^{G-Z} \quad (1.45)$$

quelle que soit la façon dont croissance et mortalité sont réparties dans l'année.

En général, dans le cycle biologique d'une portée, il y a une ou plusieurs années où $G - Z$ est positif et où la masse totale augmente, suivies de plusieurs années où $G - Z$ est négatif et où la masse diminue. Dans une population non pêchée, longueur ou poids moyens des poissons d'une classe d'âge, quand $G = Z$ (croissance équilibrant juste mortalité), sont appelés *taille critique* (Ricker 1945c). Le même terme s'applique aux poissons des populations exploitées quand G égale M , c'est-à-dire là où le taux instantané de croissance est égal au taux instantané de mortalité naturelle.

1.7 EFFORT DE PÊCHE ET CAPTURE PAR UNITÉ D'EFFORT

Pour estimation plus facile des statistiques biologiques, une pêche devrait idéalement être pratiquée par un seul type d'engin aux effets strictement additifs, c'est-à-dire dont chaque unité supplémentaire augmenterait d'une quantité égale le taux instantané de pêche. De plus, le chercheur devrait noter tous les engins utilisés, dont chacun ne devrait de préférence pêcher qu'une sorte de poisson. Ces conditions ne sont généralement pas remplies et l'on a déployé beaucoup d'ingéniosité dans l'obtention du meilleur schéma représentatif à partir de données incomplètes ou à certain point de vue insatisfaisantes. Certains de ces problèmes ont fait l'objet de bonnes analyses de la part de Widrig (1954a), Gulland (1955a) ainsi que Beverton et Parrish (1956).

1.7.1 MESURES DE L'EFFORT DE PÊCHE. En général, il peut y avoir plus d'une mesure de l'effort de pêche. Un indice simple est le nombre des bateaux à la tâche ou des pêcheurs occupés sur un lac. Si les bateaux diffèrent de taille, on utilise souvent leur tonnage total plutôt que leur nombre puisque les bateaux plus gros prennent d'habitude plus de poisson. Si possible, le nombre des vaisseaux ou leur tonnage global devrait être multiplié par le temps — soit les jours en mer ou les jours et heures de pêche effective et ainsi de suite. La mesure de l'effort déployé dépend en partie des données accessibles, mais on vise toujours à l'obtention d'un nombre proportionnel au taux de pêche F , du moins sur base moyenne à long terme.

1.7.2 DONNÉES INCOMPLÈTES DE L'EFFORT. Si les données de capture sont complètes mais que celles de l'effort ne le sont pas, une bonne méthode est de procéder d'abord au calcul de la prise par unité d'effort d'après les données dont on dispose. Puis, divisant la prise résiduelle par cette prise par unité d'effort, on obtient une représentation estimative de l'effort pour cette portion de la prise, représentation qui peut s'ajouter à l'effort déjà connu pour donner l'effort total. On peut appliquer inversement le même procédé quand les données de l'effort sont complètes et celles de la prise incomplètes.

1.7.3 DIFFÉRENTES SORTES D'ENGINS DE PÊCHE. Quand un même stock est exploité par différentes sortes d'engins, effort et capture pour chaque engin sont inscrits sur tableau séparé. Pour vue d'ensemble, il faut ramener toutes les sortes d'effort à une certaine unité standard. Le mieux est de procéder à partir d'une série complète de comparaisons de pêche entre les différents engins opérant dans les mêmes conditions. Cependant, les engins sont parfois si dissemblables que pareille comparaison est impossible. Si, dans une pêcherie, une catégorie d'engins prédomine, il peut suffire de procéder comme au paragraphe précédent : l'effort des autres engins est corrigé par rapport à l'engin dominant en divisant la valeur brute de la prise par la prise par unité d'effort de l'engin prédominant. On a procédé ainsi pendant de nombreuses années pour le flétan du Pacifique (Thompson *et al.* 1931). Quand on utilise beaucoup deux ou plusieurs engins très différents — filets maillants et parcs par exemple — il peut être impossible d'obtenir une mesure comparative vraiment satisfaisante de l'effort total d'année en année, surtout si ces deux engins tendent à sélectionner différentes tailles de poissons ou sont utilisés à différentes époques de l'année.

1.7.4 VARIATION D'EFFICACITÉ ET SATURATION DE L'ENGIN. Avec la plupart des types d'engins, l'effort de pêche dépend de la durée d'utilisation, bien que les engins « fixes », comme les parcs en filet, pêchent souvent de façon continue. Cependant, entre le moment où ils sont posés et celui où ils sont relevés, certains types d'engins baissent en efficacité. Par exemple, les appâts peuvent être mangés aux hameçons par les poissons de rebut ou les invertébrés ; les filets peuvent s'obstruer et être ainsi plus aisément évités par le poisson, etc. En plus, le simple fait de certains poissons déjà pris au piège peut réduire l'efficacité de ce dernier, les poissons déjà accrochés laissant moins d'hameçons vacants sur une ligne fixe ; dans la plupart des genres de parcs, le poisson peut sortir aussi bien qu'entrer et le point de saturation peut même être atteint, de sorte que l'effort dépende partiellement de la périodicité du vidage ; de plus, dans un filet maillant, la présence de poissons déjà capturés tend à effrayer les autres, ce qui peut mener à saturation bien avant le plein du filet (Van Oosten 1936 ; Kennedy 1951). Enfin le temps supplémentaire nécessaire à la relève ou au nettoyage du filet, quand le poisson est abondant, peut restreindre de beaucoup ce séjour dans l'eau du filet effectuant sa pêche : d'où baisse de rendement de la « journée de filet » ou « journée de parc. » Ainsi, la prise par unité de temps tend-elle, pour plusieurs catégories d'engins, à décroître entre le moment de pose et de relève, le rythme de cette décroissance étant en partie tributaire de l'abondance du poisson.

Le phénomène inverse se produit aussi parfois : il semble par exemple, dans le piégeage des crapets près de leurs frayères, que la présence de poissons au filet en attire d'autres, de sorte que des douzaines de poissons peuvent être pris dans un petit piège alors que les pièges avoisinants sont presque vides. On raconte aussi que certains pêcheurs du Mississipi « appâtent » leurs pièges avec une femelle mature pendant la saison de fraie.

Toutes ces variantes exigent prudence dans l'estimation de la puissance de pêche d'une unité d'engin, laquelle demande normalisation de quelque manière.

1.7.5 VARIATION DE VULNÉRABILITÉ DU STOCK. Jusqu'ici les énoncés ne concernaient que le simple cas où l'ensemble d'un stock de poissons est uniformément vulnérable à la pêche en cours. Dans les pêcheries d'envergure, la situation se présente rarement ainsi, et ce, pour plusieurs raisons possibles.

Aucune difficulté ne se pose si une partie de l'espèce vit entièrement hors d'atteinte des opérations de pêche et ne se mêle jamais à la population pêchée, ni ne contribue à son recrutement. En pareil cas, on peut ne considérer que la portion vulnérable du stock et en ignorer le reste aux fins de statistiques biologiques courantes. D'autres situations, que voici, présentent de plus graves problèmes :

1° Différentes portions d'un stock de poissons, même un stock d'abondance uniformément répartie, peuvent être soumises à des pêches dont l'intensité diffère selon les lieux, en raison de considérations économiques ou de restrictions légales. Et si les différentes portions du stock se mélangent à quelque période de l'année, il devient en quelque sorte nécessaire d'établir des statistiques moyennes de mortalité, etc.

2° Un cas similaire au précédent mais plus extrême se pose là où certaines parties de l'aire d'habitation d'une population contiennent une concentration trop faible en poissons, dans une eau trop profonde ou trop éloignée du port pour l'exploitation, mais que ces poissons se mêlent au stock pêché à des périodes de l'année autres que la saison de pêche. Par exemple, dans la pêche au chalut et particulièrement à la senne danoise, certains fonds trop accidentés ne peuvent être exploités sans perte d'engin et offrent « refuge » à une partie du stock ainsi inaccessible.

Là où l'on peut diviser assez nettement chaque année un stock en portions vulnérable et non vulnérable, la fraction exposée à la pêche prend le nom de *disponibilité* de la population pour l'année (Marr 1951).

3° Le potentiel de capture peut aussi varier pendant l'année en raison de changements saisonniers physiologiques ou de comportement. Si donc une courte saison de pêche ne coïncide pas exactement, chaque année, avec tel comportement, on fait face d'une année à l'autre à des variations de potentiel de capture.

4° Les poissons à différentes tailles peuvent se pêcher selon un rendement variable, soit à cause de la sélectivité propre à l'engin ou par suite de différences de distribution ou d'habitat. À mesure qu'ils croissent, leur vulnérabilité vis-à-vis l'engin employé se modifie.

Le trait commun qui ressort des quatre situations décrites ci-dessus est que les différentes parties d'un stock sont soumises à différents taux de retrait par pêche et diffèrent donc en vulnérabilité, ce qui complique l'estimation des statistiques biologiques et ouvre la porte à des erreurs parfois difficiles à déceler.

Traiter ces stocks comme si la pêcherie ne visait qu'une seule population compacte, sans tenir compte des aspects et effets précédemment décrits, c'est donner à l'estimation des statistiques biologiques un caractère assez hypothétique. On ne peut être sûr que ces données décrivent la situation véritable. Ainsi, certaines pêcheries n'attaquent que la partie du stock bien densément rassemblée

en bordure d'un banc ou le long d'une frontière thermique. Un déclin de capture par unité d'effort au cours d'une saison peut donner une estimation du stock *dans cette aire* (chapitre 6), mais la population totale qu'une telle pêche peut exploiter au cours des années est beaucoup plus grande à cause du renouvellement du stock de cette région à la morte-saison. De plus, s'il est vrai que les poissons d'une certaine taille sont plus vulnérables, une expérience d'étiquetage de Petersen (section 3.2) aurait tendance à surestimer la quantité, côté poissons vulnérables, par le double biais des étiquettes posées et recaptures effectuées; de là une estimation trop forte du taux d'exploitation et trop faible de la population. Cependant, dans certains cas, une déviation systématique du genre ne constitue pas un trop grand inconvénient pourvu qu'elle ne varie pas d'une année à l'autre. Ce sont les *changements* séculaires des statistiques biologiques qui préoccupent davantage, changements pouvant être cernés, même dans des statistiques biaisées.

Quand il y a variations d'année en année de la répartition de la pêche, ou de la répartition et disponibilité du stock, ou encore de sa vulnérabilité selon la température ou la composition par âge, la situation est plus grave. Une telle variabilité crée, dans les estimations de statistiques, des modifications difficiles à distinguer des changements réels des paramètres de la population. Widrig (1954a, b) et Gulland (1955a) firent des études complètes de la théorie de la variabilité sous ces aspects.

L'essentiel de l'analyse de Widrig porte sur la situation 2° ci-dessus : la disponibilité r du stock à différentes années. Cependant, sa méthode semble également applicable à d'autres sortes de variation de vulnérabilité. Considérons une valeur fixe r'_i représentant le rapport entre potentiel de capture du stock global durant l'année i et potentiel de capture standard, choisi arbitrairement q_s ; on a donc :

$$r'_i = q_i/q_s \quad (1.46)$$

Alors r' peut se substituer à r dans les calculs de Widrig, lesquels deviennent applicables à une classe plus étendue de phénomènes dont certains sont dans la pratique très difficiles à distinguer, de toute façon, de la disponibilité.

1.7.6 CAPTURE PAR UNITÉ D'EFFORT, EN TANT QU'INDICE D'ABONDANCE. Quand on exploite une seule population homogène et que l'effort est proportionnel au taux de pêche, il est bien démontré que la capture par unité d'effort est proportionnelle au stock moyen présent *durant la période où la pêche se pratique* (Ricker 1940), qu'il y ait ou non, durant ce temps, recrutement de jeunes tailles. Si le stock n'est pas homogène, c'est-à-dire non uniformément vulnérable à la pêche, le quotient prise totale-effort total n'est proportionnel à l'importance du stock que dans certaines circonstances : quand les valeurs *relatives* d'effort de pêche attaquant différentes subdivisions du stock ne varient pas d'année en année, ou quand l'importance relative du stock dans les différentes subdivisions ne se modifie pas (Widrig 1954a).

Restreignant l'analyse aux subdivisions *géographiques* d'une population, la vulnérabilité d'un stock en différentes sous-zones tendra, pour maintes sortes de pêche, à varier à peu près selon la densité du stock (poissons présents par unité de surface). Si ces rapports sont directement proportionnels, on peut alors obtenir un rapport global C/f proportionnel à l'ampleur du stock total en additionnant les valeurs de C/f de sous-zones individuelles, chaque valeur étant pondérée de façon

à représenter la taille de sa sous-zone (Helland-Hansen 1909, p. 8; Widrig 1954b; Gulland 1955a, expression 2.4). Cependant, si la vulnérabilité ne varie pas en fonction de la densité, il n'y a pas alors de substitut entièrement satisfaisant pour déterminer l'importance absolue du stock, séparément pour chaque sous-zone et chaque année. Cette conclusion plutôt décevante est suggérée en effet par l'expression (2.2) de Gulland. Les populations les plus difficilement traitables sont celles d'espèces pélagiques apparaissant en proportions variables, au gré des années, en différentes parties de leur habitat.

1.7.7 CONCURRENCE ENTRE UNITÉS D'ENGIN. Nombre d'auteurs ont utilisé et analysé l'expression « concurrence entre engins », mais le manque de définition appropriée fut source de confusion. Les sections précédentes ont traité implicitement du sujet, mais il pourrait être utile de le faire de façon spécifique. L'expression « concurrence entre engins » regroupe au moins trois genres d'effets :

1° Une population de poissons est exploitée par une pêcherie dont les engins sont répartis au hasard, de sorte que tout poisson est exposé à une possibilité de capture à courts intervalles de temps et qu'il n'y a aucune possibilité d'épuisement local. De plus, les unités d'engin n'exercent pas d'interférence mutuelle du point de vue mécanisme d'opération. En pareille situation, la capture du jour par toute nouvelle unité d'engin réduit la capture du lendemain par les autres unités, et l'on peut donc, en un sens, parler de « concurrence » des engins entre eux. Celle-ci prend la forme d'une diminution plus rapide de l'importance de la population dans son ensemble. À mesure que la saison de pêche avance, chaque unité capture de moins en moins de poisson (ou, en tous cas, moins qu'elle n'aurait capturé s'il n'y avait pas eu pêche antérieure cette année-là); et plus il y a d'engins sur place, plus rapide est la diminution de la capture.

2° Si l'engin de pêche est inégalement dispersé parmi la population, son action tend à produire des réductions locales supérieures à celles que subit cette population dans son ensemble, aboutissant ainsi à un type différent de concurrence. Supposons une population vulnérable à la pêche dans certaines parties seulement de son aire (par exemple, uniquement près du rivage d'un lac ou sur les fonds moins accidentés de l'océan). La pêche en de telles régions produit un épuisement local de l'approvisionnement; des filets supplémentaires posés dans la même aire accentuent cet épuisement local et la capture par unité d'effort baisse en proportion de l'abondance *locale*. L'ampleur de cette baisse sera atténuée si quelques poissons en provenance du reste du stock continuent de s'aventurer sur les lieux de pêche et empêchent ainsi le stock de cette aire de tomber aussi bas qu'il l'aurait autrement fait. Toutefois, la concurrence entre unités d'engin s'intensifie car la prise par unité d'effort ne reflète l'importance que de la seule portion disponible du stock plutôt que de son ensemble.

3° Enfin, si la pose d'une unité supplémentaire d'engin interfère directement avec les autres, il y a entre eux concurrence « physique », laquelle est indépendante de l'abondance de population, même localement. Par exemple, trop de pêcheurs à la ligne près d'une fosse peuvent effrayer le poisson; tendre un nouveau filet maillant auprès de celui déjà installé peut éloigner le poisson de ce dernier; ou encore, une forte pêche de poissons en bancs peut disperser les bancs et réduire le

succès de pêche d'une manière dépassant, en proportion, la diminution réelle d'abondance. (Il peut évidemment y avoir aussi *coopération* physique entre différentes unités d'engin.)

La concurrence précédente de type 1 peut être considérée normale et inévitable. Il est peut-être mieux de lui retirer entièrement le nom de concurrence, puisque ce terme tend habituellement à évoquer des effets des types 2 ou 3. La concurrence des types 2 et 3 peut exister ou pas dans toute situation donnée : cela dépend entièrement de la nature de la pêche.

1.7.8 CONCURRENCE ENTRE ESPÈCES. Quand un même engin capture plus d'une espèce, particulièrement s'il s'agit d'engins utilisant des appâts (palangres et certains parcs), il peut y avoir concurrence entre espèces vis-à-vis l'engin. En général, plus il y a d'individus d'autres espèces qui se présentent, moins cet engin est efficace dans la capture des espèces intéressantes (Gulland 1964a; Ketchen 1964).

Rothschild (1967) a examiné les aspects mathématiques de cette situation pour les types d'engins avec hameçons appâtés et en a déduit une expression stochastique de probabilité de capture. Quand deux espèces sont en cause, le taux instantané de capture de l'espèce 1 est évalué selon l'équation :

$$\lambda_1 = \frac{-n_1 [\log_e(n_0/N)]}{N - n_0} \quad (1.47)$$

où :

n_0 = nombre des hameçons sans poisson et désappâtés

n_1 = nombre des hameçons portant l'espèce 1

N = nombre total des hameçons

Le taux instantané de capture de l'espèce 2 est le même que (1.47), sauf que 1 est remplacé par 2.

La probabilité de capture de l'espèce 1 par n'importe quel hameçon, dans la situation (hypothétique) où l'espèce 2 serait absente, est :

$$P_{01} = 1 - e^{-\lambda} \quad (1.48)$$

On peut appeler cette expression taux conditionnel de capture de l'espèce 1 et elle est analogue au taux conditionnel de mortalité due à la pêche (section 1.5.2).

Les expressions précédentes peuvent aussi s'appliquer quand il y a capture de trois espèces ou plus, en laissant n_1 représenter la capture de toute espèce intéressante et n_2 la capture de toutes les autres espèces.

Rothschild suppose qu'aucun appât n'est détaché de l'hameçon par des « touches » sans capture, ce qui manque un peu de réalisme. Son analyse peut s'étendre au cas où certains appâts sont retirés des hameçons sans qu'il y ait capture. Supposons qu'en plus des n_1 captures de l'espèce 1, cette dernière ait avalé $n_1 a_1$ appâts sans qu'il y ait capture; que l'espèce 2 ait pris $n_2 a_2$ appâts

sans capture ; et qu'aucun appât n'ait été perdu d'autre manière. Le nombre des hameçons sans poisson peut se diviser en n_c ayant perdu leur appât et $n_0 - n_c$ l'ayant conservé. D'où :

$$n_1 a_1 + n_2 a_2 = n_c \quad (1.49)$$

En général, a_1 et a_2 seront inconnus, mais on aura idée de la rigueur de la concurrence en supposant que $a_1 = a_2 = a$; dans ce cas, d'après (1.49) :

$$a = \frac{n_c}{n_1 + n_2} \quad (1.50)$$

C'est pourquoi on peut estimer l'intensité de a si l'on note les hameçons vides. On peut alors substituer $n_1(1+a)$ à n_1 et $n_0 - n_c$ à n_0 dans l'expression (1.47) pour obtenir le taux instantané de retrait des appâts (y compris captures) par l'espèce 1 ; appelons ce taux λ_{1a} . La probabilité conditionnelle de retrait des appâts (y compris captures) pour l'espèce 1 devient alors :

$$1 - e^{-\lambda_{1a}} \quad (1.51)$$

et le taux conditionnel de capture de l'espèce 1 est :

$$P_{01a} = \frac{1 - e^{-\lambda_{1a}}}{1 + a} \quad (1.52)$$

L'expression (1.52) représente évidemment une situation à l'opposé de (1.48) car elle ne tient aucun compte de la possibilité d'appâts pouvant tout simplement tomber des hameçons, ou être mangés par des espèces jamais capturées.

1.8 RENDEMENT MAXIMAL SOUTENU

Une bonne partie de la recherche en statistiques biologiques a porté sur ou été stimulée par des tentatives d'estimation de la prise maximale d'équilibre ou rendement maximal soutenu d'un stock. Certaines de ces coordonnées sont nécessaires à l'appréciation de la valeur ou signification de certaines des méthodes à décrire.

Une approche simple est décrite à la figure 1.2 (voir Russell 1931 ; Schaefer 1955). Le *stock utilisable* d'une espèce y est défini comme étant le poids de tous les poissons dépassant une taille utile minimale. Ce stock perd de ses membres par *mortalité naturelle* et — s'il y a pêche — par la *capture* qu'effectue l'homme. Le stock utilisable est reconstitué par *recrutement* à même les catégories de plus petite taille et par *croissance* des poissons déjà recrutés ou vulnérables.

Si un stock n'est pas pêché, toute croissance et tout recrutement sont tenus en équilibre par la mortalité naturelle. Si la pêche débute, elle fait basculer vers de plus grands retraits et, à l'occasion, peut diminuer régulièrement le stock utilisable jusqu'à extinction de ses possibilités d'exploitation commerciale. Beaucoup plus souvent, cependant, un nouvel équilibre s'établit, car baisse d'une abondance du

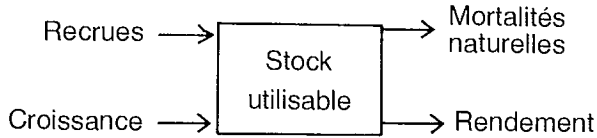
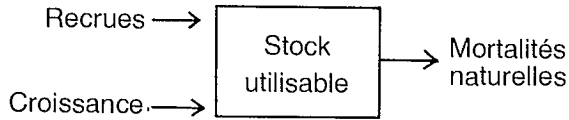


FIG. 1.2 Schéma de la dynamique d'un stock de poissons (de taille exploitable), sans pêche et avec pêcherie (d'après Ricker 1958c).

stock aboutit (1) à un taux plus fort de recrutement, (2) à un taux plus rapide de croissance, ou (3) à un taux réduit de mortalité naturelle.

Idéalement, on devrait étudier les effets de la variation simultanée de ces trois taux sur l'importance de la population, afin de définir le rendement d'équilibre et d'en calculer la valeur maximale. Jusqu'à présent il a fallu, dans la pratique, faire abstraction d'une ou deux variables, conservant les autres constantes, ou encore ne considérer que le résultat net des trois taux. Les différentes méthodes d'estimation du rendement maximal soutenu diffèrent surtout en raison de celui des trois taux que l'on choisit de faire varier en fonction de la densité du recrutement et la modalité de variation en cause.

1° Un groupe de méthodes suppose des taux de croissance et de mortalité naturelle invariables. Le nombre absolu des recrues est considéré invariable d'une année à l'autre², ce qui veut dire que le *taux* de recrutement augmente quand le stock utilisable diminue, mais ne le fait que de façon définie et très limitée. On décrit de ces méthodes au chapitre 10; leur plus grande utilité s'est manifestée dans la description des réactions à court terme d'un stock face à la pêche, mais pourrait se traduire aussi dans l'indication du sens dans lequel le taux de pêche devrait être ajusté, pour atteindre le rendement maximal soutenu.

2° On aborde de façon empirique aux chapitres 11 et 12 la variation du *recrutement*. Les effets de cette variation peuvent servir directement au calcul du rendement maximal soutenu dans les situations où, comme pour la méthode précédente, taux de croissance et de mortalité naturelle ne varient pas en fonction de l'importance du stock.

3° Un auteur, à tout le moins, a considéré le *taux de croissance* comme principale variable dans l'adaptation d'un stock à l'intensité de la pêche (Nikolski 1953), particulièrement dans le cas de poissons d'eau douce, à durée de vie comparativement courte. Bien que cela ne s'étende guère à une règle générale,

² Plus précisément, la présomption est que le nombre absolu des recrues ne varie pas avec la densité du stock, mais peut fluctuer d'année en année en réponse à la variabilité de l'environnement.

Nikolski suggère la détermination du taux maximal de croissance pour chaque espèce et la réglementation de l'abondance jusqu'à l'atteinte d'un point proche du maximum.

4° Enfin, plusieurs auteurs ont tenté de rattacher la production excédentaire (rendement potentiel soutenu) d'un stock directement à son abondance, sans information immédiate sur les taux de croissance, de recrutement ou de mortalité naturelle. Le chapitre 13 décrit ces calculs.

La plupart des méthodes décrites, en plus de prédire l'effet d'un accroissement ou décroissement du taux de pêche, peuvent servir à prédire l'effet d'une variation de la taille minimale du poisson exploité par la pêcherie.

1.9 ERREUR D'ÉCHANTILLONNAGE

Dans toutes les méthodes d'estimation examinées aux chapitres suivants, l'ampleur probable de l'erreur d'échantillonnage est un point d'importance à considérer. Il faut évaluer cette ampleur probable d'erreur, au moins approximative, avant de pouvoir faire confiance à une estimation. On ne doit accepter qu'avec prudence par exemple le calcul du taux de survie d'après recapture de quelques poissons marqués seulement, ou d'après une classe d'âge ne comptant que quelques représentants dans un échantillon.

Les estimations de variabilité ou d'erreur d'échantillonnage sont de deux types. L'un, reposant sur la distribution aléatoire des poissons ou sur la sélection au hasard, par l'engin de pêche, de tous les types requis de poissons, se calcule d'après la distribution des fréquences applicables aux cas individuels (ordinairement distribution de Gauss, de Poisson, binomiale ou hypergéométrique). Les expressions (3.2), (3.4), (3.6), (3.8), (5.2), (5.14), (5.15) et (5.16) sont des exemples de variances ou d'écarts types calculés sur cette base.

Pour petits échantillons, les limites positives et négatives circonscrivant les zones d'égale fiabilité ne sont même pas approximativement symétriques quant à la valeur observée. Dans de tels cas, il est souvent utile de recourir aux limites asymétriques de confiance calculées pour distributions binomiales par Clopper et Pearson (1934) et, pour les distributions de Poisson, par Garwood (1936) ou Ricker (1937). Ces dernières, données dans l'appendice II, sont particulièrement simples à utiliser et peuvent servir d'approximation même quand les représentations binomiales sont plus appropriées. On trouve ces deux types sous forme graphique dans un article d'Adams (1951).

Pour échantillons plus grands, on peut se faire une idée générale de la variabilité d'échantillonnage en considérant le rapport observé entre (par exemple) les poissons marqués et le nombre total des poissons d'un échantillon (R/C), comme si c'était le rapport réel u existant dans la population. La probabilité de capture des poissons marqués est Cu , et sa variance est donnée par la formule bien connue :

$$V = Cu(1 - u) \quad (1.53)$$

Si R est grand, on peut établir l'approximation suivante :

$$V = R(1 - R/C) \quad (1.54)$$

et l'écart type est la racine carrée de cette expression. Dans le cas (très fréquent) où R/C est petit, l'écart type du nombre des poissons marqués recapturés est un peu moindre que la racine carrée de ce nombre. Même quand R/C n'est pas particulièrement petit, cette règle permet une orientation, de sorte qu'on a idée de l'ordre de grandeur de la variabilité d'échantillonnage à laquelle on peut s'attendre. De même, on peut considérer le nombre des poissons n d'un âge donné dans un échantillon comme ayant, associé avec lui, des limites de confiance approximatives établies avec \sqrt{n} comme écart type, pourvu que ce nombre ne soit pas trop petit, inférieur par exemple à 10. (Pour nombres plus petits, on devra se servir des limites applicables aux distributions binomiales ou de Poisson.)

Le second type général de variabilité d'échantillonnage se calcule à partir d'une certaine forme de répétition dans les données elles-mêmes. De telles estimations incluront en tout ou en partie la variation qui résulte d'une distribution non aléatoire des différentes catégories de poissons au sein de la population échantillonnée : effets de groupage par exemple. Les estimations objectives de variabilité servent dans les méthodes d'estimation des limites de confiance utilisées dans les exemples 3.6 et 6.1, et pourraient s'appliquer à 3.7, 11.1, etc. Ces estimations tendent à être plus réalistes que celles fondées directement sur la théorie d'échantillonnage au hasard, bien que, certes, elles ne soient pas nécessairement exactes ; on doit leur accorder préférence quand elles sont disponibles.

Les limites de confiance de chaque type décrit ci-haut devraient se calculer de préférence pour les données dont la répartition est aussi « normale » que possible. Ainsi dans l'estimation, par la plupart des méthodes disponibles, de l'importance d'une population N , les estimations de la *réciproque* de N tendent à se répartir presque symétriquement autour de leur moyenne. Les limites de confiance calculées d'après la courbe normale s'appliqueront sans doute assez bien à $1/N$, alors qu'elles ne s'appliquent pas bien du tout à N (DeLury 1958). Les limites de confiance devraient donc être calculées d'abord pour $1/N$, puis inversées pour donner les limites asymétriques appropriées de N lui-même. Des situations semblables se présentent souvent quand les logarithmes des variables aléatoires ont une distribution à peu près symétrique ou même presque normale, alors que ce n'est pas le cas pour les variables aléatoires elles-mêmes.

Aucune sorte d'estimation de la variabilité d'échantillonnage ne peut refléter ou corriger toutes les erreurs systématiques qui peuvent si facilement surgir de distributions non aléatoires de poissons ou de leur comportement. L'erreur systématique tend ordinairement à être plus grande que l'erreur d'échantillonnage, et des analyses de différents genres occupent en la matière une importante partie du texte qui suit. Même sans être plus étendus, les effets systématiques ne sont pas supprimés par le fait d'observations plus nombreuses ou d'expériences plus élaborées *de même type* ; aussi méritent-ils qu'on leur porte la plus grande attention.

Enfin, dans les situations complexes, une méthode élémentaire mais très utile est l'introduction dans les données d'une série d'écarts de grandeur connue et l'observation de l'effet de chacun sur le résultat final.



CHAPITRE 2. — ESTIMATION DES TAUX DE SURVIE ET DE MORTALITÉ D'APRÈS COMPOSITION PAR ÂGE

2.1 ESTIMATION DE LA SURVIE D'APRÈS ABONDANCE DES GROUPES D'ÂGE SUCCESSIFS

2.1.1 SITUATIONS SIMPLES. La méthode générale d'évaluation de la survie est la comparaison du nombre des animaux vivants à des âges successifs. Connue depuis longtemps en démographie humaine, ce procédé devint applicable aux études de populations de poissons dès qu'on eût commencé à déterminer l'âge des poissons à grande échelle et d'après des échantillons représentatifs. Cela s'est produit au début du siècle pour les espèces de la mer du Nord; l'abondante documentation sur la plie, *Pleuronectes platessa*, contient les premières estimations de mortalité et de survie, ainsi que les doutes sur la représentativité des échantillons disponibles (Heincke 1913a; Wallace 1915).

Si le nombre initial des poissons de deux portées, présentement d'âge t et d'âge $t + 1$, est le même et si ces portées ont été soumises à des taux de mortalité semblables aux âges correspondants, une évaluation du taux de survie entre l'âge t et $t + 1$ s'obtient à partir du rapport :

$$S = \frac{N_{t+1}}{N_t} \quad (2.1)$$

où N représente le nombre des poissons de chaque âge dans un échantillon représentatif. Gulland (1955a, III^e partie) et Jones (1956) démontrent que (2.1) n'est pas la meilleure estimation de S et lui donne une valeur un peu trop grande. Cependant, l'estimation du taux instantané de mortalité correspondant à S , soit :

$$Z = -(\log_e N_{t+1} - \log_e N_t) \quad (2.2)$$

est sans biais notable. Comme il est en général souhaitable d'utiliser des estimations de S et de Z qui se conforment exactement à $Z = -\log_e S$, les estimations (2.1) et (2.2) sont toutes deux d'utilisation courante.

En pratique, les échantillons disponibles sont souvent prélevés pendant toute la saison de pêche, de sorte que les estimations tirées de (2.1) et (2.2) s'appliquent à l'intervalle de temps allant à peu près du milieu d'une saison au milieu de la saison suivante. De telles estimations sont représentées ici par \bar{S} et \bar{Z} .

S'il est permis de supposer que la survie soit constante sur une période d'années, on peut établir une estimation combinée à partir d'une série d'estimations de la forme (2.1) grâce à une parmi plusieurs méthodes.

2.1.2 ESTIMATIONS COMBINÉES DU TAUX DE SURVIE — MÉTHODE DE HEINCKE. Dans tout échantillon prélevé au hasard dans une population, les âges avancés tendront à se faire plus rares que les plus jeunes ; à cause de la variabilité d'échantillonnage, une valeur S calculée d'après ces âges avancés sera donc moins fiable que calculée d'après des âges plus jeunes. Heincke (1913b) a proposé une formule de pondération d'âges successifs selon leur abondance. Les âges, échantillonnés de façon représentative, sont numérotés à la suite, *débutant par la valeur 0 octroyé au plus jeune âge*, de sorte que les nombres successifs de poissons soient $N_0, N_1, N_2, \text{etc}$; ΣN en est la somme. L'estimation de Heincke portait sur le taux de mortalité A :

$$A = \frac{N_0}{\Sigma N} \quad (2.3)$$

Comme $S = 1 - A$, l'estimation correspondante du taux de survie devient :

$$S = \frac{\Sigma N - N_0}{\Sigma N} \quad (2.4)$$

Notons qu'il n'est pas nécessaire de connaître le nombre des poissons de chaque âge supérieur à celui dont le code est 0, mais seulement leur total. *On peut donc recourir à cette formule quand les déterminations d'âge des poissons âgés sont incertaines.* Mais évidemment, beaucoup dépend de la représentativité des plus jeunes âges utilisés.

EXEMPLE 2.1 TAUX DE SURVIE DES RORQUALS DE L'ANTARCTIQUE D'APRÈS COMPOSITION PAR ÂGE (d'après Ricker 1958a; données de Hylen *et al.* 1955).

La fréquence des âges des rorquals mâles dans les prises en Norvège échantillonnées au cours des saisons 1947-1948 à 1952-1953 est donnée comme suit par les auteurs précités :

Âge	0	1	2	3	4	5	6+
Fréquence (%)	0,3	2,3	12,7	17,2	24,1	14,1	29,5

Les âges 4 et 5 sont considérés comme pouvant être déterminés avec précision et peuvent sans doute être échantillonnés de manière représentative, de sorte que la survie entre ces âges puisse être évaluée d'après (2.1) de la manière suivante :

$$S = \frac{14,1}{24,1} = 0,585$$

Ou encore, supposant un taux de survie constant, on peut comparer les âges 5 et plus avec l'âge 4 en se servant de (2.4) :

$$S = \frac{14,1 + 29,5}{24,1 + 14,1 + 29,5} = 0,643$$

Ceci donne un nombre plus élevé que la simple comparaison et peut porter à croire que les rorquals âgés survivent en fait mieux que ceux du groupe d'âge 4-5. Cependant, si l'on se fonde uniquement sur ces données, sans faire appel à aucune

information additionnelle à sa portée, rien ne donne l'assurance que l'âge 4 était aussi vulnérable à la chasse que l'âge 5 puisque l'âge qui précède immédiatement, (3), est de toute évidence beaucoup moins vulnérable. C'est pourquoi il serait peut-être plus prudent de ne considérer que les rorquals d'âge 5 et plus; utilisant de nouveau (2.4), cela donne :

$$S = \frac{29,5}{14,1 + 29,5} = 0,676$$

Toute augmentation de l'effort de chasse durant la période où ces stocks étaient en train de se reconstituer donnerait une estimation de survie plus élevée que la survie moyenne au moment où les échantillons furent prélevés (section 2.6; voir aussi Hylen *et al.*).

2.1.3 ESTIMATIONS COMBINÉES DU TAUX DE SURVIE — MÉTHODE DE ROBSON ET CHAPMAN. Selon Robson et Chapman (1961), la meilleure estimation de S à partir de recensements d'âges est :

$$S = \frac{T}{\Sigma N + T - 1} \quad (2.5)$$

avec variance d'échantillonnage estimée à :

$$S \left(S - \frac{T - 1}{\Sigma N + T - 2} \right) \quad (2.6)$$

$$T = N_1 + 2N_2 + 3N_3 + \dots$$

$$\Sigma N = N_0 + N_1 + N_2 + \dots$$

L'exemple 4.3 plus loin montre comment on applique ces formules.

Toutes les formules données plus haut et qui se rapportent à plus de deux âges supposent que le taux de survie soit constant à tous les âges, que toutes les classes d'âge se reconstituent au même niveau d'abondance et que tous les âges soient également vulnérables à l'engin d'échantillonnage. Quand ces conditions ne sont pas remplies, les estimations de S sont biaisées, et les limites de confiance déduites de l'estimation de leur variance sont en général trop étroites. Robson et Chapman donnent une formule de χ^2 permettant de vérifier si ces conditions ont pu n'avoir pas été remplies. En fait, dans la plupart des cas, des différences d'abondance des classes d'âge seront la principale source de variabilité dans les échantillons de taille allant de moyenne à grande, et dans ce cas, la meilleure estimation de S sera fournie par la courbe de capture pondérée d'égale façon, comme décrit section 2.2.

2.1.4 ESTIMATIONS DU TAUX DE SURVIE D'APRÈS SEGMENT D'UNE SÉRIE D'ÂGES. Pour une raison ou une autre, il se peut qu'on veuille estimer le taux de survie d'après une fraction seulement d'une série d'âges. Si seulement 2 années

sont en jeu, l'expression (2.1) peut servir. Pour 3 années on peut utiliser l'expression :

$$S = \frac{N_{t+1} + N_{t+2}}{N_t + N_{t+1} + N_{t+2}} \quad (2.7)$$

et de même pour 4 années ou plus; cependant, (2.7) comme (2.1) a une petite déviation positive. Robson et Chapman (1961, p. 184) donnent des formules non biaisées analogues à (2.5) et (2.6) et qui sont appropriées. Dans la pratique cependant, pour les raisons invoquées plus haut, la méthode décrite section 2.2 sera généralement la meilleure.

2.1.5 TAUX DE SURVIE D'APRÈS ÂGE MOYEN. On peut déduire approximativement l'expression (2.5) de l'âge moyen des poissons d'une prise, en supposant toujours recrutement et taux de survie constants. Si l'âge (en années astronomiques révolues) du premier groupe d'âge complètement vulnérable dans un échantillon est codé 0 et contient N_0 poissons, les nombres des poissons auxquels on peut s'attendre aux âges ultérieurs sont indiqués au tableau 2.1. Le nombre des poissons effectivement observés, correspondant au total de la colonne 2 du tableau, est $N_0 + N_1 + N_2 + \dots = \Sigma N$ de l'expression (2.5). De même, la somme observée correspondant à la somme de la colonne 3 est $N_1 + 2N_2 + 3N_3 + \dots = T$ de l'expression (2.5). L'estimation de l'âge moyen codé au sein de la population est fournie par le quotient de ces sommes et est donc une estimation de S/A :

$$\hat{\text{Age codé moyen}} = \frac{T}{\Sigma N} = \frac{N_0 S}{A^2} \bigg/ \frac{N_0}{A} = \frac{S}{A} \quad (2.8)$$

Inversant les deux termes et ajoutant 1, on obtient une expression de S à partir de (2.8) :

$$1 + \frac{\Sigma N}{T} = \frac{T + \Sigma N}{T} = 1 + \frac{A}{S} = \frac{1}{S} \quad (2.9)$$

Inversant le deuxième et le quatrième terme de (2.9), on obtient (2.5), sauf qu'il faut l'ajustement mineur de -1 au dénominateur de cette dernière expression. Une expression du taux annuel de mortalité est donc :

$$A = 1 - S = \frac{1}{1 + (\hat{\text{âge codé moyen}})} \quad (2.10)$$

TABLEAU 2.1 Calcul de l'âge moyen des poissons dans une population.

1 Âge codé	2 Fréquence	3 Produit
0	N_0	0
1	N_0S	N_0S
2	N_0S^2	$2N_0S^2$
3	N_0S^3	$3N_0S^3$
etc.	etc.	etc.
Totaux	$N_0(1 + S + S^2 + \dots)$	$N_0S(1 + 2S + 3S^2 + \dots)$
	$= \frac{N_0}{1-S} = \frac{N_0}{A}$	$= \frac{N_0S}{(1-S)^2} = \frac{N_0S}{A^2}$

2.1.6 TEMPS MOYEN PASSÉ DANS LA PÊCHERIE. L'âge codé moyen des poissons dans un échantillon n'est pas nécessairement la même chose que le temps moyen qu'ils ont passé dans la pêcherie. Dans une population de type 1, si le recrutement est le même au cours d'années successives et se produit instantanément au moment où commence l'âge codé 0, le temps moyen passé dans la pêcherie par les poissons d'un échantillon prélevé immédiatement après recrutement sera évidemment égal à l'âge codé moyen S/A . Durant l'année, ce temps moyen va augmenter jusqu'à ce que, juste avant le recrutement annuel suivant, il soit de $1 + S/A = 1/A$.

Dans une population de type 2, supposons que le nombre constant des recrues de chaque classe d'âge rallie à un taux uniforme le stock vulnérable durant une période de l'année, et considérons le temps 0 comme début de cette année. Dans ce cas, le total des poissons présents à tout moment sera, d'après (1.32), égal à R/Z . La somme des produits de (temps écoulé depuis le recrutement) par (nombre des poissons présents), ou tR_t , est :

$$\int_0^{\infty} t R_t dt = R \int_0^{\infty} t e^{-Zt} dt = \frac{R}{Z^2} \quad (2.11)$$

Le temps moyen qu'un poisson passe dans la pêcherie est (2.11) divisé par R/Z ou :

$$\text{temps moyen} = \frac{R}{Z^2} / \frac{R}{Z} = \frac{1}{Z} \quad (2.12)$$

Il ne faut pas confondre ce résultat avec l'âge codé moyen ni l'appliquer à des stocks où le recrutement est nettement saisonnier (voir précédemment). Cependant, si on devait échantillonner une population de type 1 au long d'une année en proportion de son abondance, le temps moyen que le poisson échantillonné aurait passé dans la phase de plein recrutement serait égal à $1/Z$.

2.2 COURBES DE CAPTURE SIMPLES

Edser (1908) fut le premier, semble-t-il, à remarquer que lorsque les prises de plie de la mer du Nord (*Pleuronectes platessa*) étaient groupées en classes de taille de même envergure, les logarithmes de la fréquence d'occurrence des poissons dans chaque classe formaient une courbe à membre gauche d'ascendance raide suivie d'une portion supérieure en forme de dôme et d'un membre droit descendant en pente douce qui, dans l'exemple qu'il donne, est droit ou presque sur toute sa longueur. On eut tôt fait de reconnaître le mérite de cette méthode pour représentation graphique des prises. Heincke (1913b) traça un certain nombre de courbes de ce type et, les combinant avec l'information concernant le taux de croissance, calcula les taux de mortalité pour une série d'intervalles de taille de la plie, en parallèle approximatif avec l'âge. Baranov (1918) donna plus tard le nom de *courbe de capture* au graphique représentant le logarithme de fréquence en fonction de la taille, et en tira une théorie d'estimation de mortalité et survie dans le cas où le poisson augmente de taille d'une quantité absolue constante d'année en année.

Le même genre de courbe est utile dans le cas plus simple où l'on prend en considération l'âge plutôt que la longueur¹. La plupart des auteurs récents tracent directement le logarithme de la fréquence en fonction de l'âge et l'on donne aussi le nom de courbe de capture à cette sorte de graphique (Ricker 1948). La courbe de capture a un énorme avantage sur les rapports simples de la section 2.1, et sur les tracés arithmétiques d'abondance aux âges successifs, quand il s'agit d'analyse de tout genre de variation du taux de survie.

La ligne supérieure de la figure 2.1 présente un exemple de courbe de capture rectiligne se rapportant aux crapets arlequins (*Lepomis macrochirus*) d'un petit lac de l'Indiana (Ricker 1945a). Le taux de survie S d'une telle courbe peut être calculé de deux façons légèrement différentes. Plus le membre droit est plat, plus le taux de survie est grand. La différence de logarithme entre l'âge t et $t - 1$ est naturellement négative; on peut l'écrire avec une mantisse positive et prendre ensuite le cologarithme, donnant directement S . L'autre possibilité est de suivre Baranov en conservant la différence du logarithme (décimal) à son ordre de grandeur numérique négatif, changeant le signe et multipliant par 2,3026, ce qui donne le taux instantané de mortalité Z . Une table des fonctions exponentielles donnera le taux annuel de survie à partir de l'équation $S = e^{-Z}$. Comme on voudra presque toujours connaître Z autant que S , une méthode de calcul vaut l'autre. Le taux de mortalité naturelle annuelle A est égal à $1 - S$. Si l'on souhaite le taux de survie *pendant* et non *entre* années successives, on prendra les tangentes sur la courbe à chaque âge.

¹ La rectitude de la courbe de capture d'Edser et Baranov en 1906 pour la plie de la mer du Nord, tracée avec longueur en abscisse, était évidemment un phénomène temporaire résultant d'une augmentation récente de l'effort de pêche. Tracée avec l'âge en abscisse, elle aurait eu forme concave caractéristique d'une telle situation (voir section 2.6) puisque le taux d'augmentation en longueur décroît rapidement chez les poissons âgés.

Le membre gauche ascendant et le dôme de la courbe de capture représentent des classes d'âge incomplètement capturées par l'engin d'échantillonnage : c'est-à-dire capturées moins fréquemment, par rapport à leur abondance, que le sont les poissons plus âgés. Cela peut provenir du fait que les jeunes poissons sont davantage concentrés dans une autre partie de la masse d'eau que celle surtout pêchée, ou qu'ils sont moins enclins à mordre aux appâts ou à pénétrer dans les filets. Toutes choses étant égales, le taux de mortalité totale ira en augmentant pendant cette période de recrutement. Cependant, il est impossible de rien trouver de défini sur le taux réel de mortalité durant les années couvertes par le membre gauche et le dôme de la courbe, tout simplement parce que la population n'est pas échantillonnée au hasard².

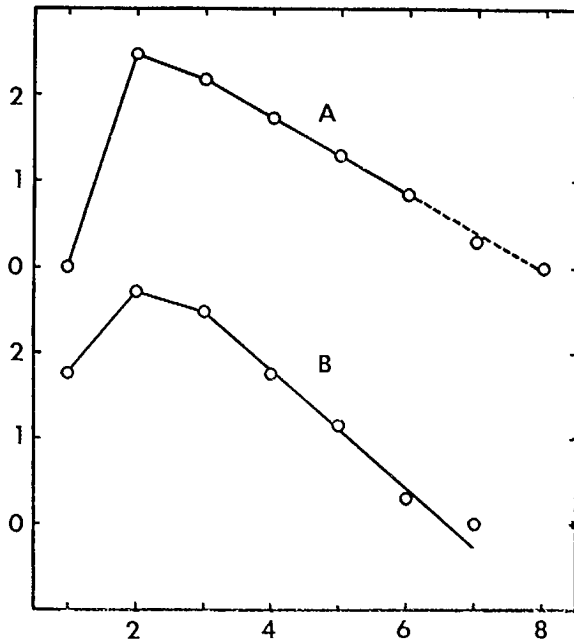


FIG. 2.1 (A) Logarithmes des nombres des crapets arlequins d'âges successifs, dans un échantillon en provenance du lac Muskellunge, Indiana, 1942. (B) Logarithmes de la représentation en pourcentage de classes d'âge successives de sardines dans la prise en provenance des eaux de la Californie, saison 1941-1942 (d'après Silliman 1943).

² On suppose, évidemment, que l'échantillon est prélevé sur une prise commerciale. Si l'on dispose de meilleurs moyens d'échantillonnage, ils ramèneront la partie représentative de l'échantillon vers de plus jeunes années, et ainsi on pourra peut-être détecter et mesurer des changements autrement inaccessibles de mortalité totale et mortalité naturelle. Jensen (1939) interprète de cette manière certaines prises expérimentales au chalut.

Ceci nous amène à une partie plus prometteuse de la courbe, le membre droit descendant. La rectitude de ce membre droit, ou de toute partie de ce membre, s'interprète généralement de la façon décrite par Baranov, ce qui suppose les conditions suivantes :

1° Le taux de survie est uniforme à tous les âges, dans la gamme des groupes d'âge en question.

2° Puisque le taux de survie est le complément du taux de mortalité et que ce dernier est la somme de la mortalité due à la pêche et de la mortalité naturelle, cela signifie généralement que chacun de ces taux, pris individuellement, est uniforme.

3° Il n'y a pas eu changement de taux de mortalité avec le temps.

4° L'échantillon est prélevé au hasard parmi les groupes d'âge en question. (Si l'échantillon est représentatif de la prise commerciale, cette condition est implicite dans 2° ci-dessus.)

5° Les groupes d'âge concernés étaient égaux en nombre au moment où chacun est entré dans la pêcherie.

Si ces conditions sont remplies, le membre droit est, en langage d'actuariat, une courbe de survie, particulière à la fois à l'âge et au temps.

Des écarts aux conditions précitées donnent souvent des membres droits non rectilignes de la courbe de capture. De telles courbes sont assez fréquentes et, dans les sections qui suivent, nous tentons d'établir des normes d'interprétation de quelques-uns des types de courbes les plus fréquentes en ce domaine. D'égale importance est la question connexe : dans quel contexte une courbe de capture rectiligne ou presque peut-elle résulter de postulats autres que ceux énoncés ci-dessus?

EXEMPLE 2.2 DEUX COURBES DE CAPTURE RECTILIGNES : CELLE DES CRAPETS ARLEQUINS ET CELLE DES SARDINES DE CALIFORNIE.

Les courbes de capture dont le membre droit est rectiligne ont déjà été traitées pertinemment par Baranov et autres et demandent peu de commentaires. Jensen (1939) en présente une intéressante sélection. L'exemple des crapets arlequins de la figure 2.1A fut choisi pour son étroite conformité aux exigences théoriques; beaucoup plus souvent, un recrutement changeant rend nécessaire l'utilisation de moyennes sur une période d'années, pour l'obtention d'un taux de survie raisonnablement représentatif. Silliman (1943, p. 4) donne un exemple de courbe de capture rectiligne, reproduite ici (fig. 2.1B). Cette courbe a trait à la saison 1941-1942 de pêche des sardines de Californie (*Sardina caerulea*) et donne taux de survie estimé à environ 0,20.

Alors que les courbes de capture rectilignes seront probablement interprétées en général de la manière proposée par Baranov et soulignée section 2.2, deux exceptions possibles doivent toujours être retenues : (1) les cas où la diminution avec l'âge de la vulnérabilité à la pêche et la tendance par conséquent vers un

taux de survie accru ne se refléteront pas ou se refléteront très imparfaitement dans la portion capturée; et (2) les cas où des tendances à long terme du recrutement font dévier la pente d'une courbe de capture sans introduire de courbure, ou en n'en introduisant que peu. Certes, l'information dans ces cas ne saurait se découvrir dans la courbe de capture, et il faudra l'obtenir par d'autres sources. Comme exemple, Silliman (1943) conclut provisoirement qu'un accroissement de recrutement d'environ 130% se produisit entre 1925-1933 et 1937-1942 dans le stock de pilchards. Si quelque partie de cette augmentation devait se reporter sur les années où les poissons de la figure 2.1B étaient recrutés, la droite calculée pour ces années accuserait une pente trop forte, i.e. suggérerait un taux de survie moindre que le taux réel. On peut se faire idée de l'envergure possible de cet effet d'après les données de Silliman, en supposant un recrutement croissant à un taux exponentiel constant pendant dix ans. Si k représente ce taux, on a $e^{10k} = 2,3$, $k = 0,083$, et l'accroissement annuel est de 0,087. Ainsi, le taux de survie calculé à partir de la courbe de capture ne serait inférieur au taux réel que d'environ 9%, même en supposant un accroissement du recrutement ayant persisté durant l'entière période formatrice de la figure 2.1B.

Dans l'interprétation d'une courbe de capture rectiligne, il se présente un autre danger, celui d'un équilibre fortuit de tendances opposées. Par exemple, une courbe rectiligne comme à la figure 2.1A pourrait, on le conçoit, résulter de la combinaison d'une courbe normalement convexe (taux de mortalité naturelle augmentant avec l'âge) et de l'effet d'un accroissement récent du taux de pêche. Vu l'augmentation générale du taux de pêche dans la mer du Nord et l'Atlantique nord durant la période 1920-1935, on se demande si certaines courbes à peu près rectilignes de Jensen (1939) pour la morue, le hareng et la plie dans ces eaux n'ont pas été obtenues de cette manière. De telles éventualités font ressortir l'utilité d'échantillonnage continu d'un stock, ainsi que la valeur de l'information au niveau effort de pêche, etc., au cours d'années successives.

2.3 RECRUTEMENT NON UNIFORME. RECOURS À CAPTURE PAR UNITÉ D'EFFORT POUR ESTIMATION DE LA SURVIE

2.3.1 VARIATION ALÉATOIRE DU RECRUTEMENT. Des fluctuations modérées à caractère irrégulier du recrutement d'une classe d'âge à l'autre rendent une courbe de capture accidentée, mais ne détruisent pas sa forme générale et n'affectent donc pas grandement sa valeur. De telles irrégularités ressemblent à celles qui résultent d'erreurs d'échantillonnage, à la différence qu'elles ne tendent pas à disparaître si on augmente la taille de l'échantillon. En vérité, un recrutement suffisamment uniforme pour donner une courbe de capture vraiment lisse semble plutôt rare. Un bon moyen d'atténuer les irrégularités d'un recrutement instable est de combiner des échantillons d'années successives. Si la pêche a été assez régulière et que, par conséquent, on suppose la population en état d'équilibre, sauf pour les variations de recrutement, on peut alors combiner de cette façon plusieurs années. Même quand il s'est produit des changements séculaires du taux de mortalité, il peut demeurer utile de combiner les échantillons de deux années consécutives puisque de cette façon on peut souvent obtenir une courbe plus régulière sans trop sacrifier de l'information concernant les antécédants du stock en question.

2.3.2 CHANGEMENT SOUTENU DU NIVEAU DE RECRUTEMENT. Si le recrutement passe soudainement d'un niveau stable à un autre et s'y stabilise, on peut facilement en discerner et en interpréter l'effet sur la courbe de capture. Comme l'a démontré Baranov, un tel changement déplace une partie du membre droit sans modifier sa pente.

2.3.3 VARIATION EXTRÊME DU RECRUTEMENT. Le recrutement est parfois extrêmement variable, des classes d'âge voisines différant par un facteur de 5, 10, 25 ou plus, comme démontré par exemple par Hjort (1914) pour la morue et le hareng et par Merriman (1941) pour le bar d'Amérique. Dans ce cas, il est pratiquement impossible d'utiliser le type habituel de courbe de capture pour l'estimation du taux de survie : les comparaisons, si elles sont possibles, doivent se faire à l'intérieur des classes d'âge individuelles.

2.3.4 TENDANCES DU RECRUTEMENT. Plus insidieuse que celle décrite précédemment est la situation où le recrutement accuse une tendance distincte sur une période de plusieurs années. En termes d'actuariat, la courbe de survie obtenue par échantillonnage d'une seule saison variera alors avec le temps et n'indiquera pas les taux réels de mortalité pour la période concernée. De telles tendances du recrutement vont vraisemblablement se refléter, après un délai convenable, dans les tendances de la capture, mais toutes les tendances de la capture ne sont pas causées par une variation du recrutement. Le seul moyen direct de vérifier la possibilité de tendances du recrutement est de poursuivre l'échantillonnage sur un grand nombre d'années, d'après l'hypothèse voulant qu'une tendance ne puisse continuer indéfiniment dans la même direction. Cependant, il sera bon d'examiner la nature exacte du glissement de la courbe de capture produit par un changement du recrutement.

La figure 2.2 présente, courbes B et C, des exemples de courbes de capture affectées par un changement progressif du recrutement. À titre de comparaison, la courbe A est une courbe de Baranov fondée sur un recrutement uniforme ; son membre droit rectiligne a une pente correspondant à un taux de survie de 0,670. La courbe B est fondée sur les mêmes données, sauf que le recrutement a diminué de 5% par année pendant la période d'années indiquée, i.e. est passé au cours d'années successives à 1,00, 0,95, 0,902, 0,857, etc., de sa valeur originelle. (Les premières années se situent à droite du graphe.) Le membre droit de la courbe B est toujours rectiligne, mais offre une pente qui correspond à un rapport de capture (taux apparent de survie) de 0,705, ce qui diffère de 5% de la valeur précédente (0,670). De même, quand le recrutement augmente de 5% par an, comme le montre la courbe C, la ligne est droite avec une pente correspondant à un rapport de capture de 0,638, ce qui diffère de 5% (de 0,638) de la valeur 0,670. Ces exemples, ainsi que d'autres, démontrent que l'écart du taux réel de survie par rapport au taux apparent de survie, quand le premier est exprimé en pourcentage du second, est numériquement égal au changement de pourcentage annuel du recrutement, mais de signe opposé ; autrement dit, quand le recrutement augmente, le taux apparent de survie diminue.

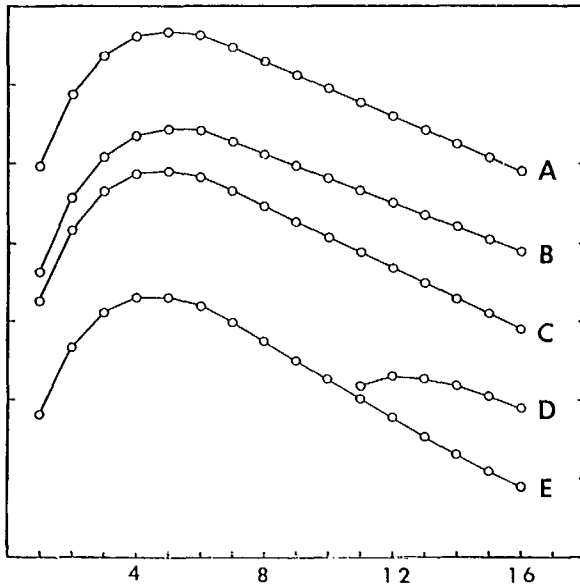


FIG. 2.2 Effet de la variation du recrutement sur une courbe de capture quand il y a taux de survie constant de 0,67 à partir de l'âge 7. (A) Recrutement régulier; (B) courbe fondée sur les mêmes données que A, mais où le recrutement a diminué avec le temps à raison de 5% par année pendant la période d'années indiquée; (C) identique à B, mais où le recrutement a augmenté de 5% par année; (D) le recrutement a diminué à un taux accéléré; (E) le recrutement a augmenté à un taux initialement accéléré qui s'est atténué par la suite. En abscisse : âge; en ordonnée : unités logarithmiques.

De ce qui précède, il suit que pour obtenir un membre droit *incurvé* de la courbe de capture en faisant varier le recrutement, le taux de modification de ce dernier doit varier d'année en année. La figure 2.2 donne deux exemples. La courbe D montre le résultat de l'accroissement de la diminution absolue de 0,05 chaque année du taux de recrutement; en d'autres termes, le recrutement est de 1,00, 0,95, 0,85, 0,70, etc., au cours d'années successives. Il en résulte une ligne courbe mais, au bout de seulement 6 ans, elle s'arrête parce que le recrutement a été réduit au-delà de zéro! La courbe E montre le résultat d'un accroissement de recrutement de la même manière. Ici, le taux annuel d'augmentation du recrutement (rapport entre accroissement de chaque année et niveau de l'année précédente) s'accroît d'abord et produit une courte section incurvée, mais bientôt l'augmentation du niveau réel de recrutement l'emporte sur l'augmentation du taux de décroissance, et il en résulte une section presque droite entre les âges 7 et 13. Pendant la dixième année représentée (i.e. à l'âge 7), le recrutement est de 3,2 fois son niveau originel; cependant, pour produire une ligne ayant la courbure originelle sur toute la durée de cette période, il aurait fallu que le recrutement à l'âge 7 fût devenu beaucoup plus grand.

De tels calculs démontrent que, si l'on devait obtenir des membres de droite bien incurvés par une variation du recrutement, ces variations auraient tôt fait de devenir si grandes qu'elles produiraient des symptômes aigus dans les autres statistiques de la pêcherie, e.g. prise totale, taille moyenne du poisson capturé, abondance relative des jeunes poissons au cours d'années successives, etc. On peut donc en toute confiance s'attendre que toute tendance modérée dans le recrutement aura pour effet de modifier la pente de la courbe de capture, sans changer grandement ses caractéristiques linéaires. Si elle présentait une courbure importante, il faudrait en chercher ailleurs l'explication.

En interprétant une courbe de capture, il est bon d'avoir une estimation indépendante du recrutement d'année en année, puisque cela permettrait peut-être ensuite d'introduire une correction pour toute tendance apparue. Une telle estimation peut découler d'autres statistiques de capture, en particulier la capture des jeunes groupes d'âge par unité d'effort de pêche. Les données sur le nombre des reproducteurs (nombre potentiel des oeufs pondus) au cours d'années successives pourraient peut-être aussi sembler prometteuses, mais en réalité la relation entre les oeufs déposés et le recrutement qui en découle sera généralement inconnue, même si l'on écarte les variations fortuites ; cette relation pourrait être aussi bien inverse que directe (chapitre II).

2.3.5 COMPARAISON DE L'ABONDANCE DES CLASSES D'ÂGE INDIVIDUELLES AUX ÂGES SUCCESSIFS. Afin de réduire l'erreur causée par un recrutement variable, il est naturel d'essayer de suivre les classes d'âge respectives pour la durée de leur existence, comparant leur nombre présent à l'âge t avec leur nombre à l'âge $t-1$ et ainsi de suite. Si toutefois l'on tente cette opération avec des données ordinaires de composition par âge, les calculs préliminaires auront tôt fait d'indiquer que la présence d'une classe d'âge exceptionnellement abondante abaisse, *pour tous les âges présents*, les taux de survie estimés, et ce, au cours de l'année où cette classe d'âge apparaît ; par la suite, cette présence rend tous les taux de survie estimés beaucoup trop élevés, et ce, pendant toutes les années subséquentes où cette classe demeure dans la pêcherie. La moyenne géométrique des taux de survie estimés sur une période de plusieurs années tend vers la valeur véritable pour chaque âge (supposant que celle-ci ne varie pas avec le temps), mais en pratique, on y gagne généralement peu ou point en précision, comparativement à ce que l'on obtiendrait en se basant sur la moyenne des pentes, pour les segments appropriés des séries correspondantes de courbes de capture.

2.3.6 COMPARAISON DES CLASSES D'ÂGE INDIVIDUELLES D'APRÈS CAPTURE PAR UNITÉ D'EFFORT. Un moyen d'éviter certaines des difficultés dues à un recrutement variable, de quelque type qu'il soit, est de comparer la *capture par unité d'effort* de classes d'âge individuelles pendant les années successives de leur existence. Si l'on n'utilise pas cette méthode plus souvent, c'est surtout en raison de l'effort souvent considérable nécessaire à l'obtention d'une mesure assez représentative de l'effort de pêche, surtout quand plus d'un type d'engin récolte un stock, ou quand le même engin capture deux ou plusieurs espèces dont la distribution chevauche sans être identique et que cet engin se concentre tantôt sur l'une, tantôt sur l'autre espèce. En outre, les avantages du recours à la capture par

unité d'effort sont, jusqu'à un certain point, contrebalancés par les éventualités de biais systématiques, éventualités qui ne se posent pas dans la courbe de capture ordinaire. Par exemple, il peut y avoir distorsion résultant de modifications du potentiel de capture du poisson d'année en année, soit à cause de différences de distribution ou de comportement des poissons mêmes, soit à cause de variations du déploiement saisonnier des engins de pêche, ou de fluctuations de l'efficacité de ces derniers, en raison de conditions météorologiques.

Un grand avantage de l'estimation des taux de survie à partir de la capture par unité d'effort est de renseigner sur la situation courante : ces taux s'appliquent en effet à l'intervalle entre le milieu (environ) de deux saisons de pêche échantillonnées. Les méthodes ordinaires d'utilisation des courbes de capture, au contraire, donnent des estimations qui tendent à traîner de plusieurs années après le temps où les données sont cueillies et qui représentent les conditions moyennes au cours des années de recrutement (section 2.6).

La méthode des comparaisons de la capture par unité d'effort fut surtout employée à l'égard de certaines pêcheries au chalut, à effort bien standardisé et là où les espèces sont disponibles sur un vaste territoire (Graham 1938b ; Jensen 1939 ; Gulland 1955a).

EXEMPLE 2.3 SURVIE DE LA PLIE DANS LE SUD DE LA MER DU NORD ESTIMÉE D'APRÈS CAPTURE PAR UNITÉ D'EFFORT DE CLASSES D'ÂGE INDIVIDUELLES (extrait de Ricker 1958a, d'après Gulland 1955a, p. 43).

Nous reproduisons au tableau 2.2 les données de Gulland sur la capture de plie (*Pleuronectes platessa*) par 100 heures de pêche par chalutiers conventionnels, à

TABLEAU 2.2 Capture par 100 heures de pêche de plie au chalut dans le sud de la mer du Nord pendant trois saisons et taux de survie estimés à partir de ces données.

Âge	C/f 1950-1951	\bar{S}	C/f 1951-1952	\bar{S}	C/f 1952-1953
2	39		91		142
3	929	559	999
4	2 320	2 576	1 424
5	1 722	2 055	2 828
6	389	0,570	982	0,637	1 309
7	198	0,671	261	0,529	519
8	93	0,768	152	0,471	123
9	95	0,763	71	0,697	106
10	81	0,600	57	0,859	61
11	57	0,741	60	0,702	40
12+	94	(0,576)	87	(0,673)	99
Moyenne géométrique		0,665		0,642	

des âges successifs en 3 années. Le rapport C/f au cours des saisons successives représente une estimation du taux de survie durant cette année-là pour la classe d'âge en question. Par exemple, la classe d'âge de 1945, d'âge 5 durant la saison 1950–1951, décrut en abondance, passant de 1 722 par 100 heures en 1950–1951 à 982 en 1951–1952 ; sa survie estimée durant cette période fut donc de $\bar{S} = 982/1\ 722 = 0,570$. Pour les âges supérieurs à 11, où les données sont groupées, on obtient par exemple un \bar{S} approximatif à partir de l'équation $87/(57 + 94) = 0,576$.

Gulland constate qu'il n'y a aucune tendance persistante des valeurs de \bar{S} en fonction de l'âge, et qu'il y a peu de différence entre les deux années représentées : les moyennes géométriques non pondérées sont de 0,665 et de 0,642³.

2.4 RECRUTEMENT DE LA PÊCHERIE ÉTALÉ SUR PLUSIEURS ÂGES

2.4.1 RELATIONS GÉNÉRALES. Le recrutement se définit ici comme processus d'accession à la vulnérabilité par rapport à la pêche en cours, soit par immigration dans la région de pêche ou par changement de taille ou de comportement. Nous décrivons section 11.1 différents types de recrutement, mais de telles distinctions ne sont pas nécessaires pour le moment.

Au risque de s'attarder sur ce qui peut sembler une proposition évidente, on peut considérer d'abord l'effet, sur une courbe de capture, d'un recrutement étalé sur plusieurs âges. Le tableau 2.3 montre un genre de population où le taux de mortalité totale passe de 0,3 à 0,6 durant une période de recrutement se terminant trois ans après que les premiers poissons aient commencé à entrer dans la pêcherie. Si la population, à la fin de 1906, devait être échantillonnée *au hasard* (l'échantillon pris par la pêcherie ne sera pas représentatif), les rapports des vieux groupes d'âge représenteront le taux de survie définitif de 0,4, et les taux de survie plus élevés, caractéristiques des années de recrutement, n'apparaissent que parmi les groupes d'âge encore incomplètement recrutés.

³ Si les logarithmes des trois échantillons de capture du tableau 2.2 sont représentés en courbes de capture ordinaires, elles s'avèrent du type « concave » (section 2.6), chacune avec rupture de pente correspondant chronologiquement assez bien à la reprise de la pêche à grande échelle après la Deuxième Guerre mondiale. Les pentes des fractions plus abruptes gauches (plus récentes) des membres droits suggèrent un taux de survie d'environ 0,41 qui s'applique à peu près à la période 1946–1950. Gulland (1968, p. 310) explique la différence entre ce chiffre et le 0,64–0,66 du tableau 2.2 par le fait que les classes d'âge de 1946–1948 étaient beaucoup plus abondantes que celles de plusieurs années antérieures. Il est également vrai que les deux types d'estimations s'appliquent à des séries d'années différentes, mais l'effort de pêche durant les années 1946–1950 fut en moyenne un peu moindre que celui des années 1950–1953 (Gulland 1968, fig. 2).

TABLEAU 2.3 Diminution des différentes classes d'âge d'une population pendant les années successives de leur vie, quand le taux de mortalité totale est 0,3 à l'âge 3, 0,4 à l'âge 4, 0,5 à l'âge 5 et 0,6 aux âges ultérieurs.

Année	Classe d'âge (année d'éclosion des alevins)						
	1898	1899	1900	1901	1902	1903	1904
1901	10 000						
1902	7 000	10 000					
1903	4 200	7 000	10 000				
1904	2 100	4 200	7 000	10 000			
1905	840	2 100	4 200	7 000	10 000		
1906	336	840	2 100	4 200	7 000	10 000	
1906	134	336	840	2 100	4 200	7 000	10 000
Rapport	0,4	0,4	0,4	0,5	0,6	0,7	

Cette proposition devient un peu moins évidente quand le taux de survie définitif lui-même change sur une période d'années, comme indiqué plus loin à la figure 2.7. Dans ce cas, le rapport entre deux des plus vieux groupes d'âge dans une prise peut représenter un taux de survie qu'ils n'ont eux-mêmes jamais réellement connu, mais qui est le taux définitif qui prévalait ordinairement chez les poissons matures (maintenant morts depuis longtemps) au temps où les groupes d'âge en question étaient recrutés.

2.4.2 ÂGE OÙ LE RECRUTEMENT EST EFFECTIVEMENT COMPLÉTÉ. Sans un peu d'étude, il sera souvent difficile de déterminer l'âge où le recrutement est effectivement complété, surtout avec des courbes de capture convexes. Il est bon de tenter de reproduire en double toute courbe observée, à l'aide de valeurs d'essai des taux instantanés de pêche et de mortalité naturelle, afin d'avoir quelque idée de la situation réelle. Comme, chez la plupart des poissons, la répartition des tailles, au sein de tout groupe d'âge, tend à se rapprocher de la normale, on peut bien supposer que la courbe de recrutement sera généralement de forme assez symétrique : ainsi, la grandeur de F , au long des années successives du recrutement d'une classe d'âge donnée, pourrait être 0,01, 0,1, 0,5, 0,9 et 0,99 de sa valeur définitive. (L'asymétrie découlant d'une grandeur moyenne de F quelque peu supérieure ou inférieure à 0,5 n'affectera pas la démonstration.) Certes, une hypothèse facile serait que le nombre des années entre le premier âge et l'âge modal de la courbe de capture représente le membre ascendant d'une courbe de recrutement symétrique et donc qu'un nombre égal d'années à droite du mode soit affecté par le recrutement et doive être rejeté dans l'estimation du taux de survie.

Une telle hypothèse serait néanmoins trompeuse, pour deux raisons. Tout d'abord, le nombre des poissons du premier âge capturé (sauf parfois quand il s'agit

d'âge 0 ou d'âge 1) tend à être bien réduit, souvent du même ordre de grandeur que le nombre des plus vieux poissons capturés (voir fig. 2.1, 2.6, 2.8, 2.12, 2.13). En d'autres termes, l'identité du plus jeune âge à être capturé repose en partie sur la taille de l'échantillon total. Quand cet échantillon total est de taille modérée (plusieurs centaines de poissons), le poisson d'une classe d'âge dont le taux de pêche (F) représente 0,01 de l'importance définitive de cette classe sera sans doute le premier à apparaître; si l'échantillon augmente huit à dix fois de taille, il peut y avoir représentation d'un groupe d'âge dont F représente presque 0,001 de la valeur définitive. Par ailleurs, à l'autre extrémité de la courbe symétrique de recrutement, un groupe d'âge vulnérable à 99,9% ou seulement à 99% devient, à toute fin pratique, complètement vulnérable quand il s'agit d'estimer le taux de survie. Même 95% serait assez satisfaisant dans la plupart des cas. Par conséquent, l'intervalle d'années entre premier âge et âge médian de recrutement est pratiquement toujours d'une année ou deux trop grand pour servir d'estimation de l'intervalle dans lequel le recrutement exercera un effet de distorsion passé le mode.

Une seconde source d'erreur est le fait que l'âge modal dans la capture ne coïncide pas nécessairement avec l'âge médian du recrutement. Des exemples démontrent que cet âge modal peut être inférieur ou supérieur à l'âge médian, sa position exacte étant liée surtout à l'ampleur du taux de mortalité totale. Quand le taux annuel de mortalité est modéré ou faible (0,5 ou moins), au début du recrutement à tout le moins, il y a ordinairement deux âges adjacents présentant presque le même nombre de poissons, avec mode tombant parfois dans l'âge médian du recrutement, parfois dans l'âge qui suit immédiatement. Dans ce dernier cas, l'intervalle entre le premier âge présent et l'âge modal serait plus trompeur que jamais, si on le considérait comme estimation de l'intervalle auquel les effets du recrutement dépassent le mode.

Tenant compte des deux effets venant d'être décrits, il semble que l'âge modal dans la capture soit habituellement très proche de la première année où le recrutement puisse être considéré effectivement complété. Dans les exemples cités ici, il se trouve au plus un groupe d'âge inutilisable, intermédiaire entre le premier groupe d'âge utilisable et l'âge modal (ou le second de deux âges presque égaux), comme indiqué aux figures 2.8 et 2.12. Quand le recrutement est soudain, l'année qui suit l'âge modal semble utilisable, comme on le voit à la figure 2.1; dans la figure 2.9, le point correspondant à l'âge 6 devient presque utilisable.

2.4.3 VARIATION CONTINUE DE VULNÉRABILITÉ AVEC L'ÂGE. On peut se demander si, au-delà d'un certain âge, le taux de pêche stable ou « définitif » est habituellement atteint chez toutes les populations de poissons. Peut-être F continue-t-il généralement d'augmenter durant toute l'existence du poisson, ou peut-il atteindre un maximum, puis décroître si le poisson âgé devient trop grand pour être capturé ou retenu par les hameçons ou filets utilisés. Certes, il ne saurait y avoir de réponse générale à cette question, et il faut habituellement plus qu'une courbe de capture pour obtenir l'information nécessaire. Le sujet est en étroite relation avec la sélectivité des filets, point traité à la section 2.11 qui suit.

2.4.4 ÂGE OU TAILLE D'ARRIVÉE SUR LES LIEUX DE PÊCHE. On peut parfois distinguer entre vulnérabilité de l'ensemble du stock d'une importance donnée et vulnérabilité de la fraction du stock présente sur les lieux de pêche. En fait, le terme recrutement a été utilisé (par Beverton et d'autres) dans le sens de pénétration physique des lieux de pêche plutôt que dans sa signification plus habituelle d'augmentation globale de vulnérabilité à la capture par l'engin en usage.

À l'occasion, il est possible de ramener la vulnérabilité moindre des petits poissons à deux causes : d'une part, leur rareté relative sur les lieux où se pratique la majeure partie de la pêche ; d'autre part, leur « habitude » d'éviter la capture par filets, hameçons, etc. Ainsi, Rollefson (1953) compare la taille de la morue des Lofoten prise à la palangre avec celle capturée à la senne coulissante (fig. 2.3). Si l'on considère les tailles capturées par ce dernier engin comme représentatives de la taille des morues présentes (ce qui demande probablement confirmation), il semblerait que la vulnérabilité aux hameçons *décroit* réellement avec l'augmentation de longueur des poissons depuis les plus petits jusqu'aux assez grandes tailles (60 à 100 cm environ). En même temps, la vulnérabilité à la pêche à la palangre de l'ensemble du stock (distinct de cette portion du stock qui se rassemble sur les frayères des Lofoten) augmente avec l'accroissement de taille, du moins jusqu'à 90 cm de long.

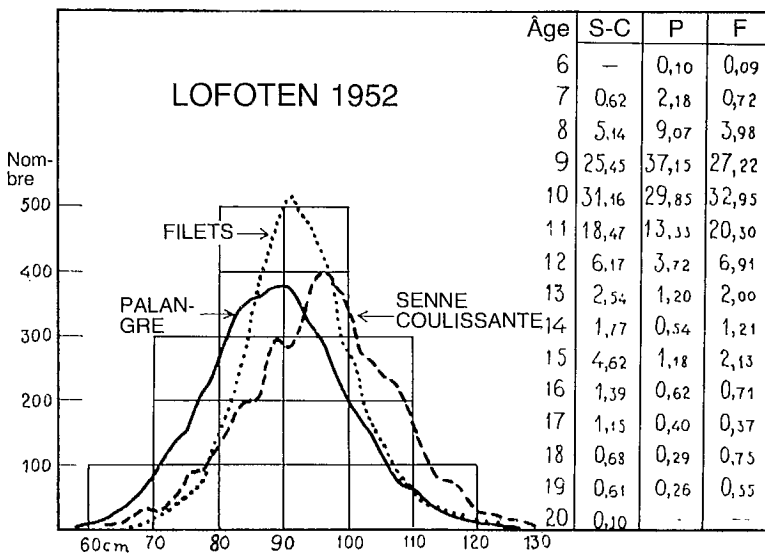


FIG. 2.3 Distribution des longueurs et des âges de morues des Lofoten capturées par trois sortes d'engins (d'après Rollefson 1953, fig. 1).

Nous indiquons section 5.8 un autre moyen de distinguer entre allées et venues sur les lieux de pêche et accroissement de vulnérabilité des poissons déjà sur les lieux.

2.5 MODIFICATION DU TAUX DE MORTALITÉ AVEC L'ÂGE

À l'augmentation, par recrutement progressif, du taux de mortalité due à la pêche peuvent s'ajouter d'autres types de changements de mortalité. Le tableau 2.4 montre deux populations, chacune en état d'équilibre, et ce, dans l'hypothèse que le taux de survie S y change d'une valeur absolue de 0,1 à chaque année de vie du poisson et que toute mortalité est due à la pêche.

TABLEAU 2.4 Effets sur la capture et le rapport de capture d'une modification, avec l'âge, du taux de survie, quand toute mortalité est due à la pêche.

Âge	Taux de survie	Survivants	Capture	Rapport de capture	Taux de survie	Survivants	Capture	Rapport de capture
		100 000				100 000		
1	0,9	90 000	10 000	1,80	0,1	10 000	90 000	0,09
2	0,8	72 000	18 000	1,20	0,2	2 000	8 000	0,18
3	0,7	50 400	21 600	0,93	0,3	600	1 400	0,26
4	0,6	30 240	20 160	0,75	0,4	240	360	0,30
5	0,5	15 120	15 120	0,60	0,5	120	120	0,40
6	0,4	6 048	9 072	0,47	0,6	72	48	0,45
7	0,3	1 814	4 234	0,36	0,7	50	22	0,47
8	0,2	363	1 451	0,22	0,8	40	10	0,40
9	0,1	36	327		0,9	36	4	

La moitié gauche du tableau représente une situation de recrutement. Les rapports de capture y sont constamment plus élevés que le véritable taux de survie, l'écart étant de 35% à 50% dans la majeure partie de la gamme couverte.

Dans la moitié droite du tableau 2.4, où la mortalité diminue, le rapport de capture est toujours inférieur aux taux de survie adjacents. Il convient de noter que sur la série des taux de survie allant de 0,5 à 0,9, il y a peu de changement dans le rapport de capture. En pratique, un tel segment de courbe de capture serait sans doute considéré conforme aux conditions d'uniformité mentionnées précédemment, les irrégularités en étant imputées à de faibles fluctuations du recrutement.

La figure 2.4 présente un exemple modelé d'après les situations susceptibles de se présenter au cours d'une recherche réelle. La population décrite par ces courbes offre un taux instantané de mortalité naturelle de 0,2 pendant les âges 1 à 10. Ce taux est couplé à un taux de pêche qui passe de 0,1 à l'âge 1 à 0,7 à l'âge 7, puis demeure stable durant 3 autres années. Cette stabilité se voit par la portion droite de la courbe de capture des âges 7 à 10 qui, si elle était prolongée, serait représentée par la ligne pointillée.

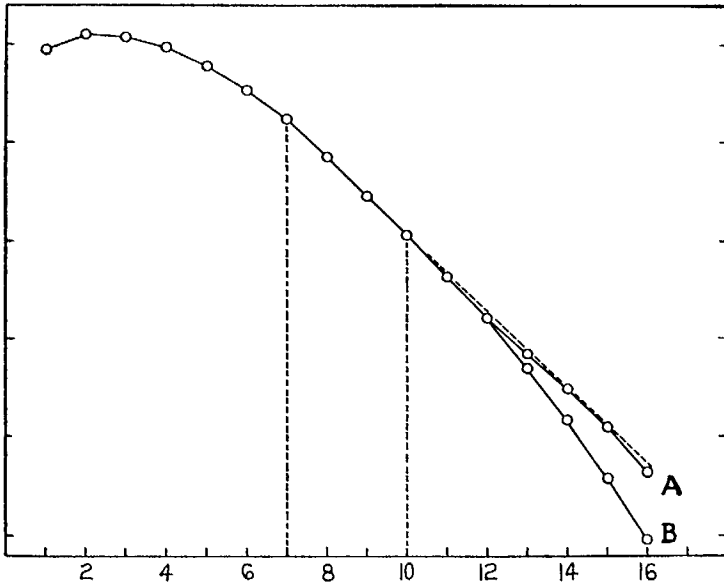


FIG. 2.4 Courbe de capture pour population à taux de pêche et de mortalité naturelle constants d'âge 7 à âge 10, suivi d'une diminution du taux de pêche (courbe A) ou d'une augmentation de mortalité naturelle (courbe B). Abscisse : âge; ordonnée : unités logarithmiques.

Nous examinons trois variations, après l'âge 10. En premier lieu, on fait décroître le taux de pêche de 0,1 unité par année d'âge pendant 6 ans, avec résultat présenté par la courbe A. On constate quelques fluctuations, mais le résultat net diffère très peu de la ligne pointillée et serait difficilement distinguable dans une recherche réelle. Cette section de la courbe donne donc une bonne estimation du taux de survie durant l'état d'équilibre précédent (âges 7 à 10), mais ne reflète pas le taux réel de survie, lequel est croissant. Ce point est illustré de façon plus graphique à la figure 2.5A, où l'on compare le rapport de capture R au taux réel de survie S .

En deuxième lieu, on fait passer le taux de mortalité naturelle de 0,2 à 0,9, comme l'indique la courbe B des figures 2.4 et 2.5. La diminution de survie est fidèlement reflétée dans le rapport de capture, ce dernier étant à peine plus élevé (fig. 2.5B).

Enfin, on fait décroître le taux de pêche et augmenter la mortalité naturelle, de façon que la mortalité totale demeure stable. La courbe de capture dans ce cas n'apparaît pas à la figure 2.4 puisqu'elle coïncide presque avec la courbe B. C'est à dire que la courbe obtenue ne représente pas le taux de survie réel qui (puisque le taux de survie est constant) est représenté par la ligne descendante en pointillé de la figure 2.4. La courbe C de la figure 2.5 montre l'écart entre rapport de capture et taux de survie.

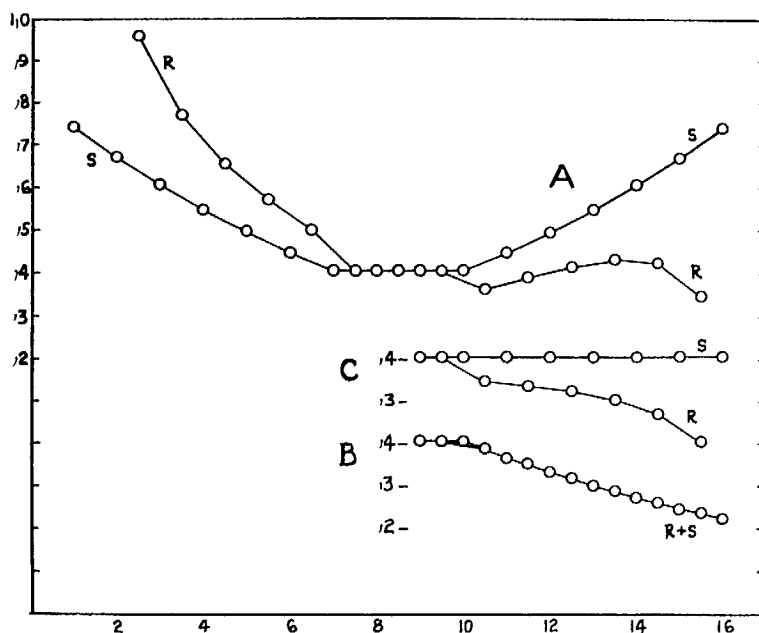


FIG. 2.5 Comparaison des taux de survie (S) et des rapports de capture (R) pour les populations de la figure 2.4. (A) Décroissance du taux de pêche; (B) accroissement de la mortalité naturelle; (C) décroissance du taux de pêche compensé par accroissement équivalent de la mortalité naturelle. Abscisse : âge; ordonnée : taux de survie et rapport de capture.

Beverton et Holt (1956) donnent d'autres exemples des effets d'un changement continu du taux de pêche en fonction de l'âge. Les sections (a)–(e) de leur figure 2 illustrent les cas où F décroît, pendant que, dans les sections (f)–(h), il augmente. Dans la section (i), F augmente jusqu'à un maximum, puis décroît; cela s'avère une situation particulièrement trompeuse puisque le membre droit de la courbe de capture est presque rectiligne, mais indique un taux de survie apparent dépassant à peine la moitié du taux réel.

À partir de ce qui précède et d'autres exemples semblables, on peut tirer les conclusions suivantes :

1° Un accroissement (ou une réduction) du taux de mortalité *naturelle*, parmi les poissons âgés d'une population, est représenté correctement par la courbe de capture, quand le taux de pêche est le même pour tous les âges en cause.

2° Une diminution du taux de *pêche*, parmi les poissons âgés d'une population, ne se reflète pas correctement dans la courbe de capture et, dans maintes situations, la courbe qui en résulte se rapproche étroitement du taux de survie qu'on obtiendrait pour des âges antérieurs à la diminution du taux de pêche.

3° Quand le taux de pêche augmente avec l'âge durant toute la vie, la courbe de capture ne peut servir à estimer le taux de survie : en effet, la courbe se

compose seulement des portions que nous avons appelées membre ascendant et dôme, et le rapport de capture d'années successives est toujours supérieur, souvent même de beaucoup, au taux réel de survie.

4° Quand la mortalité naturelle augmente avec l'âge et que le taux de pêche diminue, la courbe de capture tend à représenter le taux de survie caractérisé par la mortalité naturelle *observée*, plus le taux *originel* de pêche.

5° On peut donc dire, en changeant un peu les termes de 1°, qu'un accroissement du taux de mortalité naturelle parmi les poissons âgés d'une population est pour le moins assez bien représenté par la courbe de capture, et ce, que le taux de pêche demeure stable ou diminuée.

Pour ce qui est du taux de pêche, ces conclusions ne s'appliquent que lorsque ce taux s'est maintenu stable suffisamment d'années pour que tous les poissons en cause aient été exposés aux taux de capture propres à chaque âge, leur vie durant. Si tel n'est pas le cas, il n'y a aucune restriction sur le type de courbe possible quand le taux de pêche varie avec l'âge. Par exemple, si une nouvelle pêcherie commence à exploiter une population antérieurement inexploitée, le nombre des poissons capturés à chaque âge sera le produit de leur abondance à cet âge et du taux de pêche à ce même âge. Donc, le rapport entre le nombre des poissons capturés à l'âge t et celui capturé à l'âge $t-1$ sera le produit du taux de survie naturelle par F_t/F_{t-1} , rapport des taux de pêche à ces deux âges.

Les considérations qui précèdent prennent une importance particulière quant aux courbes de capture à membre droit convexe vers le haut. Théoriquement, une telle configuration pourrait résulter d'un accroissement régulier du taux de pêche avec l'âge; mais cette situation ne semble pas devoir se présenter souvent, sauf peut-être dans les pêcheries sportives en quête de grands poissons (section 2.4). D'après le résultat des recherches à ce jour, une courbe convexe jusqu'à son extrémité indiquera généralement une augmentation de taux de mortalité naturelle avec l'âge, du moins chez les âges avancés puisqu'une diminution du taux de pêche avec l'âge ne cause que peu ou pas d'inflexion dans la courbe de capture, dans l'une ou l'autre direction. De même, une courbe concave pourrait signifier uniquement que la mortalité naturelle d'une population diminue avec l'âge. Cependant, s'il y a eu changement du taux de mortalité avec le temps, la courbure pourra s'expliquer de diverses autres façons (section 2.6).

EXEMPLE 2.4 TAUX DE SURVIE CHEZ UNE POPULATION INEXPLOITÉE DE HARENGS : COURBE DE CAPTURE CONVEXE (d'après Ricker 1948).

M. A.L. Tester a attiré mon attention sur quelques courbes de capture convexes d'un intérêt exceptionnel. Durant la saison de pêche 1938-1939, une population de harengs (*Clupea pallasii*) de la côte orientale des îles Reine-Charlotte, en Colombie-Britannique, fut exploitée commercialement pour la première fois. Cinq échantillons totalisant 580 poissons furent capturés et on détermina leur âge. Les points de la courbe A de la figure 2.6 représentent les logarithmes du pourcentage de chaque groupe d'âge. La courbe non arrondie apparaît convexe dans son ensemble, mais est très inégale du fait de fluctuations modérées du recrutement, lesquelles se rencontrent chez le hareng de cette région générale.

Plusieurs procédés permettent de lisser cette courbe et d'obtenir une image représentative de la répartition des âges dans la mortalité naturelle. La figure 2.6A présente une simple courbe à main levée adaptée aux données de 1938-1939. Pour vérifier le jugement du chercheur, on peut lisser la courbe à l'aide d'une moyenne mobile de 3 (fig. 2.6B). Ce procédé tend évidemment à aplanir le dôme de la courbe, de sorte qu'il ne faut aucunement considérer le point modal dans le tracé d'une nouvelle courbe à main levée, et les points situés de part et d'autre du point modal seront eux-mêmes un peu aplatis. En outre, la courbe se prolonge d'un an à chaque extrémité. L'extrémité gauche ne nous concerne pas, mais à l'extrémité droite, la prolongation peut « améliorer » le contexte car le point se rapportant à l'âge 12, représenté par aucun poisson dans l'échantillon, correspondrait à $-\infty$ sur la courbe 2.6A. Bien sûr, il doit réellement exister quelques poissons de cet âge ou même plus

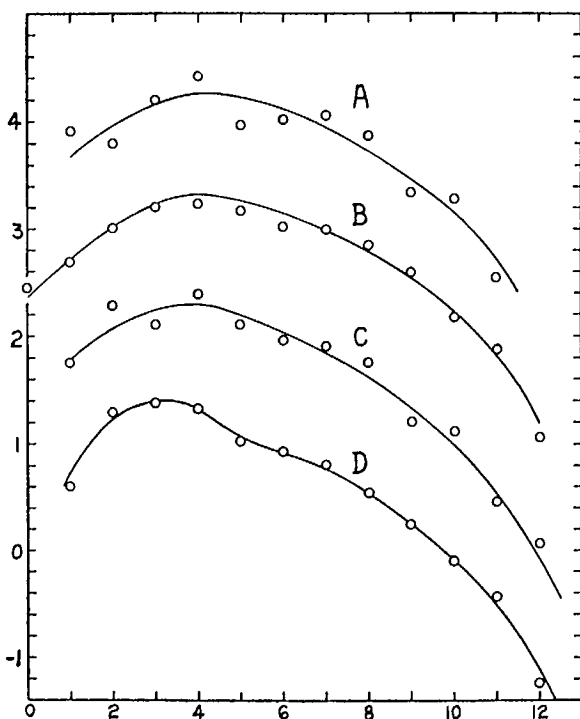


FIG. 2.6 Courbes de capture d'une population de harengs des îles Reine-Charlotte, C.-B. (A) Composition relative par âge pendant la première année d'exploitation, 1938-1939; (B) même courbe, lissée par moyenne mobile de 3; (C) échantillons combinés de 1938-1939 et de 1939-1940; (D) échantillons combinés pour les quatre premières années d'exploitation. Toutes les courbes sont en logarithmes du pourcentage de fréquence à chaque âge et sont placées sur la figure à une unité logarithmique d'intervalle, avec échelle en ordonnée s'appliquant à la courbe D (d'après données inédites de A.L. Tester).

âgés dans cette population, de sorte que le retard dans la retombée asymptotique de la courbe, suggéré à la figure 2.6B, est conforme à l'expectative.

Pour avoir une meilleure idée de la répartition originelle de la mortalité naturelle, on peut aussi utiliser les données d'années subséquentes, qui aideront à lisser la courbe. Elles présentent toutefois ce désavantage que chaque année supplémentaire utilisée intensifie l'influence de la pêche sur la capture, ce qui fait que moins d'âges peuvent être considérés représentatifs du taux originel de mortalité naturelle. La courbe 2.6C montre les données combinées de 1938–1939 et de 1939–1940, accordant à chaque année un poids égal, tandis que la courbe 2.6D est construite selon les données combinées des quatre premières années de la pêche.

Nous donnons ci-dessous, en pourcentages, les taux annuels de survie établis par les tangentes aux âges successifs, sur les quatre courbes de la figure 2.6, pour les âges dont l'abondance relative n'est pas (ou très peu) affectée par la nouvelle pêche :

Âge	6	7	8	9	10	11	12
Courbe							
A	72	63	58	52	42	28	–
B	69	66	60	52	47	31	–
C	–	–	59	48	41	29	21
D	–	–	–	48	43	32	19

Les chiffres se rapportant à l'âge 6 sont légèrement inférieurs à ce qui a été déterminé d'après la pente réelle, en raison de la proximité de l'âge 5, dont le recrutement est présumé un peu incomplet. La détermination de la distribution des âges de mortalité chez les populations inexploitées comme celles-ci offre un intérêt particulier car, souvent, cela peut être le seul indice du taux de mortalité naturelle dans des conditions d'exploitation.

Dans des conditions de pêche établie, la convexité originelle des courbes de capture des stocks de harengs de Colombie-Britannique tend à diminuer, mais demeure parfaitement reconnaissable (Tester 1955). Jensen (1939) montre aussi des courbes à forte convexité pour le hareng dans deux zones méridionales de la mer du Nord. Il suggère comme cause possible de la convexité des courbes de la mer du Nord une mortalité naturelle accrue ou une émigration des poissons âgés, et une sélectivité des filets qui rend les jeunes poissons plus vulnérables. À propos de filet, l'analyse dans la présente section démontre qu'une telle sélectivité ne produirait de fait aucune courbure appréciable, de sorte que l'on peut éliminer cette éventualité. C'est que, alors que de tels filets échantillonnent le stock âgé de façon moins complète que le jeune, ils permettent aussi à plus de poissons de survivre jusqu'aux âges avancés, et la combinaison de ces deux tendances opposées aboutit à une courbe de capture assez rectiligne (voir 2.4A).

On a maintenant des courbes de capture pour plusieurs autres espèces en condition de non-exploitation, et toutes indiquent un accroissement de mortalité naturelle chez les poissons âgés. Pour les lacs des régions septentrionales, on dispose de données sur le doré noir (*Stizostedion canadense*), le crapet de roche (*Ambloplites rupestris*), le grand corégone et le touladi (Ricker 1949a; Kennedy

1953, 1954b). Un accroissement semblable de mortalité naturelle fut observé, dans des lacs pêchés, chez la perchaude (*Perca flavescens*), la marigane noire (*Pomoxis sparoides*), la barbotte jaune (*Ameiurus natalis*) et plusieurs autres espèces de l'Indiana (Ricker 1945a); les taux de survie dans ces cas ayant été évalués d'après la récupération de marques. Bien que les crapets arlequins, plus abondamment pêchés dans les mêmes eaux, donnent une courbe de capture presque droite (fig. 2.1A), il est probable qu'à l'origine ils survivaient moins bien aux âges plus avancés alors atteints : on doit en effet supposer qu'aucun sujet, de quelque espèce que ce soit, ne puisse vivre éternellement. D'ailleurs, un échantillon de plies plus âgées que celles dont disposait Gulland (exemple 2.3) se comporterait sans doute de la même façon.

2.6 MODIFICATION DU TAUX DE MORTALITÉ AVEC LE TEMPS

Toutes les conclusions de la section précédente présupposent que, quelle que soit leur variation avec l'âge, taux de pêche et taux de mortalité naturelle pour tout âge donné sont constants d'une année à l'autre. Mais l'effort consacré à une pêcherie peut, pour diverses raisons, varier d'année en année. Certaines pêcheries sont d'origine récente, et les engins utilisés se sont multipliés depuis les débuts. D'autres pêcheries sont passées par une phase lucrative, et maintenant leur gain réduit par unité d'effort tend à éloigner les bateaux qui les exploitaient jadis. Les conditions économiques jouent un grand rôle dans la détermination de ce qui constitue la rentabilité et affectent donc l'effort de pêche total. Pour cette raison, on ne peut écarter la considération d'un changement séculaire du taux de pêche. Des changements semblables du taux de mortalité naturelle peuvent peut-être se produire; il est facile d'en étudier les effets, mais nous ne le faisons pas ici.

2.6.1 RECRUTEMENT INSTANTANÉ. Le tableau 2.5 présente une population où le taux de survie des poissons de tous les âges en mesure d'être pêchés est de 0,7, 0,6 et 0,5 pour 3 années astronomiques successives, puis se stabilise à 0,4 durant 4 ans. Dans cette situation (différente de celle du tableau 2.3), la capture commerciale prélèvera un échantillon représentatif de la population puisque le recrutement de la pêcherie se produit brusquement. Un tel échantillonnage au hasard de la population, effectué au début de toute année donnée, serait constitué de groupes d'âge successifs représentés dans la proportion des chiffres sur les rangées horizontales du tableau, en débutant par les plus jeunes à droite. Chacun des rapports de capture inscrits en dernière rangée représente le rapport de *tous* les couples de nombres dans les deux colonnes adjacentes, au-dessus de lui. Il est donc évident que, quel que soit le temps où les classes d'âge t et $t-1$ sont échantillonnées, leur rapport d'abondance est une mesure du taux de survie qui régnait pendant la première année où cette classe d'âge $t-1$ devint vulnérable à la pêche. *Donc les taux de survie évalués d'après les fréquences d'âge dans une capture sont chose dépassée.* Ils se rapportent à des années écoulées, au temps où les classes d'âge en cause étaient en voie d'entrer dans la phase de taille exploitable et sont indépendants des taux de survie qui ont prévalu depuis. En termes de courbe de capture, cela signifie que la pente de toute portion de la courbe représentera le taux de survie qui régnait au temps où les poissons en question étaient en voie de recrutement dans la pêcherie.

TABLEAU 2.5 Diminution des classes d'âge successives chez une population sur laquelle s'exerce un taux de survie qui décroît durant 3 années, puis se stabilise, mais demeure toujours le même pour tous les âges recrutés durant toute année donnée.

Année	S	Classe d'âge							
		1898	1899	1900	1901	1902	1903	1904	1905
1901	0,7	10 000							
1902	0,6	7 000	10 000						
1903	0,5	4 200	6 000	10 000					
1904	0,4	2 100	3 000	5 000	10 000				
1905	0,4	840	1 200	2 000	4 000	10 000			
1906	0,4	336	480	800	1 600	4 000	10 000		
1907	0,4	134	192	320	640	1 600	4 000	10 000	
		54	77	128	256	640	1 600	4 000	10 000
Rapport de capture		0,7	0,6	0,5	0,4	0,4	0,4	0,4	

2.6.2 RECRUTEMENT GRADUEL. Dans l'exemple précédent, le recrutement a lieu de façon soudaine, un âge étant complètement vulnérable et celui qui précède, complètement invulnérable. En pratique, le recrutement se produit généralement de façon moins abrupte et souvent graduelle. On a élaboré un modèle du genre de la façon suivante : un stock de poissons auquel s'ajoute chaque année un nombre uniforme de recrues est considéré ayant un taux instantané de mortalité naturelle inchangé de 0,2. À cela s'ajoute un taux de pêche qui augmente pendant les 6 premières années qui suivent l'entrée du poisson dans la pêcherie, comme suit :

Année de vie (à partir du premier âge vulnérable)	1	2	3	4	5	6	7+
Pourcentage du taux de pêche définitif	0,5	5	20	45	70	90	100

Ces valeurs sont presque celles estimées d'après une pêcherie réelle.

Le taux de pêche définitif varie au cours d'années astronomiques successives, comme l'indique le tableau 2.6. Ajoutant 0,2 au taux de pêche, on obtient le taux instantané définitif de mortalité pour chaque année ; et à partir de l'appendice I, on a obtenu le taux annuel de mortalité et de survie de la manière habituelle. Les mêmes statistiques ont été estimées pour chaque année de recrutement, à chaque niveau de mortalité totale (définitive). À l'aide de ces taux de survie, on a préparé un tableau d'ensemble, analogue au tableau 2.5, présentant le nombre des poissons survivants dans chaque génération successive, durant une série d'années suffisamment longue pour couvrir entièrement la période de changement. Les mortalités annuelles dans chaque catégorie d'âge ont été établies par soustraction pour 4 années différentes :

1^{re}, 7^e, 12^e et 24^e; et en partageant ces valeurs entre mortalité due à la pêche et mortalité naturelle dans le rapport F à M, on a calculé le nombre de chaque classe d'âge dans la capture. Les logarithmes de ces valeurs sont présentés à la figure 2.7, courbes A à D.

TABLEAU 2.6 Taux de pêche au cours d'années astronomiques successives pour les populations du modèle décrit section 2.6.2

Année	Taux instantanés de mortalité			Taux réel de mortalité	Taux de survie
	Due à la pêche ^a	Naturelle	Totale		
	F	M	Z	A	S
Jusqu'à 1	0,2	0,2	0,4	0,330	0,670
2	0,3	0,2	0,5	0,394	0,606
3	0,4	0,2	0,6	0,451	0,549
4	0,5	0,2	0,7	0,503	0,497
5	0,6	0,2	0,8	0,551	0,449
6	0,7	0,2	0,9	0,593	0,407
7 et plus	0,8	0,2	1,0	0,632	0,368

^a Pour groupes d'âge entièrement recrutés.

La courbe A, indiquant la capture après un nombre indéfini d'années au taux de survie stable de 0,670, est une simple courbe de capture présentant 6 années exposées dans le membre gauche et le dôme (correspondant aux 6 années de recrutement) et un long membre droit rectiligne.

La courbe B fondée sur la capture pendant l'année 7, quand le taux de survie de 36,8% venait d'être atteint, indique par son membre droit en partie concave que le taux de survie a été décroissant. À nul endroit toutefois, la courbe n'est représentative du taux de survie *courant*. Sa pente la plus prononcée, entre les âges 7 et 8, correspond à un taux de survie de 51% : c'est-à-dire environ le taux de survie de 3 années antérieures (année 4 dans la liste ci-dessus). Sur une série d'années près de son extrémité droite, la courbe est encore rectiligne et représente ici le taux de survie originel de 0,67.

La courbe C est fondée sur la capture de l'année 12, après que le taux de survie de 36,8% fût demeuré stable durant 6 ans. Pour la première fois apparaît ici une portion de courbe (âge 7 à âge 8) dont la pente est assez raide pour représenter le taux de survie courant. La pente de la courbe pour des âges plus avancés diminue graduellement et, entre les âges 17 et 18, conserve sa pente originelle. Entre les âges 7 et 11 et aussi de 15 à 18, il y a peu de changement de pente; par conséquent, même si le recrutement accusait des fluctuations considérables, on pourrait obtenir une assez bonne estimation de l'ancien et du nouveau taux de survie à partir d'une telle courbe, simplement à mesurer sa plus forte et sa plus faible pente sur le membre droit. La région comprise entre les âges 11 et 15 présente le maximum de courbure. (Une courbe de capture dépourvue d'une telle variation du taux de changement de courbure se manifesterait si le taux de mortalité devait changer graduellement durant toute la série d'années en cause.)

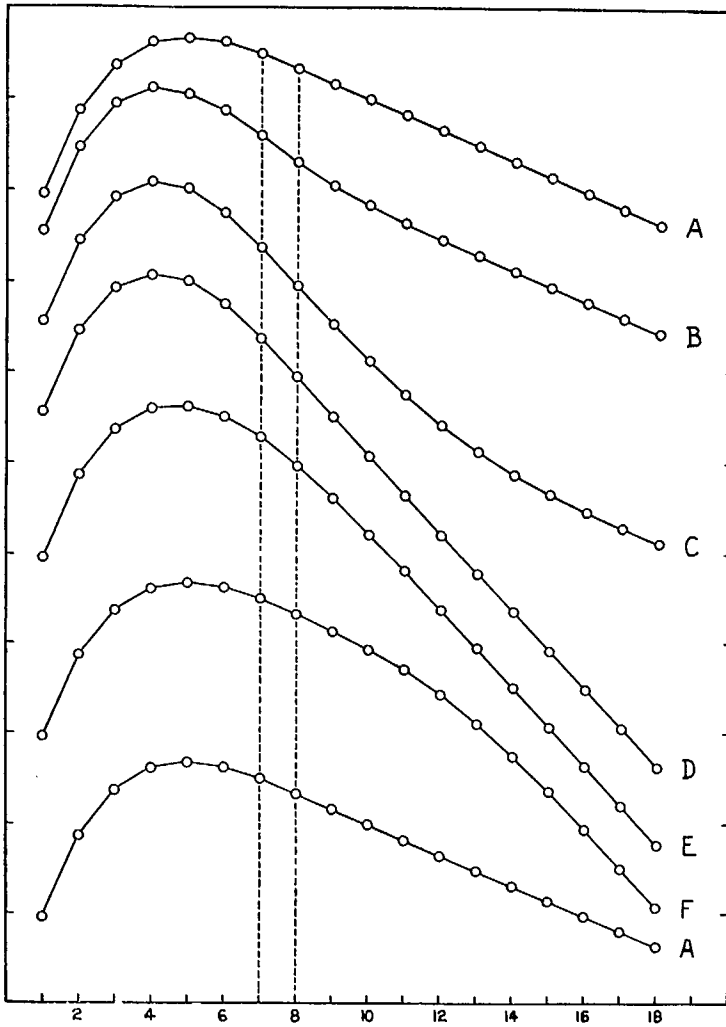


FIG. 2.7 Courbes de capture illustrant les modifications du taux de pêche avec le temps. Dans chaque exemple, le recrutement est complet après les 6 premiers âges représentés, et le taux instantané de mortalité naturelle est le même, 0.2, pour tous les âges et pendant toutes les années. (A) Taux de pêche constant de 0.2; (B) le taux de pêche est passé de 0.2 à 0.8 pendant les 6 années précédentes; (C) cinq ans après B, avec taux de pêche stabilisé à 0.8; (D) courbe d'équilibre pour taux de pêche de 0.8; (E) le taux de pêche a diminué, passant de 0.8 à 0.2 pendant les 6 années précédentes; (F) cinq ans après E, avec taux de pêche stabilisé à 0.2. Abscisse : âge; ordonnée : unités logarithmiques.

La courbe D représente la nouvelle population en équilibre, qui n'apparaît qu'après 18 ans du nouveau taux de mortalité de 0,632. Cette courbe est similaire à A, mais possède naturellement un membre droit à pente plus raide.

Les courbes E et F de la figure 2.7 représentent les types de courbes obtenus pendant une période de transition d'un taux de pêche plus grand à plus petit, période par conséquent où le taux de mortalité totale diminue. Le changement est quantitativement le même que représenté par B et C, mais à l'inverse. Partant de la situation d'équilibre de la courbe D, après 6 années de diminution progressive du taux de mortalité, on obtient la courbe E. Dans une recherche réelle, une telle courbe ne serait guère interprétée comme indiquant une diminution récente de mortalité puisque, jusqu'à l'âge 11, toute la zone pourrait bien se trouver dans le rayon de recrutement. Le taux de survie serait donc celui que donne la branche externe rectiligne et serait évidemment loin de la valeur courante, mais représentatif de l'ancienne valeur.

La courbe F, représentant les conditions qui règnent 11 ans après que le taux de mortalité ait commencé à diminuer et 5 ans après qu'il se soit stabilisé à 0,670, est une courbe convexe entièrement analogue à la courbe concave C. Elle possède la même région de courbure maximale entre les âges 11 et 15, avec portions assez plates de chaque côté. En pratique, l'extrémité externe d'une telle courbe pourrait s'interpréter comme représentant un état proche de l'équilibre, mais la région comprise entre les âges 7 et 11 présenterait à nouveau une difficulté, à cause de l'éventualité d'un recrutement incomplet. Même si cela était éliminé, il serait plus difficile d'estimer le taux de survie en cours sur cette courbe que sur la partie identique de la courbe C, car il n'y existe pas de point d'inflexion.

Donc, en général, des changements séculaires du taux de pêche donnent des courbes de capture dont les membres droits sont incurvés, concaves si la pêche a augmenté et convexes si elle a diminué. Ce dernier type sera généralement beaucoup plus difficile à interpréter en terme du taux de survie des années antérieures, pour deux raisons principales : (1) il y a danger de confusion avec le type de courbe convexe qui résulte d'un taux de mortalité naturelle augmentant avec l'âge, et (2) il est difficile ou impossible de délimiter la partie de la courbe affectée par un recrutement incomplet. D'autre part, le type concave de courbe ne se rencontre probablement pas, sauf s'il résulte d'un accroissement de la pêche, et le point de pente maximale sur le membre droit donnera toujours l'estimation la plus récente que l'on ait du taux de survie.

Il est difficile d'exprimer les relations décrites dans cette section en termes quantitatifs, mais pour ce qui est des exemples étudiés jusqu'à maintenant, les affirmations suivantes semblent fondées :

1° Si le point culminant du recrutement se produit à l'âge m , le taux de survie estimé à l'âge n sur la courbe de capture touche une période d'environ $n - m$ années précédant la date de l'échantillonnage, exception faite de ce qui est mentionné plus bas.

2° Quand le gros du recrutement occupe une période disons de $2x$ années (x années à compter du premier âge *important* jusqu'à l'âge modal dans la capture), le plus récent taux de survie représentatif que l'on puisse observer sur la courbe de capture se rapportera à une période de x années antérieures à la date de l'échantillonnage.

3° Si la mortalité se stabilise après une période de changement, il faudra, strictement parlant, $2x$ années avant que le nouveau taux de survie stable apparaisse dans la courbe de capture, bien qu'à toute fin pratique une période un peu plus courte suffise généralement.

Certes, dans l'interprétation d'une courbe de capture, il y aurait avantage à posséder le plus de données possibles sur l'effort de pêche d'années antérieures. Le simple fait d'une diminution ou d'un accroissement, ou du maintien à un niveau assez stable de l'effort de pêche sera de grande valeur. Si l'on dispose de bonnes estimations quantitatives, on peut être en mesure d'interpréter différents segments de la courbe en fonction des fluctuations du taux de pêche, ou peut-être même de calculer le taux réel de pêche et de mortalité naturelle d'après la méthode de Silliman (section 7.3).

2.6.3 ILLUSTRATION. On voit à la figure 2.6D un exemple de l'effet d'une augmentation du taux de pêche. Bien que cette courbe représente la distribution moyenne des âges pendant les 4 premières années de cette pêcherie de hareng, elle offre, immédiatement à la droite du dôme, une section concave distincte qui reflète le taux de mortalité beaucoup plus élevé qui régna une fois la pêcherie en marche. (Dans une courbe se rapportant uniquement à l'année 4, cette concavité serait beaucoup plus prononcée.) Par contraste, les courbes concernant le stock non pêché (fig. 2.6A et B) étaient doucement convexes.

EXEMPLE 2.5 SURVIE DU STOCK DE MORUES DES LOFOTEN : COURBES DE CAPTURE CONCAVES (d'après Ricker 1958a).

Rollefsen (1953) présenta des fréquences de longueur de morues (*Gadus morhua*) capturées par trois sortes d'engins dans la pêcherie des Lofoten en 1952 : sennes coulissantes, palangres et filets maillants. Il donna également la distribution des âges dans les trois sortes d'échantillons (fig. 2.3). Les trois engins diffèrent grandement quant à l'éventail de tailles qu'ils sélectionnent, et le stock lui-même est une sélection des poissons *matures* issus des grands bancs qui parcourent la mer de Barents. Les chances d'obtenir un taux de survie représentatif à partir de ces données semblent donc particulièrement minces.

Nous représentons à la figure 2.8 les tracés logarithmiques des trois fréquences relatives d'âge que présentent les trois types d'engins. Il y a variation modérée mais non excessive du recrutement d'une année à l'autre; la classe d'âge de 1937, d'âge 15 en 1952, était particulièrement abondante. Les membres droits des trois courbes de distribution des âges sont tous très concaves vers le haut. D'après les analyses des sections 2.5 et 2.6, cela pourrait provenir soit d'une diminution avec l'âge du taux de mortalité naturelle (*non* de mortalité due à la pêche), soit d'un accroissement récent du taux d'exploitation du stock dans son ensemble. La seconde explication est la plus plausible.

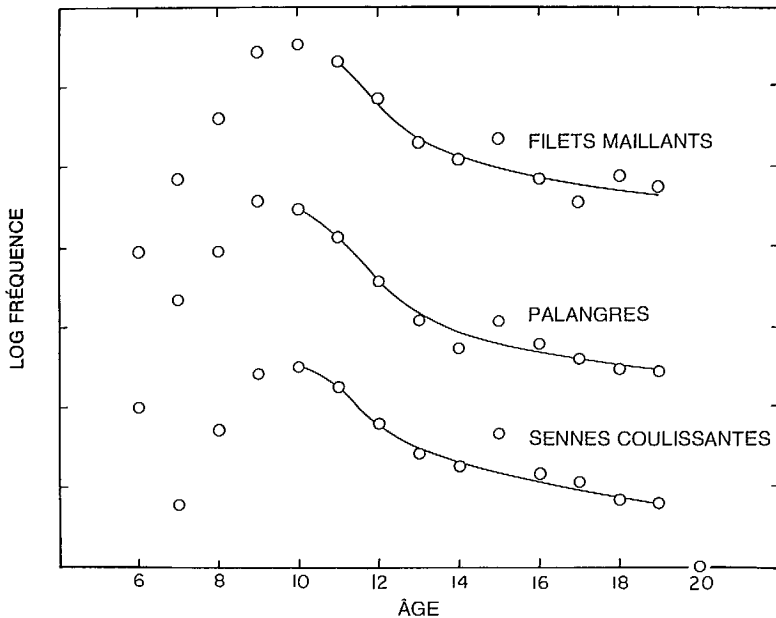


FIG. 2.8 Courbes de capture de morue des Lofoten par trois sortes d'engins. Les divisions en ordonnée correspondent à l'unité logarithmique (données extraites de Rollefson 1953).

Exemples de taux annuels de survie calculés d'après les pentes des courbes à main levée :

Intervalle d'âge	Sennes couissantes	Palangres	Filets maillants
11-12	$S = 0.33$	$S = 0.29$	$S = 0.30$
12-13	$S = 0.50$	$S = 0.40$	$S = 0.37$
13-14	$S = 0.63$	$S = 0.56$	$S = 0.60$
14-16 (moy.)	$S = 0.75$	$S = 0.76$	$S = 0.75$

Les sennes couissantes indiquent un taux de survie un peu supérieur à ceux donnés par les autres engins jusqu'à l'âge 14, mais les autres courbes seraient utiles dans une première approximation. À partir de l'âge 14, il y a peu de différence entre les trois courbes, bien que la courbe des sennes doive certes être la plus sûre parce que fondée sur un échantillon plus considérable de poissons âgés. Nous pouvons en conclure que même la reconnaissance de l'existence d'une forte sélectivité des filets ne doit pas dissuader de tenter d'obtenir quelque information sur le taux de survie d'après la distribution des âges.

Rollefsen remarque que la pêche à la senne coulissante n'a été introduite que récemment aux Lofoten, et que cet engin capture de plus grands poissons que les deux méthodes traditionnelles. Dans la mesure où la senne coulissante entraîne une

augmentation du taux global de pêche, elle contribuerait à rendre (temporairement) concaves les courbes de capture ; par contre, la vulnérabilité plus forte des *grands* poissons à ce type d'engin tendrait à produire l'effet opposé.

EXEMPLE 2.6 SURVIE DU GRAND CORÉGONE DU LAC WINNIPEGOSIS : UNE COURBE DE CAPTURE SINUEUSE (d'après Ricker 1948).

La figure 2.9 présente une intéressante courbe concernant le grand corégone (*Coregonus clupeaformis*) du lac Winnipegosis. Les données sont de Bajkov (1933, p. 311) qui s'en servit pour calculer la population de grands corégones dans ce lac d'après la méthode de Derzhavin (section 8.1); il considéra donc probablement ces données comme représentatives. Le segment droit présente deux portions à forte pente séparées par une période de 4 ans où la courbe est beaucoup plus plate. Plus d'un genre d'irrégularités pourraient engendrer une telle courbe. Si l'on songe à des variations possibles de la pêche, la partie concave de la courbe suggérerait une augmentation et la partie convexe, une diminu-

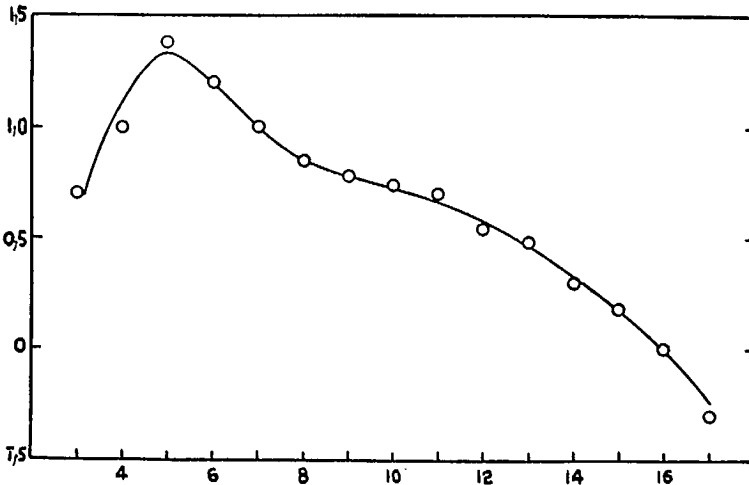


FIG. 2.9 Courbe de capture du grand corégone du lac Winnipegosis, 1928. Abscisse : âge ; ordonnée : logarithmes du pourcentage de la capture à chaque âge (d'après données de Bajkov 1933).

tion de l'effort de pêche pendant les périodes correspondantes des années antérieures. Une seconde éventualité est celle de l'existence possible d'une tendance cyclique marquée du recrutement : augmentation pendant plusieurs années suivie de 4 années de diminution, puis de 2 années ou plus d'augmentation. Finalement, les deux parties à pente plus raide de la courbe pourraient indiquer une gamme plus jeune et une plus âgée où la mortalité naturelle est relativement forte, séparées par une période de mortalité naturelle moins grande de l'âge 8 à 12.

TABLEAU 2.7 Nombre des filets maillants autorisés sur le lac Winnipegosis, au Manitoba, comparé avec le taux de survie et le taux instantané de mortalité du grand corégone, tels que déduits de la courbe de capture.

Année	Filets	S	Z	Année	Filets	S	Z
1915	<i>Nulle donnée</i>	0,55	0,60	1921	3 304	0,84	0,18
1916	2 745	0,63	0,46	1922	4 112	0,87	0,14
1917	9 535	0,68	0,39	1923	5 560	0,87	0,14
1918	8 580	0,72	0,33	1924	5 765	0,76	0,27
1919	<i>Nulle donnée</i>	0,75	0,29	1925	6 722	0,66	0,42
1920	7 730	0,80	0,22	1926	7 422	0,63-	0,45+

M. K. H. Doan a bien voulu compiler, quant au nombre de filets utilisés sur le lac Winnipegosis, les données inscrites au tableau 2.7, et il découvrit également que les échantillons de M. Bajkov avaient été prélevés pendant la saison de pêche d'hiver, au début de 1928. D'après la courbe de capture, il appert que le recrutement s'étale de l'âge 3 à 5 ou peut-être même 6; l'âge 4 sera pris comme mode. Il en résulte que la pente de la courbe à l'âge t reflète le taux de survie $t-4$ ans avant 1928. Prenant les tangentes sur la courbe à des âges successifs, on obtient la série des taux de survie (S) donnés au tableau 2.7, et après 1916, une relation inverse est évidente entre taux de survie et engin utilisé. La relation directe entre le nombre des filets utilisés et le taux instantané de mortalité totale (Z) est à peu près aussi probante; théoriquement, elle devrait être un peu plus probante. On pourrait « améliorer » la relation en traçant la courbe de capture en fonction des données sur les filets; dans la courbe telle que tracée, les changements brusques sont masqués par l'arrondissement de la courbe. Dans tout système, les points correspondant aux âges 16 et 17 (1915 et 1916) sont loin d'avoir la valeur anticipée, ce qui suppose une augmentation marquée du taux de mortalité naturelle chez les poissons les plus âgés, comme constaté ailleurs chez le grand corégone. À part l'effet que nous venons de mentionner, il semble que les fluctuations de l'effort de pêche *pourraient* à elles seules suffire à expliquer la forme sinueuse de la courbe de capture.

Ce serait pousser trop loin l'exploitation des données que de tenter une analyse plus minutieuse. Comme mesure de l'effort de pêche, le nombre des filets autorisés offre d'évidentes limitations. On devrait s'attendre par exemple que les filets aient été utilisés de façon plus efficace avec le temps puisque la flottille de pêche s'est motorisée pendant cette période et que d'autres perfectionnements dans l'efficacité de son utilisation sont sans doute apparus. On devrait s'attendre aussi à une utilisation plus intensive des filets quand les prix étaient favorables (1917-1920, 1925-1929) que quand les marchés étaient au ralenti. Il faut faire appel à certaines considérations de cette nature pour expliquer pourquoi le taux instantané de mortalité fit plus que doubler entre 1921-1923 et 1925-1926, alors que le nombre des filets avait à peine doublé. Compte tenu de l'existence d'une certaine mortalité naturelle, une augmentation de l'effort de pêche devrait être suivie d'une augmentation un peu *moins* que proportionnelle du taux instantané de mortalité. Un autre facteur dont il faut tenir compte est la possibilité d'une diminution de recrutement puisque plus tard le grand corégone disparut de ce lac en tant que poisson de commerce.

Remarquons que la courbe de la figure 2.9 est du type ne donnant pas le taux de survie courant (1928), vu que l'effort de pêche était en hausse jusqu'au temps où l'échantillon fut prélevé. La pente la plus raide de la courbe, correspondant à $S = 0,63$, représente le taux de survie qui prévalait environ 2 ans plus tôt.

TABLEAU 2.8 Effort de pêche (heures de pêche à la cuiller), capture et âge de la capture de touladi du lac Opeongo.

Année	Effort de pêche (heures)	Capture	Capture selon l'âge														
			3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1936	2 030	2 600	30	95	128	233	474	665	478	260	118	57	19	25	10	15	11
1937	2 240	2 700	0	4	34	198	650	1 025	555	176	38	4	8	8	0	0	0
1938	1 630	1 650	12	74	127	275	420	439	195	90	3	9	3	0	3	0	0
1939	1 380	1 550	39	36	116	221	321	393	223	90	47	24	13	15	4	4	4
1940	1 170	1 400	20	84	82	224	434	364	120	46	14	6	0	6	0	0	0
1941	1 130	1 100	8	79	144	275	235	200	104	22	11	11	11	0	0	0	0
1942	570	630	7	18	46	117	217	121	53	28	8	9	2	2	0	0	0
1943	710	900	6	42	42	121	272	211	133	42	0	24	6	0	0	0	0
1944	920	1 050	8	26	84	114	197	202	198	93	44	31	9	22	9	4	4
1945	1 400	1 420	0	11	32	69	170	352	373	159	84	37	21	43	16	37	16
1946	1 740	1 220	19	30	78	116	240	325	217	93	47	26	11	7	0	7	4
1947	1 230	885	3	30	55	85	217	221	153	76	18	12	3	0	6	3	3
Pourcentage moyen			0,8	3,0	5,8	12,5	23,2	26,6	16,1	6,3	2,2	1,3	0,6	0,7	0,3	0,4	0,2

EXEMPLE 2.7 UNE SÉRIE DE COURBES DE CAPTURE POUR LE TOULADI DU LAC OPEONGO (d'après Ricker 1958a).

Fry (1949) a dressé en tableau, par âge, la capture de touladi (*Salvelinus namaycush*) du lac Opeongo, d'après un recensement au panier presque complet et sur un échantillonnage d'écailles généralement égal à environ le tiers de la prise (tableau 2.8). Ces courbes de capture sont difficiles à interpréter, pour trois raisons : (1) le lac devint pour la première fois accessible aux automobilistes en 1935, de sorte que l'effort de pêche cette année-là augmenta de façon marquée par rapport au précédent niveau ; (2) la capture s'effectue presque entièrement à la cuiller, genre de pêche où peut se manifester, non seulement le lent recrutement vers la vulnérabilité maximale qu'indique le tableau, mais une diminution progressive subséquente de vulnérabilité — peut-être du fait que les grands poissons sont plus difficiles à manipuler et peu aisément mis en barque par les pêcheurs inexpérimentés (mais voir exemple 8.2) ; et (3) Fry (p. 31) note que le recensement des écailles fut en partie volontaire et donc non entièrement au hasard, par suite de la tendance des possesseurs de *gros* poissons à rapporter leur prise pour évaluation et approbation.

Le point 2 ci-dessus tendrait à surestimer le taux de mortalité chez les poissons plus âgés, alors que le point 3 le sous-estimerait. Suivant ce dernier point, les poissons de poids inférieur à 4 kg ne prendraient guère figure de trophées dans un lac où les sujets dépassant 5 kg sont assez communs et où les poissons d'âge 11 ou moins dépassent rarement 4 kg, de sorte qu'il faille demeurer un peu circonspect au sujet de l'échantillonnage sélectif jusqu'à l'âge 11.

Plusieurs courbes de capture du tableau 2.8 apparaissent figure 2.10. Toutes sont concaves, à pente diminuant aux environs de l'âge 12 ; cette diminution résulte sans doute surtout de la sélection des grands poissons dans l'échantillonnage des écailles, mais elle est plus accentuée pendant ou juste après des périodes d'accroissement de l'effort de pêche, comme attendu. Les pentes les plus utiles de ces graphes sont celles des âges 9 à 11 comme on le voit ci-dessous :

Période	Effort moyen <i>heures</i>	Taux de survie S	Taux instantané de mortalité Z
1936	2 030	0,50	0,70
1937-39	1 780	0,30	1,21
1940-42	960	0,35	1,06
1943-45	1 010	0,43	0,85
1946-47	1 480	0,42	0,87

Le taux de mortalité estimé de 1936, 0,70, reflète en partie la période d'avant 1935 où la pêche était moins active. L'augmentation à 1,21 en 1937-1939 résulte probablement d'une exploitation accrue, mais le plein effet de 2 000 heures d'effort par an n'a aucune chance de se manifester. Un effet résiduel des années 1936-1939 de pêche intensive persiste dans les échantillons de 1940-1942, et est représenté par un Z modérément grand, 1,06, bien que la pêche ait été en réalité moins forte pendant cette période. Considérant qu'un recrutement important

s'étale sur environ 5 ans, la seule période où le taux de survie entre les âges 9 et 11 fasse à peu près équilibre à l'effort de pêche constaté est la période 1943-1945. La valeur $Z = 0,85$, ou 43% de survie par an, doit être appropriée à un effort de pêche moyen d'environ 980 heures par an (moyenne entre 960 et 1 010). Les 2 années ultérieures de plus grand effort, 1946-1947, ne firent qu'élever légèrement ce taux.

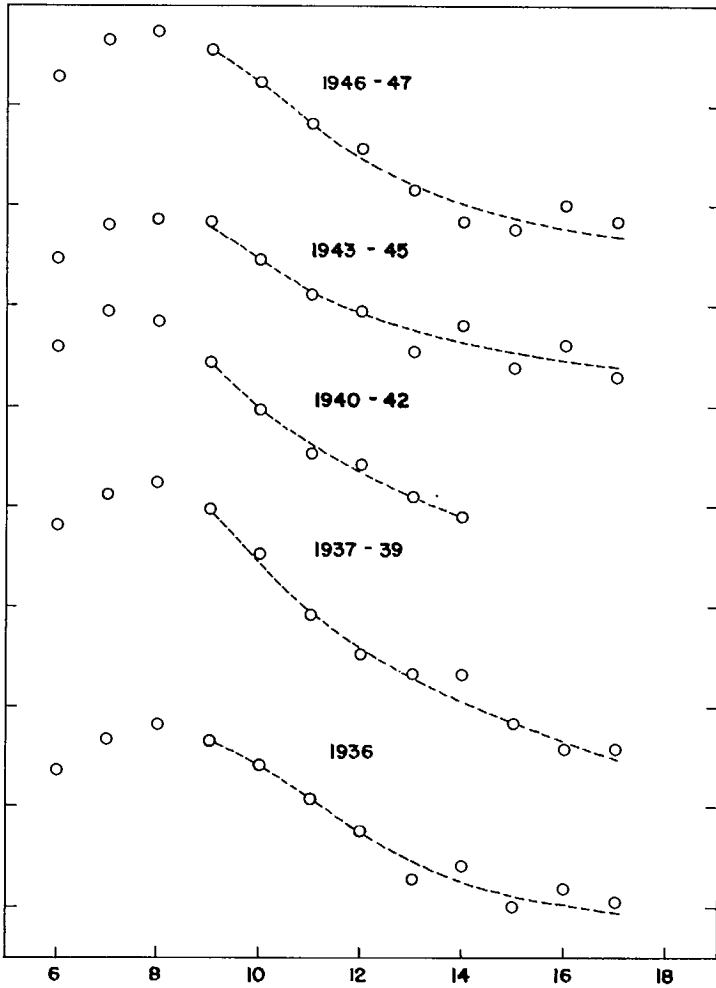


FIG. 2.10 Courbes de capture de touladi du lac Opeongo. Abscisse : âge; ordonnée : logarithme des fréquences (données extraites de Fry 1949).

2.7 COURBES DE CAPTURE FONDÉES SUR LES FRÉQUENCES DE LONGUEUR

Il fut mentionné précédemment que, dans les courbes de capture originales de Heincke et de Baranov, le logarithme de fréquence par intervalle d'unité de longueur était porté contre la longueur, et que la relation longueur-âge était estimée séparément. Dans certaines situations, cette méthode paraît très souhaitable.

Ainsi, en rassemblant un échantillon représentatif de la capture en provenance d'une pêcherie très dispersée, il peut être nécessaire d'échantillonner tellement de poissons que la détermination de l'âge de chacun en devienne très fastidieuse, ou que les écailles requises pour la détermination de l'âge ne soient pas toujours disponibles. Dans ce cas, on disposerait de deux courbes : (A) une courbe de la longueur moyenne par rapport à l'âge, fondée sur un volume relativement limité de données, et (B) une courbe représentant le logarithme de la fréquence ($\log N$) par rapport à la longueur, fondée sur tous les échantillons disponibles, convenablement pondérés. Les deux courbes peuvent être combinées en mesurant la pente sur chacune aux points correspondants, i.e. à un âge donné sur la courbe A et à la longueur moyenne correspondant à cet âge sur la courbe B. La première serait représentée par exemple par $d/l/dt = k$, et la seconde par $d(\log N)/dl = -Z'$, où l représente la longueur en centimètres et t l'âge. D'où $d(\log N)/dt = -Z'/k$, et $Z = 2,30Z'/k$, selon la méthode d'estimation de Baranov décrite section 2.2.

Malheureusement, cette méthode de calcul souffre d'une grave limitation : elle ne sert qu'avec les courbes, ou parties de courbes, où la croissance en longueur du poisson est d'un nombre constant de centimètres par an. Nous devons également cette information à Baranov (1918) qui, dans sa figure 12 reproduite ici comme figure 2.11, présente une courbe de capture artificielle (A_1B_1) fondée sur la longueur, courbe construite en ajoutant, à chaque intervalle de longueur, les apports d'une succession de classes d'âge chevauchant et dont le nombre décroît de 50% par an ($Z = 0,69$). On fait augmenter jusqu'à l'âge 7 la longueur moyenne des poissons à un rythme qui est le double de celui qui prévaut à partir de l'âge 7. Comme résultat, la première pente de la courbe de capture (Z'_1) obtenue à partir d'âges allant jusqu'à l'âge moyen 6 et multipliée par le premier taux de croissance (k_1) donnera le véritable taux instantané de mortalité, 0,69; et la pente plus raide (Z'_2) à partir de l'âge 9 en montant, multipliée par le taux de croissance plus lent (k_2) pour les poissons plus âgés, donne aussi la valeur de 0,69; il y a tout de même intervalle entre l'âge moyen $6\frac{1}{2}$ et l'âge moyen $8\frac{1}{2}$ environ, intervalle où la pente de la courbe de capture ne présente aucune relation simple avec le taux de survie.

J'ai construit un modèle de population semblable où le taux de croissance diminue de façon continue au lieu de changer de façon soudaine. Sans entrer dans les détails, le taux annuel de mortalité introduit dans le modèle était $A = 0,4$, alors que les taux « récupérés » à partir du modèle, à différents âges, par la méthode décrite au paragraphe précédent, étaient de 0,20 à 0,22. À vrai dire, quand le taux de mortalité est faible et assez régulier, et que le taux d'accroissement en longueur diminue à un rythme modéré, les poissons de certaines tailles intermédiaires dépassent en nombre les poissons plus petits avoisinants, comme le montre la courbe CD de la figure 2.11 et comme Hart (1932, fig. 4) l'a démontré pour une population réelle de poissons. Dans ce cas, $d(\log N)/dl$ devient un coefficient positif par endroits, et ne pourrait plus servir à estimer le taux de mortalité de la manière décrite ci-dessus.

L'estimation des taux de mortalité telle que décrite plus haut à partir du taux de croissance et des fréquences de longueur tend toujours à être trop faible, si le taux absolu de croissance en longueur diminue avec l'âge. Elster (1944,

p. 294) par exemple combine la distribution des fréquences de longueur et le taux de croissance pour en arriver à un taux de mortalité totale de 88% par an pour le blaufelchen (*Coregonus wartmanni*) de taille commerciale dans le Bodensee. Bien qu'il s'agisse d'un taux plutôt élevé, la méthode d'estimation a tendance à le rendre un peu trop faible plutôt que trop grand.

Pour l'heure, les courbes de capture fondées sur les fréquences de longueur sont donc beaucoup moins utiles que celles reposant sur l'âge, même quand les âges successifs chevauchent complètement et donnent une courbe lisse. On ne peut utiliser leur pente pour obtenir une estimation non biaisée du taux de survie que si l'accroissement absolu de la longueur moyenne des poissons entre des âges successifs est uniforme sur une gamme d'âges qui, exprimée en longueurs moyennes correspondantes, est un peu plus grande que la gamme de longueurs sur laquelle la pente de la courbe doit être mesurée.

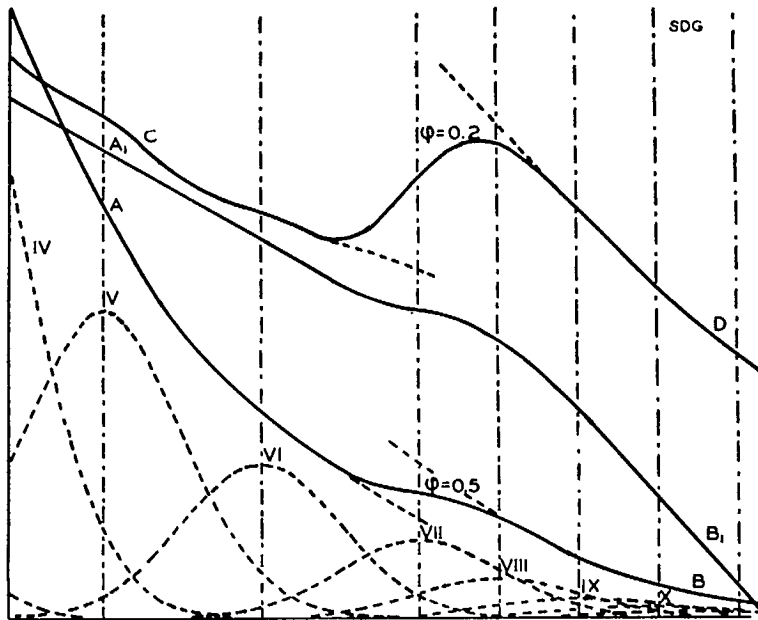


FIG. 2.11 Courbes de populations synthétiques obtenues en ajoutant aux classes successives de longueur les apports de plusieurs groupes d'âge chevauchant, chaque groupe ayant une distribution normale des longueurs. Les courbes à forme de cloche, en pointillé, représentent la fréquence relative des longueurs des groupes d'âge successifs, chacun étant moitié moins nombreux que le précédent ; le taux de croissance en longueur diminue entre l'âge 7 et 8 de la moitié de sa valeur antérieure. La courbe AB est la somme des courbes en pointillé et présente les fréquences de longueur de la population totale. La courbe A₁B₁ présente les logarithmes des fréquences de longueur des populations et équivaut à une courbe de capture. La courbe CD est une courbe synthétique similaire à AB et fondée sur des poissons à même taux de croissance, mais ne diminuant en nombre que de 20% par an. Abscisse : longueur ; ordonnée : fréquence (log de fréquence pour A₁B₁) (redessiné d'après Baranov 1918 par S.D. Gerking).

EXEMPLE 2.8 SURVIE DU FLÉTAN DU PACIFIQUE : UNE COURBE DE CAPTURE CONCAVE FONDÉE SUR LA DISTRIBUTION DES FRÉQUENCES DE LONGUEUR (d'après Ricker 1948, légèrement modifié).

Nous avons utilisé des captures de flétan du Pacifique (*Hippoglossus hippoglossus*) faites en vue d'étiquetage par Thompson et Herrington (1930) au sud du cap Spencer, pour construire une courbe de capture fondée sur les fréquences de longueur. Les captures de 1925 et 1926 sont combinées pour compenser quelques irrégularités dans le recrutement¹. La courbe de capture (fig. 2.12) est tracée en fréquence de longueur de 5 cm d'intervalle (vers l'extrémité de la courbe, ce fut en moyenne à 10 cm d'intervalle). Dunlop a démontré que la longueur moyenne du flétan de l'île Gouse commercialement capturé tendait à augmenter d'un peu moins de 5 cm pour chaque année d'accroissement d'âge, et ce, de l'âge 4 à l'âge 14; entre les âges 9 et 14, cette augmentation est exactement de 5 cm par an (Thompson et Bell 1934, p. 25). Ceci est indiqué à la figure 2.12 par des chiffres romains au-dessus de la longueur moyenne approximative de chaque groupe d'âge. Au-delà de l'âge 14, on possède peu d'information directe sur le taux de croissance; à en juger par ce

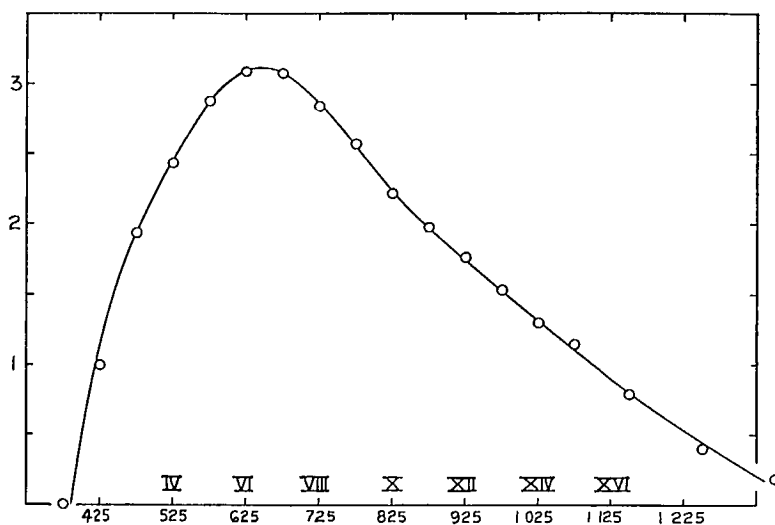


FIG. 2.12 Courbe de capture de la population de flétans du Pacifique (lieux de pêche méridionaux), d'après échantillons prélevés en vue d'étiquetage en 1925 et 1926. Abscisse : longueur moyenne (mm) de groupes de longueur successifs de 5 cm d'intervalle. (Les âges indiqués ne sont qu'approximatifs et, aux âges inférieurs à IX, ne sont typiques que de l'échantillon, non de la population.) Ordonnée : logarithme du nombre des poissons pris à chaque intervalle de longueur (d'après données de Thompson et Herrington 1930).

¹ Les deux années diffèrent également en ce qu'il y a relativement plus de petits poissons en 1926 et plus de grands en 1925. Cependant, entre les âges 9 et 13, les courbes ont à peu près la même pente. Comme beaucoup plus de poissons ont été manipulés en 1926, il aurait mieux valu donner un poids égal à chaque année, mais cela n'a pas été fait.

qui se passe chez les autres poissons, on peut prévoir une diminution du taux d'accroissement en longueur chez les sujets âgés. Dans l'estimation du taux de survie, la courbe de la figure 2. 12 ne sera utile qu'à partir de l'âge 9, probablement le premier âge complètement recruté, jusqu'à l'âge 14, où la croissance linéaire peut cesser. Entre ces limites, la courbe est nettement concave, ce qui suggère une diminution récente du taux de survie. Par conséquent, la pente de la partie la plus abrupte de la courbe, entre l'âge 9 et 10, se rapproche le plus d'une estimation de sa valeur courante.

Nous donnons ci-dessous les estimations révisées (Anon. 1962, tableau 7) de l'effort de pêche du flétan dans les eaux méridionales (zone 2), exprimées en milliers de jeux de lignes (« skates ») tendus :

Année	Effort	Année	Effort	Année	Effort
1911	237	1917	379	1923	494
1912	340	1918	302	1924	473
1913	432	1919	325	1925	441
1914	360	1920	387	1926	478
1915	375	1921	488	1927	469
1916	265	1922	488	1928	537

S'il y avait eu accroissement continu de l'effort de pêche et donc du taux de mortalité totale jusqu'en 1925–1926, la courbe de la figure 2. 12 ne serait nulle part assez abrupte pour représenter le taux de survie courant. Il y a eu toutefois deux périodes d'effort de pêche plus ou moins stable, dont la plus récente est 1921–1927, où l'effort s'établissait en moyenne à 476 000 jeux de lignes. Cette période dura 7 ans : une année ou deux de plus qu'il n'en fallut au flétan pour devenir complètement vulnérable à la pêche. Par conséquent, par analogie avec la courbe C de la figure 2.7, on peut s'attendre que la partie la plus abrupte de la courbe de capture représentera, en fait, le taux de survie qui régnait réellement au temps du prélèvement des échantillons. Cette pente la plus abrupte se situe entre les âges 9 et 10 et est de $-0,066$ unité logarithmique par centimètre, ce qui correspond à $-0,33$ unité log par an. D'où $Z = 2,303 \times 0,33 = 0,76$, $A = 0,53$ et $S = 0,47^5$.

On peut aussi estimer le taux de survie des poissons entièrement vulnérables en 1916–1920, quand l'effort de pêche était en moyenne de 332 000 jeux de lignes par an. On l'obtiendra par la pente du tracé de l'âge 10 à 14 inclusivement, et elle correspond à $S = 0,61$ et $Z = 0,49$. Certes, il y a ici contradiction. Les valeurs Z de 0,76 et de 0,49, moins la mortalité naturelle, devraient être proportionnelles à l'effort de pêche, alors qu'en fait, l'effort de pêche de 1921–1927 ne diffère pas tout

⁵ Il y a assez bon accord entre ce chiffre et le taux de survie de 0,416 estimé par Thompson et Herrington (1930, p. 70) à partir des recaptures, pendant 4 ans, de flétans étiquetés en 1925. Cette concordance, cependant, est partiellement accidentelle puisque des flétans étiquetés de toute taille entrèrent dans leur estimation, et ceux qui, pendant au moins un an après l'étiquetage, se trouvaient dans la gamme de tailles incomplètement vulnérables, furent recapturés relativement moins fréquemment l'année suivant l'étiquetage qu'au cours des années subséquentes. Comme la majorité des poissons utilisés étaient dans ce cas, cet effet est très important et rend leur estimation de taux de survie apparent trop élevée. Si l'on n'utilise que des poissons complètement vulnérables, les données de l'étiquetage offrent un taux de survie apparent de 0,33. Nous donnons ci-après à l'exemple 4.4, des explications plausibles de l'écart entre ce chiffre 0,33 et le 0,47 obtenu ici.

à fait assez de celui de 1919–1920 pour cela. Deux explications sont possibles : l'estimation de Z pour 1916–1920 peut être fautive parce qu'obtenue dans une région où les courbes de capture d'années différentes ne s'accordent pas très bien ; comme alternative, ou en plus, l'efficacité d'un jeu de ligne peut s'être améliorée avec le temps, à mesure que les pêcheurs se familiarisèrent avec les lieux de pêche.

2.8 COURBES DE CAPTURE DES POISSONS ANADROMES

On peut commodément diviser les poissons anadromes en trois catégories : (1) ceux qui ne se reproduisent qu'une fois, puis meurent ; (2) ceux qui peuvent se reproduire à chacune de 2 années consécutives ou plus ; (3) ceux qui peuvent se reproduire plus d'une fois, mais à des intervalles de plus d'un an. Ces trois types de poissons présentent ce caractère commun que la pêche tend à se concentrer sur les poissons migrateurs sur le point d'atteindre la maturité et la reproduction.

Les exemples les mieux connus du premier groupe se trouvent parmi les saumons du Pacifique (*Oncorhynchus* spp.). Une courbe de capture provenant d'un échantillon de la remontée migratrice de ces poissons n'est évidemment d'aucune valeur pour l'estimation du taux de mortalité, bien que l'information puisse être utilisée à l'occasion pour évaluer le taux de survie d'une autre façon (section 8.9).

Les poissons anadromes du deuxième groupe, dont le saumon atlantique (*Salmo salar*) et l'alose savoureuse (*Alosa sapidissima*) sont des exemples, présentent une situation quelque peu différente. Dans leur cas, les captures effectuées au moment de la remontée de fraie peuvent fournir des renseignements sur le taux de mortalité, à condition de pouvoir distinguer les poissons vierges de ceux ayant déjà frayé au moins une fois. À partir du premier⁶ groupe d'âge où ne se retrouve pratiquement aucun poisson vierge, l'abondance des âges successifs reflétera le taux de survie de la population d'un âge à l'autre, compte tenu des facteurs habituels concernant échantillonnage au hasard, uniformité du recrutement et ainsi de suite. Il arrive toutefois, et cela est même commun chez le saumon, que les récidivistes soient si rares qu'ils ne constituent qu'une faible partie de la prise totale, sans doute à cause d'une forte mortalité après la fraie ou en mer, mortalité qui n'est pas due à la pêche. D'autre part, les aloses semblent survivre en plus grand nombre et jusqu'à des âges plus avancés (Fredin 1948).

Enfin, le cas très intéressant où plus d'un an s'écoule entre les fraies comporte la plupart des caractéristiques de la situation précédente. Si les poissons sont capturés seulement pendant la migration de fraie, le taux de survie obtenu de la courbe de capture est le taux annuel moyen (moyenne géométrique) pour toutes les années comprises entre une migration de fraie et la suivante (non de la survie complète pour tout le temps écoulé entre deux migrations). Parmi

⁶ Si l'on peut déterminer l'âge et le nombre des fraies de chaque poisson, on peut établir de telles comparaisons pour tous les groupes d'âge.

les poissons anadromes, c'est chez l'esturgeon (*Acipenser*) que ce comportement est le mieux connu : des salmonoïdes non anadromes vivant dans certains lacs septentrionaux ne semblent frayer qu'à tous les deux ans.

EXEMPLE 2.9 COURBE DE CAPTURE DE L'ESTURGEON ÉTOILÉ DU FLEUVE KURA (d'après Ricker 1948).

L'étude exhaustive de Derzhavin sur le sevruga ou esturgeon étoilé (*Acipenser stellatus*) du fleuve Kura contient des renseignements sur une grande variété de sujets. Nous basant sur son tableau (p. 67) de la composition par âge et par sexe de cet esturgeon pris dans la mer Caspienne près de l'embouchure du fleuve, nous avons tracé les courbes de capture de la figure 2. 13. Si l'on sépare les sexes, on voit que les mâles apparaissant dans les captures sont d'un âge moyen beaucoup plus jeune que les femelles. Comme les poissons sont pris pendant leur remontée de fraie, cela indique qu'en moyenne les mâles atteignent la maturité plus tôt. Selon

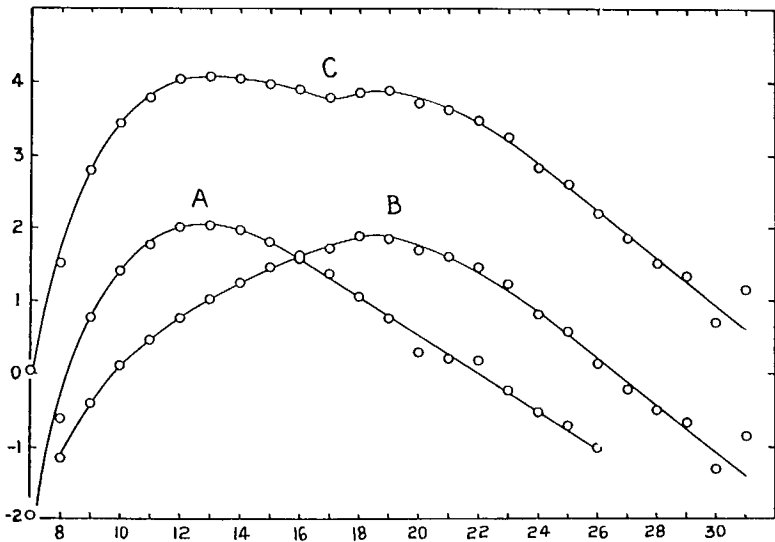


FIG. 2.13 Courbes de capture de l'esturgeon étoilé du fleuve Kura. (A) mâles, (B) femelles, (C) sexes combinés. Abscisse : âge; ordonnée : logarithme du nombre des poissons survenant à chaque âge, en millième de l'échantillon total, pour les courbes A et B; la courbe C est tracée deux unités plus haut (d'après données de Derzhavin 1922).

Derzhavin, l'âge de la première maturité est compris entre 12 et 15 ans pour les mâles et 14 et 18 ans pour les femelles, quoique des poissons de l'un ou l'autre sexe aient été capturés dès 8 ans. Les sevrugas des deux sexes fraient « à intervalles de plusieurs années, possiblement cinq », mais on ignore si l'intervalle moyen entre les fraies est le même pour les deux sexes. Si l'intervalle de temps était plus long pour les jeunes femelles, comme le suggère Roussow (1957) dans son étude sur *Acipenser fulvescens*, cela expliquerait le membre ascendant plus long de leur courbe de capture.

Un point d'intérêt général est que, lorsque la vulnérabilité à la pêche dépend de la maturité, les différences d'âge de maturité des deux sexes tendent à prolonger le membre gauche et à aplatir le dôme de la courbe de capture, si les sexes ne sont pas séparés. Dans les pêcheries ordinaires, une différence de taux de croissance des deux sexes produira un effet similaire. Il arrivera toutefois sans doute rarement que le dôme comporte effectivement un creux, comme dans le cas du sevruga du fleuve Kura.

2.9 ÉCHANTILLONNAGE STRATIFIÉ ET COMPOSITION PAR ÂGE

Quand un échantillon aléatoire complet est utilisé pour construire une courbe de capture et estimer le taux de survie chez un stock, il existe généralement une série d'âges avancés, qui ne sont représentés que par un petit nombre de sujets si l'échantillon est de taille normale, disons de 100 à 1 000 poissons. Il en est ordinairement ainsi pour l'un ou quelques-uns des jeunes âges, lesquels peuvent être d'intérêt pour l'étude de la sélectivité des filets, etc. Si l'on veut des données utiles sur ces âges limites, il faut y apporter un effort particulier.

1° Une manière très simple d'obtenir ces données consiste à prélever dans la prise un échantillon spécial, formé de poissons dépassant une certaine taille. Par exemple, 1/1 000 de la prise pourrait constituer l'échantillon général et 1/100 des grands poissons, constituer l'échantillon spécial. Les taux de croissance ou de survie calculés à partir de l'échantillon spécial servent pour les âges plus avancés (Ricker 1955a). Cependant, ce procédé n'est pas particulièrement efficace puisque certains des poissons dont les écailles ou les otolithes sont « lus » dans l'échantillon spécial doivent être rejetés parce qu'ils appartiennent à des âges incomplètement représentés dans la gamme de tailles de cet échantillon. C'est aussi pourquoi il ne serait sans doute pas avantageux d'utiliser plus de deux fractions différentes d'échantillonnage.

2° Ketchen (1950) propose un plan différent qui donne des résultats valables quand on peut obtenir, sur toute la prise, un échantillon représentatif de *longueur* vraiment étendu. Divisant les captures en groupes de longueur différant chacun d'un centimètre, on prélève, pour la détermination de l'âge, les otolithes des poissons du grand échantillon, jusqu'à un nombre fixe dans chaque groupe de longueur, ou (dans les groupes terminaux) jusqu'aux petits nombres dont on puisse disposer. À partir de la représentation en pourcentage de chaque âge dans son propre échantillon d'otolithes, on détermine une composition par âge pour chaque groupe de longueur de l'échantillon de longueur représentatif, et on fait ensuite la somme du tout par âge, pour en arriver à une estimation de la composition par âge de cet échantillon, donc de la prise⁷.

Certes, les méthodes 1° et 2° ci-dessus pourraient avantageusement être combinées quand on ne dispose pas de temps ou d'installations pour prélever un

⁷ À partir d'un grand échantillon de morues, Fridriksson (1934) préleva un sous-échantillon pour la détermination de l'âge et appliqua ce procédé de calcul, diminuant ainsi l'influence d'erreur d'échantillonnage et de toute erreur systématique possible dans le sous-échantillonnage. Cependant, cette façon de procéder ne présente qu'un faible avantage sur la méthode de Ketchen.

gros échantillon de longueur. En fait, en y greffant le procédé de Ketchen, la méthode utilisant différents rapports d'échantillonnage s'en trouve grandement améliorée : aucun poisson dont on a déterminé l'âge n'est à rejeter, on obtient une courbe de capture (calculée) complète, et quelquefois on peut utiliser avec profit plus de deux fractions différentes d'échantillonnage.

L'une et l'autre des méthodes mentionnées précédemment supposent souhaitable de disposer de données plus précises sur les âges peu représentés que ce que nous en donnera un seul échantillon de taille modérée; ceci n'est pas nécessairement vrai pour tous les cas, mais l'est généralement.

3° Quand les captures en provenance d'un stock sont débarquées par plusieurs bateaux, dans plusieurs ports et sur une longue période de temps, réunir une seule distribution représentative des longueurs ou des âges devient chose fort complexe, avec les nombreux échantillons individuels combinés à la fin en tableau représentatif à l'aide d'une série de facteurs pondérants. On trouve des publications sur les détails de situations particulières, mais aucune description générale ne pourrait être de quelque secours. Il peut être très utile de prélever des sous-échantillons de longueur pour la détermination de l'âge, mais l'âge pour une longueur donnée peut parfois varier considérablement d'une prise à l'autre. Le volume 140, partie I, des Rapports et Procès-verbaux du Conseil permanent international pour l'exploration de la mer contient plusieurs articles décrivant les problèmes et méthodes en usage en ce domaine; voir en particulier l'analyse de Pope (1956) sur l'échantillonnage stratifié.

EXEMPLE 2.10 COMPOSITION PAR ÂGE D'UNE PRISE DE LIMANDE SOLE PAR MÉTHODE DE SOUS-ÉCHANTILLONNAGE STRATIFIÉ DE KETCHEN (d'après Ricker 1958a).

Le tableau 2.9 fourni par M. K.S. Ketchen présente, dans un échantillon de prise (Y) de limande sole (*Parophrys vetulus*) prélevé au hasard, un calcul de composition par âge à l'aide d'un sous-échantillon (X) stratifié par longueur. Dans chaque sous-échantillon, jusqu'à 10 otolithes furent lus, les fréquences d'âge figurant sur la moitié gauche du tableau. Ces fréquences s'inscrivent *proportionnellement* aux nombres réels dans l'échantillon Y, sur le côté droit du tableau. Les totaux de ces colonnes représentent l'estimation de la composition par âge de la prise. On utilisera ces nombres pour estimer taux de survie, recrutement, etc., compte tenu des diverses conditions exposées plus tôt dans ce chapitre.

Le choix du meilleur nombre maximal de poissons à inclure dans chaque classe de longueur revêt quelque importance (cf. Gulland 1955a). Il dépend de l'étendue des classes de longueur utilisées et donc de la taille totale de l'échantillon dont on veut déterminer l'âge, du nombre d'échantillons disponibles en réalité ou en puissance pour représenter la pêcherie en question, du degré de différence entre la variabilité au sein d'un échantillon ou entre plusieurs échantillons et enfin de l'effort que comporte le prélèvement d'échantillons supplémentaires.

TABLEAU 2.9 Distribution des âges dans un échantillon de limandes soles mâles du détroit de Géorgie déterminée à partir d'un sous-échantillon stratifié.

Groupe de longueur (cm)	Sous-échantillon (X)	Groupes d'âge dans X						Échantillon (Y)	Représentation des âges calculée dans Y						
		4	5	6	7	8	9		4	5	6	7	8	9	
27	6	5	1	6	5,0	1,0					
28	9	3	4	2	9	3,0	4,0	2,0				
29	10	4	4	1	1	30	12,0	12,0	3,0	3,0			
30	10	1	5	4	51	5,1	25,5	20,4				
31	10	...	8	2	54	...	43,2	10,8				
32	10	1	7	1	1	48	4,8	33,6	4,8	4,8			
33	10	1	3	3	2	1	...	41	4,1	12,3	12,3	8,2	4,1		
34	10	...	2	6	1	1	...	27	...	5,4	16,2	2,7	2,7		
35	10	...	1	4	3	...	2	13	...	1,3	5,2	3,9	...	2,6	
36	6	1	3	2	...	6	1,0	3,0	2,0	...	
37	3	1	1	1	...	3	1,0	1,0	1,0	...	
38	1	1	...	1	1,0	...	
Totaux	95							289	34,0	138,3	76,7	26,6	10,8	2,6	
Pourcentage									11,8	47,9	26,5	9,2	3,7	0,9	

2.10 EFFETS DES DÉTERMINATIONS D'ÂGE INEXACTES SUR LES ESTIMATIONS DU TAUX DE SURVIE

Le chapitre 9 fait état des méthodes et de quelques problèmes de détermination de l'âge chez les poissons. La méthode la plus efficace peut différer selon les espèces ou les stocks, mais toutes sont plus ou moins sujettes à erreur. Si l'on s'arrête aux comparaisons, on constate généralement que différentes personnes en arrivent à différentes conclusions à partir de certaines écailles, otolithes, etc. Généralement, un accord à 80 ou 90% entre deux chercheurs est considéré satisfaisant et, pour les âges avancés des poissons à longue vie, l'accord pourra se limiter à 50% ou moins. Comment cette marge d'erreur affecte-t-elle les estimations de survie? Des modèles numériques simples révèlent qu'un taux réel de survie constant entre les âges ne souffre d'aucun biais notable (1) quand le pourcentage d'erreur positive ou négative d'une détermination d'âge demeure le même à tous les âges, et (2) quand les erreurs positives sont égales aux négatives à chaque âge, pouvant toutefois augmenter ou diminuer avec l'âge.

Quand l'erreur négative excède la positive, et que cet écart augmente avec l'âge, les taux de survie estimés tendront en général à différer des taux réels. Le tableau 2.10 et d'autres modèles démontrent que l'ampleur de cet écart peut varier d'une faible surestimation à une forte sous-estimation, selon l'importance des erreurs et le taux réel de survie. Pour le modèle A, l'erreur dans le taux de survie estimé est presque entièrement négative mais pas très grande en dépit de ce qui pourrait sembler plutôt de graves erreurs dans la détermination de l'âge des poissons. En outre, pour les âges plus jeunes, l'erreur est de zéro, ou positive dans un cas, de sorte qu'une estimation pondérée totale de S différerait peu de la valeur véritable 0,5. La raison en est qu'il y a à tout âge quelque erreur positive aussi bien que négative, et que les poissons plus abondants d'âge plus jeune chez toute paire d'âges contigus ajoutent beaucoup au nombre apparent chez les âges plus vieux. Dans le modèle B, toutes les erreurs sont négatives (âge interprété trop bas), et l'erreur est sérieuse pour les âges avancés. La première estimation de survie touchée (âges 5 à 6) est surestimée, la deuxième est presque juste, et celles pour âges avancés deviennent rapidement trop faibles. Là encore, une estimation pondérée de S pour tous les âges ne serait pas trop erronée; mais si le chercheur ne soupçonnait pas l'existence d'un biais dans la détermination de l'âge, il conclurait que le taux de mortalité augmente rapidement avec l'âge.

La méthode la plus efficace de vérification des déterminations d'âge, lorsque applicable, est sans doute l'observation de l'évolution d'une classe d'âge nettement prédominante dans les échantillons d'écailles, sur une période d'années. Une autre méthode consiste à libérer des poissons marqués ou étiquetés, de les recapturer après une année ou plus, et de vérifier leur croissance par rapport à la configuration de l'écaille et au taux de croissance moyen de la population; le processus de capture, ainsi que les marques ou les étiquettes peuvent toutefois affecter et la structure des écailles et le taux de croissance. Quoiqu'il en soit, il faut bien s'assurer d'éviter toute forte erreur systématique dans la détermination de l'âge.

TABLEAU 2.10 Deux modèles des effets, sur les estimations du taux de survie (S), d'une erreur de lecture des écailles, pour une population chez laquelle le S réel = 0,5 à tous les âges. La colonne 2 présente la structure réelle par âge des deux modèles. *Modèle A* : à tous les âges, 10% des écailles sont lues avec une année en trop; des âges 3 à 6 inclusivement, 10% sont lues avec une année en moins; à l'âge 7, 20%; à l'âge 8, 30%; et ainsi de suite. N' représente le nombre d'interprétations obtenues et S' le taux apparent de survie calculé d'après ces interprétations. *Modèle B* : le nombre d'écailles indiqué colonne 8 donne des interprétations trop basses, le nombre moyen trop bas d'années augmentant avec l'âge; les contributions des âges successivement plus avancés à un âge donné sont présentées aux colonnes 9-12. (Ainsi, sur les 50 écailles mal interprétées de l'âge 11, 5 sont censées être d'âge 10, 20 d'âge 9, 15 d'âge 8 et 10 d'âge 7.) N' et S' sont comme dans le modèle A.

Âge	Modèle A						Modèle B						
	N	-	+	+	N'	S'	-	+	+	+	+	N'	S'
3	12 800												
4	6 400	1 280	1 280	320	6 720		0	0	0	0	0	6 400	
5	3 200	640	640	160	3 360	0,500	0	0	0	0	0	3 200	0,500
6	1 600	320	320	160	1 760	0,521	0	80	40	20	10	1 750	0,547
7	800	240	160	120	880	0,500	80	80	40	20	10	870	0,497
8	400	160	80	80	400	0,455	120	60	30	15	8	393	0,452
9	200	100	40	50	190	0,475	120	40	20	10	5	155	0,395
10	100	60	20	30	90	0,473	100	5	8	6	3	22	0,142
11	50	35	10	18	43	0,478	50	0	1	3	2	6	0,273
12	25	20	5	10	20	0,465	25	0	0	1	0	1	0,167
13	12	11	2	5	8	0,400	12	0	0	0	0		0,000
14	6	6	1	3	4	0,500	6	0	0	0	0		
15	3	3	1				3						

EXEMPLE 2.11 EFFET D'UNE INTERPRÉTATION D'ÂGE INEXACTE SUR LES ESTIMATIONS DE SURVIE DES CISCOS (d'après Aass 1972).

La méthode habituelle de détermination de l'âge des ciscos (*Coregonus albula* et espèces apparentées) a été à partir des écailles, procédé en général assez sûr. Néanmoins, Aass (1972) décida de vérifier les âges des ciscos du lac Mjösa en Norvège à l'aide des otolithes et obtint un aperçu très différent (fig. 2.14). Non seulement l'âge moyen était-il beaucoup plus élevé, mais il y avait aussi une périodicité marquée de 3 ans dans l'apparition de classes d'âge abondantes. Tout ceci fut confirmé par les résultats de l'étiquetage et en particulier par la progression régulière de générations dominantes.

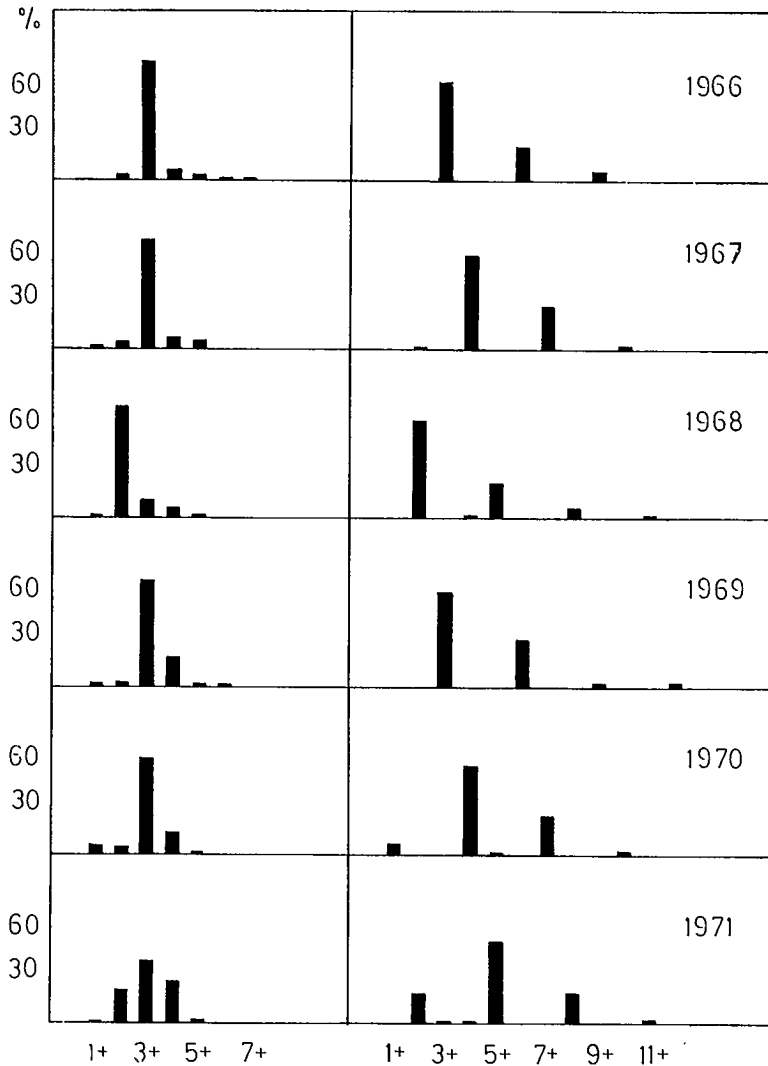


FIG. 2.14 Histogrammes des fréquences d'âge des cisos du lac Mjösa tel que déterminé par écailles (à gauche) et otolithes (à droite) (d'après Aass 1972, fig. 3).

Par les fréquences d'âge moyen obtenues à partir des écailles, on estime à 0,17 le taux de survie entre les âges 4 et 5; le rapport entre l'âge 4 et l'âge 3 est moindre (0,24), mais il n'est pas sûr que l'âge 3 soit complètement recruté. Les âges déterminés par otolithes produisent évidemment une courbe de capture beaucoup plus douce : sa pente devient graduellement plus forte de l'âge 3 à l'âge 12. D'après une courbe lissée à main levée, le taux de survie estimé passe de 0,69 pour l'âge 5-6 à 0,38 pour l'âge 9-10. Comme les échantillons étaient prélevés à l'aide de sennes retenant le poisson jusqu'à taille d'âge 2, il est probable que les âges 5 et plus étaient échantillonnés de façon représentative.

2.11 SÉLECTIVITÉ DES ENGINS DE PÊCHE

Presque tout genre d'engin de pêche capture mieux certaines tailles de poissons que certaines autres, et ce sujet a été étudié en détail pour certains engins.

2.11.1 FILETS MAILLANTS. Les études théoriques et d'observation sur la sélectivité des filets maillants sont assez nombreuses. Le hareng (*Clupea harengus*) a été l'objet commun d'études en eau salée, d'abord par Baranov (1914) et ensuite dans les travaux de Hodgson (1933), Olsen (1959), Ishida (1962, 1964) et Holt (1963). En eau douce, le grand corégone (*Coregonus clupeaformis*) a été une espèce favorite (McCombie et Fry 1960; Berst 1961; Cucin et Regier 1966; Regier et Robson 1966; et Hamley 1972). D'autres contributions sont celles de Baranov (1948), Andreev (1955), Gulland et Harding (1961), Hamley et Regier (1973) et Peterson (1954).

La plupart des auteurs n'ont calculé que la vulnérabilité *relative* de chaque taille de poisson, pour une dimension donnée de maille de filet, à l'aide d'une courbe de sélection unimodale de forme approximativement ou exactement normale. Si deux grandeurs de maille ou plus se trouvaient combinées sur une courbe de sélectivité commune, on supposait que toutes les mailles retenaient la même fraction des poissons présents à leurs longueurs modales respectives de vulnérabilité maximale. Des expériences de pêche aux filets maillants couvrant plusieurs années ont toutefois démontré que les très petites mailles prenaient nettement moins de poissons que les mailles un peu plus grandes, bien que les poissons des tailles le mieux capturées par les petites mailles aient dû normalement être plus abondants que les poissons plus grands. Ricker (1949a) et Hamley (1972) démontrent quantitativement cet effet pour le grand corégone, utilisant la méthode de DeLury d'estimation du potentiel de capture (section 6.3).

La meilleure étude dans ce domaine est celle de Hamley et Regier (1973), qui recoururent aux recaptures de poissons marqués pour estimer la vulnérabilité aux filets maillants du doré jaune (*Stizostedion vitreum*) du lac Dexter. Les recaptures augmentèrent en pourcentage avec la grandeur de maille, elles augmentèrent aussi avec la taille des poissons, si l'on considère le groupe de filets comme un tout. Ils découvrirent également que les courbes de sélection du doré jaune, pour chaque grandeur de maille, étaient bimodales, ce qui correspond à deux méthodes selon lesquelles ces poissons étaient capturés : « coïncage » et « emmêlage ». On a observé des effets semblables chez d'autres poissons à fortes dents, en particulier chez diverses espèces de truites; ainsi Ricker (1942c) obtint des courbes trimodales pour la truite fardée (*Salmo clarki*) et la Dolly Varden (*Salvelinus malma*) du lac Cultus.

2.11.2 FILETS-TRAPPES. Latta (1959) fit une étude exhaustive de la sélectivité d'assez grands filets-trappes dans trois lacs du Michigan. Dix espèces de poissons furent marquées par ablation d'une nageoire, et on calcula le pourcentage de recaptures de chaque classe de taille. D'après la représentation graphique des données, le pourcentage de recaptures tendait à augmenter sur toute la gamme de longueurs du crapet de roche (*Ambloplites rupestris*), de la barbotte jaune

(*Ictalurus natalis*), du meunier noir (*Catostomus commersoni*) et, dans deux des trois lacs, du crapet arlequin (*Lepomis macrochirus*). Dans le troisième lac, les recaptures de crapets étaient presque indépendantes de la taille et il en était de même de l'achigan à grande bouche (*Micropterus salmoides*) dans un lac (si l'on fait la moyenne des résultats de deux ans). Il y avait indication assez nette, chez l'achigan à grande bouche d'un autre lac, d'un pic de vulnérabilité à une taille intermédiaire, et ce fut également le cas dans une expérience unique sur la barbotte brune (*Ictalurus nebulosus*). Chez toutes les espèces, la taille moyenne des recaptures était plus grande que celle des poissons à l'étiquetage, bien qu'il n'y ait eu aucune croissance entre-temps. Utilisant un procédé semblable, Hamley et Regier (1973, fig. 1) découvrirent que la vulnérabilité des dorés jaunes (*Stizostedion vitreum*) aux filets-trappes augmentait rapidement dans leur gamme entière de tailles.

Il est surprenant que les filets-trappes exercent autant de sélectivité, et surtout que la vulnérabilité d'une espèce augmente parfois avec la taille jusqu'aux plus grands sujets présents. On a supposé que ce phénomène pouvait refléter une plus grande activité de la part des grands poissons, mais le comportement observé des grands poissons en captivité ne corrobore pas cette hypothèse. Peut-être ne sont-ils qu'enclins à la recherche de coins retirés, et l'entrée de la trappe en serait un.

2.11.3 CHALUTS ET CORDES. Un taux de pêche indépendant de l'âge, au-dessus d'un certain minimum serait assez probable dans les pêcheries au chalut, et Hickling (1938) constata en fait que le taux de retour d'étiquettes de plies de la mer du Nord (*Pleuronectes platessa*) tendait à se stabiliser au-dessus d'une longueur d'environ 25 cm du poisson étiqueté.

Dans une pêcherie aux cordes de langue (*Ophiodon elongatus*) dont la capture débute à 40 cm de long de ce poisson, il n'y eut pas grand changement du taux de recapture des poissons étiquetés se rangeant dans la principale catégorie de longueur, 66 à 90 cm; mais chez les quelques captures de poissons mesurant entre 90 et 120 cm, il y eut une certaine diminution du taux de recapture, résultant peut-être d'une augmentation de mortalité naturelle aux âges très avancés (Chatwin 1958).

Se servant de la méthode du stock utilisé, Fry (1949) et Fraser (1955) trouvèrent que la vulnérabilité allait en augmentant sur une gamme étendue d'âges dans des pêcheries sportives de touladi (*Salvelinus namaycush*) et d'achigan à petite bouche (*Micropterus dolomieu*). On suggéra qu'il se produisait chez le touladi une baisse ultérieure de vulnérabilité chez les vieux poissons, ceux d'âges 10 à 13 (cf. exemple 8.2).

2.11.4 ESTIMATION DU TAUX DE SURVIE. Certes, si les grands poissons sont de plus en plus vulnérables à un engin donné, les poissons âgés tendront de façon croissante à être surreprésentés, ce qui entraînera dans toute estimation du taux de survie d'après la composition par âge une tendance à être trop forte. Le degré d'erreur diminue toutefois rapidement avec l'âge car les accroissements annuels de longueur sont petits chez les poissons âgés, et il existe une vaste gamme de tailles

à chaque âge. Ainsi, Ricker (1949a) trouva qu'il n'y avait pas de changement important du taux de prélèvement du grand corégone d'un petit lac par un jeu de filets maillants sur la gamme de longueurs à la fourche de 33 à 51 cm, ce qui englobait les âges 11 à 26 ; les estimations de survie furent donc considérées sûres pour cette gamme.

Latta (1959, tableau 5) cite quatre exemples où une simple courbe de capture surestimait le taux de survie dans une mesure de 28 à 61%. Cependant, dans le seul cas où l'on donne les détails, le taux de survie non corrigé aurait dû être considéré de toute façon inutilisable en raison de différences d'abondance des classes d'âge et (vraisemblablement) d'accroissement du taux de mortalité avec l'âge, le rapport entre l'âge 6 et l'âge 5 est nettement plus faible que celui entre l'âge 5 et l'âge 4, et l'âge 7 manque complètement, bien qu'on ait trouvé un poisson d'âge 8. On ne doit pas pour autant discréditer la méthode de Latta d'estimation d'un taux de survie moyen pondéré, méthode qui dépend des retours d'étiquettes (chapitre 4). En général, les biais qui se glissent dans les estimations de survie de la courbe de capture, établie d'après la vulnérabilité particulière à la taille, ne semblent pas devoir se faire importants parmi les poissons âgés d'un échantillon, ce qui ne devrait cependant pas faire négliger les efforts en vue d'évaluer ces biais, ni empêcher le recours si possible à d'autres méthodes d'estimation plus fiables. Nous examinons section 3.7 les effets généraux d'une vulnérabilité changeante.

CHAPITRE 3 — STATISTIQUES BIOLOGIQUES D'APRÈS MARQUAGE : EXPÉRIENCES D'UNE SEULE SAISON

3.1 PRINCIPES GÉNÉRAUX D'ÉVALUATION DE POPULATION PAR MÉTHODES DE MARQUAGE

La pose d'étiquettes au poisson ou son marquage par mutilation d'une partie du corps fut d'abord pratiquée pour suivre ses déplacements et migrations. Vers la fin du siècle dernier, C. G. J. Petersen (1896, etc.) commença à se servir de poissons marqués pour calculer d'abord le taux d'exploitation et, en second lieu, la population totale de poissons vivant dans une masse d'eau délimitée. Ces procédés ont été largement adoptés. On les appelle généralement « recensement par échantillons », « estimation par sujets marqués », « méthode par marquage et recapture » « méthode de Petersen » et « indice de Lincoln ».

Le principe de cette méthode fut découvert par John Graunt et utilisé dans ses « *Observations on the London Bills of mortality* » publiées d'abord en 1662 — ouvrage marquant le point de départ des statistiques démographiques (communication personnelle de E. S. Pearson). Les enfants nés une certaine année étaient des sujets « marqués » et le rapport entre naissances et population était calculé d'après un échantillon. Environ dix ans après le premier ouvrage de Petersen, Knut Dahl utilisa le même procédé pour estimer les populations de truites dans de petits lacs de montagne norvégiens. L'application de cette méthode aux poissons de mer débuta vers la fin de la première décennie du siècle. Le recensement par échantillons d'oiseaux et de mammifères sauvages commença relativement tard avec l'évaluation de Lincoln (1930) de l'abondance du canard d'après retours d'anneaux, tandis que Jackson (1933) introduisait cette méthode en entomologie.

Les principaux genres d'estimations à obtenir d'études par marquage sont les suivants :

- 1° taux d'exploitation de la population
- 2° importance de la population
- 3° taux de survie de la population d'un intervalle de temps au suivant;
les meilleurs résultats étant obtenus avec intervalles d'un an
- 4° taux de recrutement de la population

Certes, ce ne sont pas toutes les opérations de marquage et recapture qui fournissent cet ensemble d'information; souvent, l'importance de la population est seule en cause. Depuis environ 1950, on s'est beaucoup employé à mettre au point une variété de techniques de marquage et de recapture et, pour toute méthode, il peut y avoir diverses estimations statistiques adaptées aux différentes conditions présentes. Parmi les études les plus complètes en la matière, il y a celles de DeLury (1951), de Chapman (1952, 1954) et de Cormack (1969).

Les types généraux de procédés en cause sont les suivants :

1° *Recensement unique* (type de Petersen). Les poissons ne sont marqués qu'une fois; par la suite, on prélève un seul échantillon et l'examine en vue d'y découvrir les poissons marqués. Alors que le *marquage* doit, en principe,

se dérouler dans un court laps de temps, l'échantillon qui suit peut s'étaler sur une assez longue période.

2° *Recensement multiple* (type de Schnabel). On marque les poissons et les réinsère dans la population, double opération qui se déroule sur une très longue période, durant laquelle (ou du moins durant une partie de laquelle) on prélève des échantillons et les examine en vue de trouver des poissons marqués. Dans cette méthode, il faut remplacer les échantillons prélevés, sans quoi la population décroît et son estimation ne peut pointer à aucune période de temps précise — à moins, évidemment, que les échantillons en cause ne représentent qu'une fraction négligeable de la population totale. Il y a certain avantage, pour les calculs, à marquer *tous* les poissons dans les échantillons prélevés, mais cela n'est pas essentiel.

3° *Recensements répétés*. Des méthodes d'estimation du taux de survie d'après deux recensements successifs de Petersen ou Schnabel furent mises au point par Ricker (1942b, 1945a, b).

4° *Recensements « ponctuels »*. Les échantillons pour marquage et pour l'obtention de recaptures sont prélevés à trois périodes ou « points » ou plus¹, périodes de préférence courtes comparées aux intervalles qui les séparent. Le premier échantillon ne sert qu'au marquage, le dernier qu'aux recaptures. L'échantillon ou les échantillons intermédiaires servent au marquage *et* à la recapture de marques. Une marque différente est utilisée chaque fois, et l'échantillonnage subséquent tient compte de l'origine de chaque marque récupérée. Ce genre de recensement convient bien à l'estimation du taux de survie et de recrutement.

Dans les expériences avec étiquettes, chaque poisson peut être identifié chaque fois qu'il est recapturé. Dans certaines expériences de marquage d'insectes, on a donné au sujet une marque additionnelle chaque fois qu'il était recapturé, ce qui permettait d'identifier ses recaptures antérieures. Des méthodes d'estimation de population, taux de survie et recrutement d'après ces données ont été élaborées par Jackson (1936, etc.), Dowdeswell *et al.* (1940), Fisher et Ford (1947), Cox (1949), Leslie et Chitty (1951), Bailey (1951), Chapman (1951, 1952), Leslie (1952) et d'autres. Ces méthodes varient selon le genre de groupage des recaptures et le modèle mathématique utilisé ; elles exigent souvent des tabulations laborieuses et la résolution d'équations complexes.

Pour chacune des quatre méthodes, on peut recourir à deux ou trois façons possibles de prélever le second échantillon ou échantillon de recensement.

a. *Recensement direct*. Dans le recensement direct, genre le plus courant, la taille de l'échantillon ou des échantillons à prélever est fixée à l'avance, ou déterminée par le succès de pêche, etc.

b. *Recensement inverse*. Dans le recensement inverse, le nombre des *recaptures* à obtenir est fixé à l'avance et l'expérience interrompue dès que ce nombre est atteint (Bailey 1951). Cette méthode mène à des estimations statistiques un peu plus simples que le recensement direct. Considération plus importante peut-être : comme dans toute estimation, la fourchette d'erreur relative de l'échantillonnage dépend surtout du nombre absolu des recaptures

¹ Si l'on n'utilise que deux points ou périodes, cette méthode n'est pas différente du type de Petersen.

effectuées, cette fixation du nombre des recaptures cerne en des limites assez étroites la précision du résultat. Le recensement inverse s'avérera sans doute le plus utile s'il s'agit de recensements uniques, mais il peut également convenir au recensement multiple (Chapman 1952).

Dans la pratique, l'échantillonnage peut être, et est sans doute la plupart du temps, d'un modèle quelque peu intermédiaire entre recensement direct et recensement inverse. Un expérimentateur par exemple peut avoir le temps de consacrer jusqu'à deux semaines à un échantillonnage de recensement, mais ne serait pas fâché de conclure plus tôt, si un nombre raisonnable de recaptures était atteint. Toutefois, s'il décidait de clore à la fin d'une journée en particulier, plutôt qu'au moment précis de la n° recapture, la méthode se rapproche davantage du recensement direct.

c. *Échantillonnage inverse modifié.* Cette méthode décrite par Chapman (1952) vise à un nombre prédéterminé de poissons *non marqués* dans l'échantillon. Le seul avantage à retirer ici semble être de nature statistique.

d. *Recensements séquentiels.* S'il s'agit de trouver si une population est plus abondante ou moins abondante qu'un certain nombre fixé, l'échantillonnage peut se faire par étapes et se terminer au moment où ce point est atteint, à tout degré souhaité de confiance. Des formules appropriées sont fournies à ce sujet par Chapman (1952).

Seulement les mieux connues, les plus faciles ou les plus pratiques des méthodes mentionnées au début du présent chapitre seront présentées ici plus en détail. Nous décrivons d'abord la situation simple de Petersen, suivie d'une analyse des erreurs systématiques possibles, puis d'une description des autres méthodes.

3.2 MÉTHODE DE PETERSEN (RECENSEMENT UNIQUE)

3.2.1 ESTIMATIONS DE PETERSEN SIMPLES. Un certain nombre de poissons sont étiquetés ou marqués dans une nappe d'eau. On note ensuite le nombre total des poissons capturés dans cette nappe durant une année ou autre période de temps, ainsi que le nombre des poissons marqués parmi ces captures. Nous avons :

- M nombre des poissons marqués
- C capture ou échantillon prélevé pour recensement
- R nombre des marques recapturées dans l'échantillon

Nous désirons savoir :

- u taux d'exploitation de la population
- N importance de la population au temps du marquage

Une estimation du taux d'exploitation de la population est donnée par la formule :

$$u = \frac{R}{M} \quad (3.1)$$

Leslie (1952) démontre qu'il s'agit là d'une estimation non faussée de probabilité maximale. En supposant un mélange fortuit de poissons marqués et non marqués, sa variance ressortira de la distribution binomiale comme suit :

$$\frac{C}{MN} \left(1 - \frac{M}{N} \right)$$

Avec des nombres importants de recaptures, R/C pourra servir d'approximation pour M/N inconnu, ce qui donne :

$$V(u) = \frac{R(C - R)}{M^2 C} \quad (3.2)$$

De même, une estimation non biaisée de la réciproque de l'abondance de population apparaîtra, par proportion directe, comme suit :

$$\frac{1}{N} = \frac{u}{C} = \frac{R}{MC} \quad (3.3)$$

La variance d'échantillonnage du grand échantillon de (3.3) sera :

$$V(1/\hat{N}) = \frac{R(C - R)}{M^2 C^3} \quad (3.4)$$

La réciproque de (3.3) sera l'estimation logique de N , c'est-à-dire :

$$N = \frac{MC}{R} = \frac{C}{u} \quad (3.5)$$

avec une variance d'échantillonnage de :

$$V(N) = \frac{M^2 C(C - R)}{R^3} \quad (3.6)$$

C'est là l'expression (2.6) de Bailey (1951). Cependant, les valeurs de MC/R ne sont pas distribuées de façon systématique, tandis que celles de R/MC le sont; donc, si la courbe est utilisée pour calculer les limites de confiance, mieux vaut les calculer pour $1/N$ en utilisant (3.4), puis les inverser pour déterminer les limites de N .

Les limites de confiance peuvent cependant s'obtenir de façon plus simple, en considérant R comme variable de Poisson ou variable binomiale (selon le cas), obtenant ses limites directement d'un diagramme ou d'une table (appendice II) et les substituant dans l'équation (3.5).

3.2.2 ESTIMATION DE PETERSEN AJUSTÉE. Bien que la formule (3.5) soit une estimation logique de N , en ce qu'elle tende à la valeur juste à mesure que l'échantillon augmente de taille, elle n'est pas tout à fait la meilleure estimation². Cela est vrai, que l'échantillonnage soit direct ou inverse. Bailey (1951) et Chapman (1951) ont démontré qu'avec l'échantillonnage « direct » ordinaire, (3.5) tend à surestimer la population réelle. Ils proposèrent des formules modifiées qui donnent une estimation non biaisée dans la plupart des cas. La version de Chapman est la suivante (négligeant -1 , qui ne revêt aucune signification pratique) :

$$N^* = \frac{(M + 1)(C + 1)}{R + 1} \quad (3.7)$$

Il vaut généralement la peine d'utiliser (3.7) au lieu de (3.5) dans l'échantillonnage direct, même si, dans l'éventualité de fortes valeurs de R , il y a peu de différence.

La variance d'échantillonnage d'un grand échantillon pour N^* dans (3.7) est, selon Chapman, à peu près égale à :

$$V(N^*) = \frac{(M + 1)^2(C + 1)(C - R)}{(R + 1)^2(R + 2)} = \frac{N^2(C - R)}{(C + 1)(R + 2)} \quad (3.8)$$

Ici encore, il est préférable d'obtenir des intervalles de confiance approximatifs d'après les diagrammes ou tables convenant aux distributions binomiales ou de Poisson, en utilisant R comme variable d'introduction (cf exemple 3.1).

Les expressions (3.3) à (3.8) sont applicables, que les poissons capturés soient soustraits de la population ou qu'ils y soient réinsérés (Chapman 1952, p. 300).

L'expression de Bailey (1951) correspondant à (3.7) diffère légèrement :

$$N = \frac{M(C + 1)}{R + 1} \quad (3.9)$$

et sa formule pour la variance est ajustée de façon similaire, mais en fait l'une et l'autre ne peuvent être distinguées des formules de Chapman.

Pour le recensement « inverse » — qui cesse quand un nombre déterminé R de recaptures a été pris — (3.5) est presque devenu une estimation non biaisée de N . Néanmoins, la formule suivante modifiée est légèrement meilleure (Bailey, p. 298) :

$$N = \frac{C(M + 1)}{R} - 1 \quad (3.10)$$

3.2.3 BIAIS STATISTIQUE DANS LES ESTIMATIONS DE PETERSEN. La formule (3.7) assure une estimation non faussée de N si $(M + C) > N$, de sorte qu'il n'y a aucun risque que R puisse être zéro par suite de la variabilité de l'échan-

² Que la meilleure estimation ne le demeure pas une fois inversée, c'est là une des réalités du maniement des statistiques. Cela vaut pour une statistique ou *une quelconque* de ses fonctions, sauf fonction linéaire. Pour exemples analogues, voir sections 2.1 et 11.4.2.

tillon (Chapman 1951; Robinson et Regier 1964). Si cette condition n'est pas remplie, le N^* estimé aura un biais négatif. À la condition d'avoir $N > 100$, ce biais est voisin de :

$$-Ne^{-MC/N} \quad (3.11)$$

Pour $MC/N = 3$, l'exponentielle dans (3.11) est 0,050 et pour $MC/N = 4$, elle est 0,018. C'est pourquoi, dans la pratique, on peut recourir à une condition moins astreignante : que MC soit plus grand que quatre fois la population réelle N , auquel cas la probabilité de biais sera inférieure à 2% (Robson et Regier 1964).

Comme le N réel est inconnu, il est plus commode d'adopter une règle fondée sur une statistique effectivement relevée, le nombre des recaptures (R). Dans une situation de Poisson (i.e. quand M/N est faible), les limites de confiance inférieures de l'appendice II indiqueront la probabilité de $R = 0$ pour tout R observé et, par le fait même, la possibilité d'un biais systématique de ce genre. Pour confiance à 95%, le R réel ne sera pas inférieur à 1, si R observé égale 3 ou davantage; et pour confiance à 99%, il sera de même quand R observé est égal à 4 ou plus. Si M/N n'est pas trop faible, ces limites sont un peu plus rigoureuses que nécessaire. Donc, la probabilité d'un biais statistique peut être négligée si les recaptures s'élèvent à 3 ou 4, ou plus.

Un biais statistique analogue existe lorsqu'un très petit nombre de recaptures se font avec d'autres types d'estimation de population, taux de survie et taux d'exploitation, décrits aux sections et chapitres qui suivent.

3.2.4 ERREUR D'ÉCHANTILLONNAGE ET TAILLE DE L'ÉCHANTILLON. Les erreurs d'échantillonnage dans les estimations de Petersen sont obtenues avec le plus de facilité au moyen des tables ou diagrammes de limites de confiance applicables aux approximations binomiales, à celles de Poisson, ou aux approximations de la distribution hypergéométrique. Des diagrammes appropriés ont été publiés par Clopper et Pearson (1934), Adams (1951) et Davis (1964), tandis que Ricker (1937 et appendice II du présent volume) dresse le tableau des limites de la distribution de Poisson : ces limites peuvent servir d'approximation pour les autres distributions puisqu'elles ne donneront jamais d'aperçu trop favorable. Le nombre observé des recaptures R est inscrit dans la colonne x de l'appendice II, et on peut y lire instantanément les limites de confiance à 95 et 99%. Ces limites sont alors substituées à R dans (3.5) ou (3.7), et l'on obtient alors les limites correspondantes pour N . À la condition que $R > 4$, de sorte que le biais statistique de la section 3.2.3 soit improbable, ces valeurs représentent les limites normales d'erreurs dans l'estimation de la population.

Robson et Regier (1964) ont associé biais statistique et erreur d'échantillonnage dans une série de diagrammes indiquant les combinaisons de M et de C (poissons marqués et poissons examinés en vue de marques) qui assureront aux estimations un degré d'erreur n'excédant pas 50%, 25% ou 10% de la valeur réelle, dans 19 cas sur 20. Le plus utile de ces diagrammes, celui à l'intention

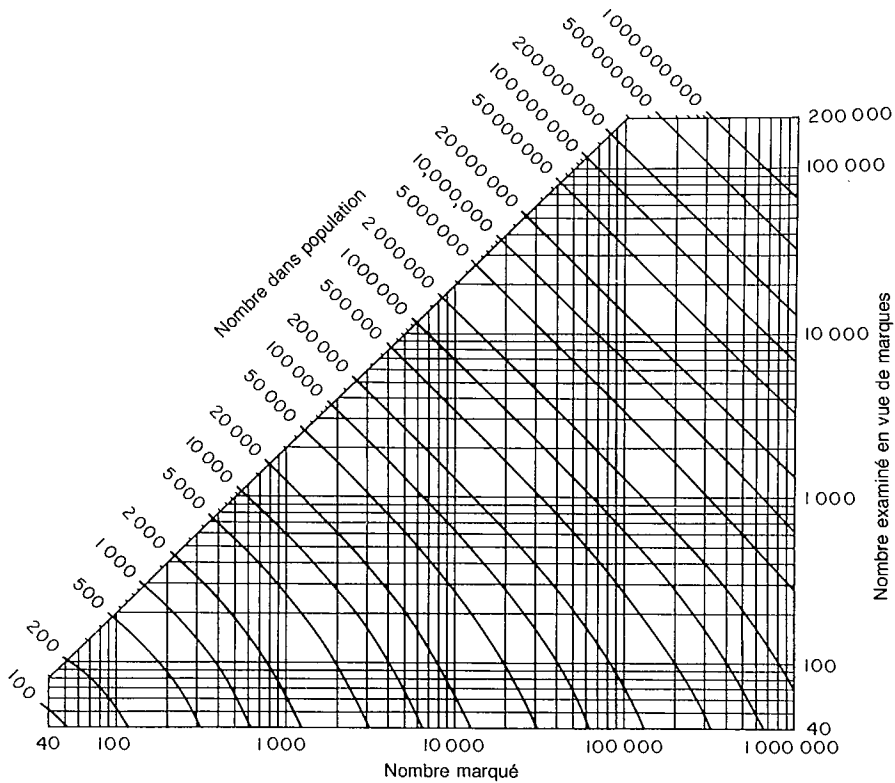


FIG. 3.1 Combinaisons du nombre des poissons marqués (M) et du nombre des poissons subséquentement examinés en vue de marques (C) pour une série de grandeurs de populations (N : lignes courbes) qui donneront des estimations de Petersen de N qui, dans 95% des essais, ne dévieront pas de plus de 25% de la valeur réelle de N (d'après Robson et Regier 1964, fig. 5).

des populations importantes et d'une exactitude à 25%, est reproduit ici comme figure 3.1. Le nombre prévu des recaptures quand on atteint ce degré d'exactitude, avec confiance à 95%, varie de 25 à 75 chez les populations de 10^2 à 10^9 .

Robson et Regier (1964) analysent également en détail la disposition optimale des ressources dans des expériences de Petersen en vue d'atteindre un plus haut degré d'exactitude.

EXEMPLE 3.1 LA TRUITE BRUNE DU LAC DE MONTAGNE UPPER RÖDLI : UNE EXPÉRIENCE DE PETERSEN SIMPLE (d'après Ricker 1948, légèrement modifié).

L'une des premières applications de la méthode de Petersen fut exécutée par Knut Dahl dès 1912. Ce dernier voulait une estimation de la population de truites brunes (*Salmo trutta*) de certains petits lacs de montagne de Norvège, comme guide au degré de pêche qu'ils pourraient supporter. On captura à la senne de 100 à 200 truites, les marqua par ablation d'une nageoire, puis les remit en liberté, les répartissant de façon systématique autour du lac, de façon qu'elles

puissent rapidement se mêler au hasard aux truites non marquées. Peu de temps après, on senna de nouveau et détermina la fraction de poissons marqués dans la prise. Dans le compte rendu que j'ai (Dahl 1919, 1943), le nombre effectif des poissons marqués et recapturés n'est pas noté, mais selon les estimations découlant des expériences de 1912 dans le lac Upper Rödli, j'ai pu dresser le tableau ci-après, dans lequel les chiffres sont de l'ordre de grandeur général correct :

	Nombre total des truites	Nombre des truites marquées	Rapport
Dans l'échantillon —			
Nombre réel	177(C)	57(R)	0,322
Limites de confiance à 95%	46-71	0,26-0,40
Dans le lac —			
Nombre réel	337(N)	109(M)	
Limites de confiance à 95%	417-272	
Rapport entre capture et population	0,52	
Limites de confiance à 95%	0,42-0,65	

Voici les différentes étapes de l'établissement de ce tableau. Le rapport entre les truites marquées et le total des truites dans l'échantillon est d'abord estimé à $57/177 = 0,322$ et, en se référant au tableau de Clopper et Pearson (1934), l'intervalle de confiance à 95% de ce rapport est de 0,26 à 0,40. Multipliant ces chiffres par 177, les limites de confiance du nombre réel des recaptures sont de 46 et 71. La meilleure estimation du nombre des poissons de la population est maintenant calculée d'après (3.7), soit :

$$N^* = \frac{(M + 1)(C + 1)}{(R + 1)} = \frac{110 \times 178}{58} = 337$$

En substituant 46 et 71 à R dans la formule ci-dessus, les limites de confiance pour N^* sont de 417 et 272.

Dans cette expérience, le produit MC égale 19 300, ce qui est beaucoup plus que 4 fois toute grandeur possible de la population; dans ces conditions, un biais du genre évoqué section 3.2.3 est complètement négligeable.

Finalement, le taux d'exploitation est de $u = R/M = 57/109 = 0,52$; ses limites de confiance à 95% sont de $46/109 = 0,42$ et $71/109 = 0,65$. Dans l'expérience de Dahl, le taux d'exploitation jouait un rôle important puisqu'il s'employa à pêcher systématiquement dans le lac jusqu'à ce qu'environ 50% de ses poissons soient enlevés, selon les estimations découlant de la recapture des sujets marqués.

3.3 EFFET DU RECRUTEMENT

L'application directe des formules 3.1 à 3.10 ne convient que si un certain nombre de conditions sont remplies, dont voici les principales :

1° Les poissons marqués subissent la même mortalité naturelle que les non marqués.

2° Les poissons marqués sont aussi vulnérables à la pêche que les non marqués.

3° Les poissons marqués ne perdent pas leurs marques.

4° Les poissons marqués en viennent à se mêler au hasard aux sujets non marqués; *ou* encore l'effort de pêche (dans l'échantillonnage subséquent) est proportionnel au nombre des poissons présents dans les différentes parties de la nappe d'eau considérée.

5° Toutes les marques sont identifiées et signalées sur recapture.

6° Il n'y a qu'un ajout négligeable de recrutement à la population pêchable durant la période où se font les recaptures.

Toutes ces conditions sont généralement applicables aux expériences du genre et sont analysées plus en détail ci-après. La condition n° 6 est essentielle à l'estimation d'une population, mais non pour estimer son taux d'exploitation. À noter que la mortalité naturelle n'affectera pas la précision des résultats, en autant qu'elle touche d'égale manière les groupes de sujets marqués et non marqués. L'estimation de population obtenue s'applique au temps où les poissons marqués sont remis en liberté.

Parmi les exigences citées plus haut, la condition voulant que le recrutement soit d'un apport négligeable en est une peu souvent remplie. Là où elle ne l'est pas, l'estimation de population est trop élevée. On peut, par l'une ou l'autre de plusieurs méthodes, corriger cet effet.

1° Si la population à estimer est divisée en groupes d'âge ne chevauchant que légèrement au point de vue longueur, alors en choisissant la limite inférieure de taille du poisson à marquer, au creux entre deux groupes d'âge, on peut établir une frontière dont la position avancera à mesure que la saison progresse et que le poisson augmente de taille. De cette manière, il y aura peu ou pas de recrutement dans la gamme des tailles marquées, et C et R devraient se maintenir en exacte proportion durant toute la période où l'on obtient des recaptures — toujours à la condition que les poissons marqués grossissent au même rythme que les non marqués et soient soumis au même taux de mortalité.

2° Si tous les groupes d'âge dans la pêcherie chevauchent tellement qu'il soit impossible de situer un tel point de démarcation, le taux de croissance du poisson durant la saison peut quand même parfois s'estimer par une interprétation des écailles. Supposons par exemple que nous voulions une estimation des poissons de 200 mm de long ou plus à la date du 1^{er} juillet. Présignons pour le moment qu'un nombre suffisant de poissons puissent être marqués immédiatement avant le 1^{er} juillet de façon à assurer un nombre convenable de recaptures plus tard. Prélevons les écailles d'un échantillon de poissons capturés autour du 1^{er} juillet et calculons l'accroissement de taille moyen, depuis la formation du dernier annulus, des poissons des deux classes d'âge dont la longueur se rapproche le plus de 200 mm. De temps à autre durant la saison

de pêche, prélevons de nouveaux échantillons et déterminons par les mêmes observations l'accroissement moyen de la taille des mêmes classes d'âge. Appliquant de façon proportionnelle, nous pourrions déterminer avec assez de précision la croissance saisonnière moyenne des poissons qui, au 1^{er} juillet, mesureraient 200 mm de long. Enfin, si dans les captures quotidiennes (C) on n'admet que les poissons excédant cette taille, l'effet du recrutement est évité et l'estimation de la population devient par conséquent exacte.

3° Lorsque les données sur le taux de croissance ne peuvent être réunies selon les détails nécessaires à la méthode qu'on vient de décrire, il est souvent possible de recourir à une correction approximative, ce qui vaut beaucoup mieux que de ne rien corriger du tout. Tout d'abord, calculons le taux de croissance annuel du poisson de taille appropriée, au moyen des écailles d'un unique groupe de poissons capturés à quelque moment donné (encore qu'il faille tenir compte des effets éventuels d'un échantillonnage sélectif, cf. section 9.1.3). Puis divisons la fraction concernée de la saison en cours, i.e. par le laps de temps entre le 1^{er} juillet et les jours successifs pêchés de la saison de pêche. Ajoutons ces valeurs successives à 200 mm et procédons comme précédemment.

Une fois exclus les effets du recrutement, le fait que les recaptures s'effectuent sur une longue période, plutôt qu'en un seul jour ou autre court intervalle, ne constitue en soi aucun obstacle à une estimation de population précise.

S'il s'avère nécessaire de procéder au marquage bien avant le 1^{er} juillet afin d'obtenir un nombre suffisant de poissons, la même procédure que décrite plus haut peut s'appliquer à rebours. En d'autres termes, le poisson de moins de 200 mm peut être marqué en mai et juin, et sa taille minimale exacte, au cours des semaines successives, déterminée par un examen du taux de croissance antérieur au 1^{er} juillet. Il n'est pas *essentiel* d'utiliser des poissons aussi petits, pourvu que le taux de mortalité totale demeure à peu près le même durant la période de temps en question, mais cela donne plus de poissons à marquer que si l'on procédait autrement. Quoi qu'il en soit, il y a désavantage à étendre le marquage à une période trop antérieure car la mortalité naturelle éliminera certains des poissons qui sont marqués avant le 1^{er} juillet et rendra les estimations de population subséquentes trop fortes. Le cas échéant, on peut à ce propos procéder à des corrections approximatives en déduisant la mortalité présumée pour la fraction concernée de la saison de pêche.

4° Parker (1955) décrit une méthode qui néglige les estimations d'âge ou de croissance. Après marquage, l'addition de nouveaux poissons à la population exploitable « dilue » la présence des poissons marqués, et le rapport entre recaptures et échantillon total R_t/C_t tend à s'abaisser avec le temps t . Si l'on porte cette fraction par rapport au temps et que l'on y adapte une ligne, le point d'intersection à $t = 0$ représente une estimation de R_t/C_t au moment du marquage; le nombre des poissons marqués M peut être divisé par cette estimation pour obtenir une estimation de la population initiale. Il peut être préférable de recourir à une certaine transformation de R_t/C_t dans le graphe : le logarithme peut convenir, ou encore l'arc-sinus de sa racine carrée, comme l'utilise Parker.

Cette méthode est des plus utiles quand l'expérience s'étend sur une période assez longue pour que le recrutement soit assez prononcé. On peut procéder à une estimation de l'erreur de R_t/C_t transformé en calculant l'écart type depuis la ligne de régression, puis l'erreur type du point d'intersection à $t = 0$ (voir Snedecor 1946, section 6.9). Ramenées aux unités d'origine et converties en population par division de M , ces limites sont généralement plus larges que celles fondées sur la loi de Poisson ou la théorie hypergéométrique. Elles seront aussi plus réalistes puisque la variation autour de la ligne de régression peut s'avérer plus grande que prévue en raison d'une distribution et d'un échantillonnage non aléatoires.

EXEMPLE 3.2 CRAPETS ARLEQUINS DU LAC MUSKELLUNGE : UNE EXPÉRIENCE DE PETERSEN ÉLIMINANT LE RECRUTEMENT PAR ANALYSE DES LONGUEURS (d'après Ricker 1948, légèrement modifié).

La figure 3.2 montre la distribution des longueurs des crapets arlequins (*Lepomis macrochirus*) au cours d'une expérience de marquage sur le lac Muskellunge, dans l'Indiana (Ricker 1945a).

Les échantillons de population furent prélevés à l'aide de deux sortes de trappes, qui captureraient respectivement les petits et les gros poissons; cependant, la gamme de longueurs intermédiaires, de 60 à 90 mm, fut malheureusement peu représentée. D'après fréquences de longueur et lecture des écailles, le stock put être assez bien divisé en groupes d'âge, comme l'indiquent les flèches de la figure 3.2. On marqua les poissons de 123 mm et plus. Les recaptures furent obtenues par trappes et capture par les pêcheurs, du 16 juin au 7 septembre. D'après la figure, la population de taille légale (groupe de 125 mm et plus) au début de cette période comptait une majorité de sujets de 3 ans et plus, mais vers la fin de l'été le groupe de 2 ans était devenu presque entièrement de taille exploitable par la pêche, et les sujets plus âgés ne représentaient plus qu'une partie minime de la capture. Ce point de démarcation se déplace depuis les groupes de 135 et 140 mm en mai, aux groupes de 165 et 170 mm vers fin août, progressant de 5 mm chaque quinzaine. Le fait que les poissons marqués croissaient aussi rapidement que les non marqués fut confirmé par une augmentation de la taille minimale des poissons marqués et recapturés, d'environ 5 mm chaque quinzaine après le 15 juin. (Dans une expérience ultérieure, des marques différentes furent utilisées pour les poissons de plus et de moins de 142,5 mm début juin, avec mêmes résultats.)

Les données de l'expérience sont résumées au tableau 3.1. Si l'on considère d'abord les poissons d'âge 3 et plus, le rapport entre poissons marqués et poissons non marqués est à peu près le même dans les captures des trappes que dans celles des pêcheurs; de sorte que l'estimation combinée de $28/727 = 0,0385$ donne la fraction moyenne des poissons marqués dans la population. La population estimée durant la première moitié de juin est donc de $140/0,0385 = 3\ 640$; ou mieux, d'après (3.7), $N^* = 141 \times 728/29 = 3\ 540$. Comme MC est beaucoup plus grand que $4N$, il n'y a pas de biais appréciable, bien qu'il y ait une assez importante erreur d'échantillonnage aléatoire.

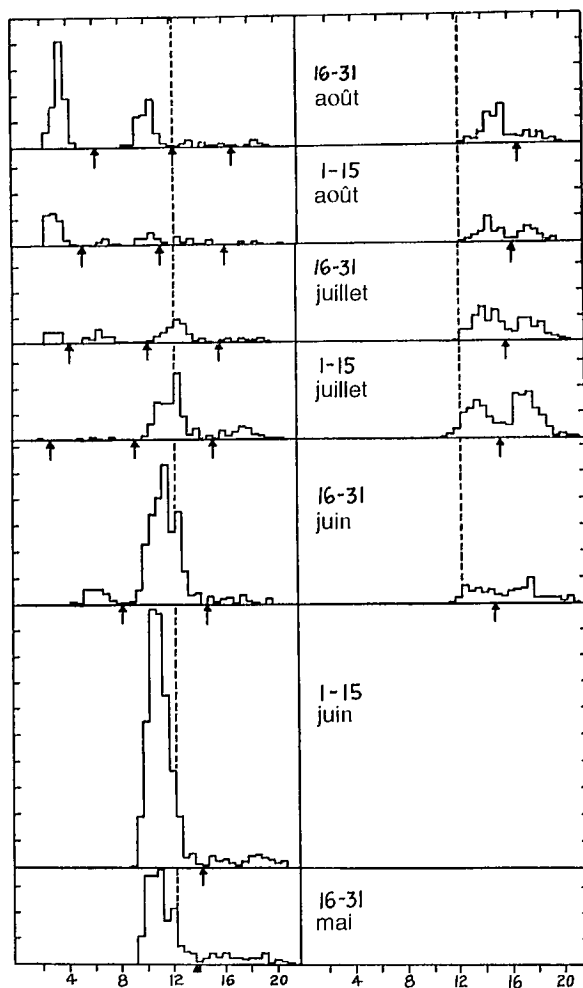


FIG. 3.2 Distribution des fréquences de longueur des crapets arlequins capturés à l'aide de trappes (à gauche) et par des pêcheurs (à droite) dans le lac Muskellunge, Ind., 1942, par quinzaine. Chaque division en ordonnée représente 20 poissons. La ligne brisée verticale représente la taille minimale des poissons marqués et la taille minimale qui pouvait être légalement capturée par les pêcheurs. Ordonnée : fréquence ; abscisse : longueur (cm).

L'estimation de 3 540 est sans doute un peu forte puisque l'on ne tient aucun compte de la mortalité naturelle durant la courte période où le marquage était en cours. On pourrait apporter à ceci une correction approximative, mais qui ne dépasserait sans doute pas 5%.

Le taux d'exploitation par les pêcheurs est estimé très simplement d'après le tableau 3.1 à $u = 23/140 = 16\%$. La correction que nous venons d'évoquer augmenterait légèrement cette estimation. Il en sera de même si l'on tient compte des poissons capturés par les quelques bateaux dont les captures ne furent pas vérifiées.

TABLEAU 3.1 Crapets arlequins marqués avant le 16 juin 1942 dans le lac Muskellunge; nombre des recaptures; et nature de la capture d'où proviennent ces recaptures.

Quinzaine considérée	6-II	7-I	7-II	8-I	8-II	9-I	Total
A. Poissons d'âge 3 et plus : 140 marqués							
<i>Trappes</i>							
Recaptures	3	0	1	0	1	...	5
Capture totale	35	50	21	10	12	...	128
<i>Pêcheurs</i>							
Recaptures	3	9	8	2	1	0	23
Capture totale	120	230	165	39	36	9	599
B. Poissons d'âge 2 : 90 marqués, de taille légale début juin							
<i>Trappes</i>							
Recaptures	2	0	0	0	0	...	2
Capture totale (légale début juin)	77	25	10	5	8	...	125
Capture totale (groupe d'âge entier)	487	187	80	21	20	...	795
<i>Pêcheurs</i>							
Recaptures	1	5	6	1	4	0	17
Capture totale (légale début juin)	44	96	92	44	80	19	375

Portant maintenant notre attention sur les sujets d'âge 2 du tableau 3.1, nous observons que le rapport entre poissons marqués et non marqués, de taille légale, est plus faible dans les recaptures par trappes que dans celles des pêcheurs, mais non de façon marquée. Si l'on combine les deux, la meilleure estimation de population début juin, d'après (3.7), est $N^* = 91 \times 501/20 = 2\ 280$. Le taux d'exploitation par les pêcheurs est $u = 17/90 = 19\%$, ce qui n'est pas tellement différent de celui relevé pour les grands poissons.

Nous pouvons également tenter d'estimer l'abondance de l'ensemble du groupe d'âge 2 d'après les données sur les trappes, supposant que les fractions de poissons marqués et non marqués sont également vulnérables aux trappes. D'après le tableau, l'ensemble du groupe d'âge devrait être de $795/125 = 6,36$ fois plus nombreux que la portion de ce groupe qui était de taille légale début juin (comparer les tailles relatives des portions du groupe d'âge, durant la période du 1^{er} au 15 juin, de part et d'autre de la ligne en pointillé de la figure 3.2). La portée entière d'âge 2 est donc estimée à $6,36 \times 2\ 280 = 14\ 500$ poissons.

3.4 EFFETS DU MARQUAGE ET DE L'ÉTIQUETAGE

3.4.1 MORTALITÉ DIFFÉRENTIELLE. Un fréquent effet du marquage est une mortalité supérieure chez les sujets marqués, soit comme résultat direct du

marquage ou de l'étiquetage, soit comme résultat indirect de la secousse et de la manipulation occasionnées par l'opération. De toute manière, les recaptures ne seront pas assez nombreuses pour être représentatives; donc, les estimations de population d'après les recaptures seront trop fortes et leurs taux d'exploitation seront trop faibles. Par exemple, Foerster (1936) s'aperçut que les saumons nerka (*Oncorhynchus nerka*) d'un an marqués par ablation des nageoires ventrales ne survivaient jusqu'à la maturité que dans une proportion d'environ 38%, comparativement aux poissons non marqués. La méthode de Foerster d'estimation et de correction de cette erreur s'appuyait sur des circonstances particulières du comportement migratoire des saumons. Il est donc nécessaire de recourir à d'autres méthodes de rectification. Une approche est de comparer les retours de différentes sortes d'étiquettes ou de marques. Si tel procédé de marquage comporte de toute évidence plus de mutilation du poisson qu'un autre, mais que néanmoins les deux types de marques sont recapturées avec une égale fréquence, c'est donc que ni l'un ni l'autre type ne cause de mortalité importante. Un résultat opposé cependant, tout en donnant à croire que la mortalité résulte du procédé le plus violent, n'exonérerait pas nécessairement le procédé moins violent. Ni l'un ni l'autre résultat ne saurait éclairer sur les effets de la capture et de la manipulation en tant que distinctes du marquage comme tel. Quand les poissons sont étiquetés et qu'ils sont plus ou moins meurtris ou écorchés dans le processus de capture, il est possible et utile de noter le degré de blessure et la vigueur apparente de chaque poisson séparément. Quand les recaptures arrivent, on peut consulter ses notes et vérifier si les poissons les moins vigoureux sont repris avec moins de fréquence.

Les deux genres de contrôle précités furent appliqués dans une expérience sur le lac Shoe, dans l'Indiana (Ricker 1942b). La moitié des crapets arlequins et autres crapets (*Lepomis* spp.) furent marqués par ablation des deux nageoires pelviennes; l'autre moitié, outre cette marque, reçut une étiquette à la mâchoire. Il advint que, dans les trappes, les poissons étiquetés furent repris avec autant de fréquence que les poissons non étiquetés, mais que, dans les captures des pêcheurs à la ligne, ils étaient beaucoup moins nombreux que les non étiquetés; cet état de choses se prolongea tout au long du deuxième été de l'expérience. Parmi les poissons étiquetés, il n'y avait aucun rapport entre le taux de recapture et une estimation du dommage provoqué par la trappe, fondée surtout sur le degré de déchirure de la queue. Parce que les étiquettes étaient à l'origine de lésions relativement sérieuses et prolongées, alors que les cicatrices des nageoires et les membranes caudales guérissaient rapidement, on déduisit que le trappage, la manipulation, l'ablation des nageoires et même la présence de l'étiquette ne provoquaient que très peu de mortalités, sinon aucune, chez les poissons, mais que l'étiquette, en interférant sans doute avec l'alimentation, altérerait les estimations de population fondées sur les recaptures à la ligne. Sur les poissons à grande bouche toutefois, l'étiquette à la mâchoire entrave beaucoup moins le processus normal d'alimentation.

Un autre inconvénient des étiquettes à la mâchoire, sans doute relié aux observations précédentes, est qu'elles réduisent de façon marquée le taux de croissance chez toutes les espèces de poissons auxquels elles furent appliquées.

Ce point n'est peut-être pas tellement important puisque le numéro sur l'étiquette permet d'identifier la classe de taille à laquelle le poisson appartenait au moment de l'étiquetage. Fort heureusement, quand un poisson de taille moyenne est marqué par ablation d'une ou plusieurs nageoires, aucun retard de croissance du genre ne se manifeste (exemple 3.2; Ricker 1949b).

3.4.2 DIFFÉRENCES DE VULNÉRABILITÉ DES POISSONS MARQUÉS ET NON MARQUÉS. Une source plus insidieuse d'erreur est la tendance des poissons marqués ou étiquetés à plus ou moins de vulnérabilité à la pêche que les poissons sauvages indigènes. Cela peut tenir à plusieurs causes.

1° Si les poissons utilisés ne faisaient pas à l'origine partie de la population à estimer, ils pourront évidemment réagir différemment des autres, qu'ils soient ou non marqués ou étiquetés. C'est pour cela qu'ordinairement, les poissons d'élevage, ou les poissons sauvages en provenance d'eaux étrangères, sont impropres à l'estimation des populations indigènes.

2° Si l'on utilise des étiquettes, l'étiquette peut en soi rendre le poisson plus ou moins vulnérable à la pêche. Les crapets arlequins étiquetés à la mâchoire, mentionnés ci-haut, illustrent ce point : ceux porteurs d'étiquettes étaient beaucoup moins vulnérables à la pêche à la ligne. Un autre exemple est celui du saumon étiqueté à l'aide de deux disques reliés par un fil à travers le corps. Quoique excellents à plusieurs points de vue, ces « disques de Petersen » rendent le poisson plus vulnérable aux filets qu'un poisson non étiqueté, parce que la maille se prend sous le disque.

3° D'un intérêt plus général sont les modifications de comportement découlant de l'étiquetage ou du marquage. La capture et le marquage du poisson le soumettent à un stress physiologique (Black 1957 et plusieurs auteurs par la suite), et peut-être aussi à des désordres d'ordre psychologique. Il n'est donc pas surprenant de le voir se comporter différemment par la suite, durant un temps plus ou moins long. Par exemple, les centrarchidés marqués, au moment de leur mise en liberté, nagent ordinairement vers le fond et s'enfouissent dans les herbes. La même tendance, si elle persiste, peut rendre le poisson plus enclin qu'un autre non manipulé à pénétrer dans l'entonnoir d'une trappe. Tout poisson, après marquage, peut « manquer d'appétit », donc être moins susceptible de capture par les méthodes comportant des hameçons appâtés. Si le marquage rend le poisson moins enclin à se déplacer, il sera moins apte à la capture par des engins fixes tels les parcs ou les filets maillants. Par contre, ce poisson pourra sans doute être plus facilement capturé par des engins mouvants comme les sennes et les chaluts. Chez d'autres poissons, l'étiquette peut être un stimulant suscitant un déplacement accru et plus désordonné durant quelques jours ou quelques semaines. Ainsi, Dannevig (1953, fig. 3) découvrit que les morues étiquetées étaient reprises avec une fréquence rapidement décroissante par les filets maillants durant les premiers 15 à 20 jours après étiquetage, mais que, durant la même période, les recaptures par agrès à hameçons demeuraient à un niveau stable (1948) ou même augmentaient (1949).

Des effets de cette nature seront en général difficiles à déceler et difficiles à distinguer de la mortalité réellement due à l'étiquetage. Le taux de recapture durant les semaines ou mois qui suivent l'étiquetage peut fournir sous ce rapport des données de repère. Il en va de même des comparaisons entre recaptures par différentes méthodes de pêche car la vulnérabilité peut être affectée à l'égard d'un type d'engin mais non d'un autre, comme dans le cas des crapets étiquetés à la mâchoire et des morues dont il est parlé plus haut. Ce qui rend difficile l'utilisation de ces critères, c'est que d'ordinaire les recaptures ne sont pas trop nombreuses et que leurs limites d'erreur d'échantillonnage peuvent présenter une fourchette si large que les erreurs importantes sont difficiles à déceler.

EXEMPLE 3.3 CORRECTION TENANT COMPTE DES EFFETS DE L'ÉTIQUETAGE SUR LA VULNÉRABILITÉ DU SAUMON KETA DANS LE DÉTROIT DE JOHNSTONE, C.-B. (d'après Ricker 1958a et Chatwin 1953).

Des saumons keta (*Oncorhynchus keta*) furent étiquetés à deux points le long de leur voie de migration depuis le détroit de la Reine-Charlotte jusqu'au détroit de Géorgie, en passant par le goulet de 100 milles du détroit de Géorgie (tableau 3.2). Les poissons se déplaçaient de la zone 12 (partie supérieure du détroit de Johnstone) à travers la zone 13 (partie inférieure du même détroit) et étaient étiquetés à mi-chemin environ le long de chaque zone.

TABLEAU 3.2 Saumons keta étiquetés et repris dans les parties supérieure et inférieure du détroit de Johnstone, avec estimation du pourcentage de retours des poissons *pénétrant* dans le détroit.

Lieu d'étiquetage	Nombre étiqueté	% de recaptures selon l'endroit				Total
		Zone 12	Zone 13	Autre	Inconnu	
Zone 12	1 733	15,98	10,09	11,74	1,73	39,54
Zone 13	1 952	0,15	14,65	14,81	1,33	30,94
Entrée dans 12 (calculée)	13,10	10,44	12,81	1,45	37,80

L'on s'attendait que les recaptures de la zone 12 fussent d'environ le double en zone 13 de ce qu'elles étaient en zone 12, vu qu'elles n'étaient exposées qu'à la moitié de la pêcherie de la zone 12 et qu'il y avait à peu près la même intensité de pêche dans chaque zone. En fait toutefois, plus de poissons furent capturés en zone 12 qu'en zone 13 (15,98% et 10,09% respectivement). Ce fait, plus les temps de recouvrements des étiquettes, démontra que l'étiquette elle-même, ou le procédé d'étiquetage retardait de quelques jours le déplacement des poissons. (Des effets analogues ont été observés lors d'étiquetages en rivière; voir Killick 1955.)

Pour l'estimation du taux d'exploitation, les données de l'expérience sur le saumon keta présentent deux faiblesses : (1) il y a vulnérabilité supplémentaire due au retard du saumon étiqueté à reprendre son mouvement migratoire; et (2) il serait souhaitable que les résultats puissent s'établir par rapport à un

point (hypothétique) d'étiquetage des poissons *quand ils font leur entrée initiale dans la pêcherie* à l'extrémité supérieure de la zone 12. Chatwin opéra ces deux réajustements en une seule opération en présumant que les poissons étiquetés en zone 13 étaient retardés au même degré que ceux étiquetés en zone 12. Le taux de recapture des poissons *pénétrant* dans la zone 13 est, d'après le tableau 3.2, de $10,09 (1 - 0,1598) = 12,01\%$: ceci, comparativement à 14,65% de recapture des poissons étiquetés *en* zone 13. Si le même rapport s'applique à la zone 12, où 15,98% des étiquettes locales furent recapturées, le taux d'exploitation corrigé de la zone 12, applicable aux poissons non marqués pénétrant dans la zone, est de :

$$12,01 \times 15,98 / 14,65 = 13,10\%$$

Sur les 86,90% qui restent après avoir traversé la zone 12, 12,01% sont capturés en zone 13, soit 10,44% des arrivées initiales dans la pêcherie. De la même façon, les recaptures plus bas que la zone 13, de poissons ayant pénétré dans la zone 12 furent estimées à 12,81%. Ces trois pourcentages sont ensuite additionnés et augmentés du pourcentage des recaptures « inconnues », pour donner un taux d'exploitation représentatif final de 37,8%. Toutefois, il y a quelques autres complications à la situation, dont l'une est la possibilité d'un signalement incomplet des étiquettes recapturées.

Dans cette expérience, seul le taux d'exploitation pouvait être estimé et non la population totale car dans la partie inférieure du détroit de Géorgie, les saumons en provenance du détroit de Johnstone se trouvèrent mêlés à d'autres, et les statistiques de capture ne peuvent les distinguer selon l'origine.

3.5 PERTE DE MARQUES OU D'ÉTIQUETTES

Une autre source d'erreur dans l'estimation de la population se rapporte aux étiquettes et aux marques elles-mêmes. Des étiquettes ont été placées, à une époque ou une autre, sur plusieurs parties différentes du poisson. L'étiquette conventionnelle sous forme de bande est habituellement fixée soit à la base de la nageoire caudale, soit sur l'opercule, ou autour de la mâchoire supérieure ou inférieure. Les étiquettes fixées à l'aide d'un fil métallique traversent généralement la chair du poisson à proximité ou au-dessous de la nageoire dorsale. Les étiquettes viscérales sont insérées dans la cavité abdominale. Quels que soient l'étiquette ou le point d'étiquetage choisis, il importe que la fixation soit d'un caractère assez permanent, si les résultats de l'expérience doivent servir à estimer l'abondance de la population. On peut parfois vérifier une mauvaise fixation en examinant de près un échantillon de la capture, afin d'y découvrir les cicatrices laissées par les étiquettes perdues.

Quand le poisson est marqué plutôt que muni d'une étiquette, une perte analogue de la marque peut se produire. L'une des premières méthodes de marquage, utilisée par Petersen sur les plies, consistait à poinçonner la nageoire dorsale. Pour les poissons de forme normale, la méthode habituelle, du moins en eau douce, est l'ablation d'une ou plusieurs nageoires. Plusieurs espèces de

poissons jouissent d'un grand pouvoir de régénération des nageoires, surtout lorsque ces dernières ne sont pas coupées trop près de la base. J'ai vu, sur des mariganes blanches (*Pomoxis annularis*), des nageoires pectorales régénérées parfaites, sauf pour une certaine ondulation des rayons; ces nageoires avaient été coupées à environ un cinquième de la base un an auparavant. Une expérience dans l'Indiana sur des postfingerlings d'achigan à grande bouche (*Micropterus salmoides*), des mariganes noires (*Pomoxis nigromaculatus*) et différentes sortes de crapets (*Lepomis*), barbottes (*Ictalurus*) et perchaudes (*Perca flavescens*) a démontré que les nageoires pectorales ne se régénéraient aucunement, et que les nageoires pelviennes ne se régénéraient habituellement pas, si coupées le plus près possible de la base. Au plus, les nageoires pelviennes se régénéraient imparfaitement, de sorte qu'on pouvait les déceler, même par un bref examen, et il était très rare que les deux nageoires de la paire se régénèrent de façon notable.

Chez de très jeunes poissons, les résultats ont été plus variables. De jeunes achigans de l'Indiana, de 50 à 75 mm lors de l'opération, n'accusaient au mieux qu'une très imparfaite régénération des nageoires pectorales ou pelviennes après une période de deux ou trois mois en vivier, ou jusqu'à huit mois en aquarium (Ricker 1949b). Cependant, Meehan (1940) signala que de jeunes achigans à grande bouche, marqués en Floride, régénéraient ordinairement parfaitement les nageoires pectorales et ventrales taillées de très près, en l'espace de quelques semaines. Peut-être cela est-il dû à une croissance accélérée en eaux méridionales. Toutefois, la nageoire anale et les dorsales molles des centra-chidés, même de grande taille, se sont régénérées rapidement et souvent à la perfection, quelque près de la base qu'on les ait taillées.

Chez les salmonidés, la régénération est apparemment moins facile, et les nageoires dorsale, anale et adipeuse, de même que les nageoires paires, ont toutes été utilisées avec de bons résultats. Une certaine régénération peut se produire, particulièrement de l'adipeuse, mais elle est pratiquement toujours imparfaite, à moins que l'ablation n'ait été faite quand le poisson était très petit. Il est relativement facile de vérifier le degré de régénération des nageoires en maintenant en captivité un certain nombre de poissons, ou en prélevant à de fréquents intervalles des échantillons sur un stock sauvage marqué, ou encore en utilisant comme marque deux nageoires non associées.

Une source d'erreur semblable à la régénération est l'absence naturelle de nageoires chez des poissons sauvages. Parmi les saumons du Pacifique, la fréquence de cette absence varie évidemment d'un stock à l'autre et d'une année à l'autre (Foerster 1935; Davidson 1940; Ricker 1972, p. 54). Cette absence *peut* être assez fréquente pour compliquer l'interprétation d'expériences avec nageoire unique lorsque les recaptures se font à un rythme lent sur une très grande étendue. D'autres variétés de poissons ont été moins étudiées à ce sujet, mais je n'ai jamais constaté absence naturelle de nageoires chez les poissons à rayons épineux d'eau douce.

3.6 RÉPARTITION NON ALÉATOIRE DES MARQUES ET DE L'EFFORT DE PÊCHE

Pour qu'une expérience de marquage soit sérieuse, ou les poissons marqués, ou l'effort de pêche doivent être répartis au hasard parmi la population échantillonnée. Considérons le cas d'une population de 10 000 poissons dans chacune des deux moitiés d'un lac, soit au total 20 000 sujets. Une moitié du lac contient deux fois plus de trappes que l'autre, de façon que, tant pour le marquage que pour les recaptures, une moitié du lac est échantillonnée avec deux fois plus d'efficacité que l'autre. Dans une expérience de type Petersen, on marque 1/5 des poissons d'un côté du lac et 1/10 des poissons de l'autre. De même, après avoir mêlé, dans chaque moitié du lac à laquelle ils appartiennent, les poissons marqués aux non marqués, on en prélève respectivement 1/5 et 1/10 et on note, parmi chacun des deux prélèvements, le nombre des poissons marqués. Après élimination de l'erreur d'échantillonnage, on obtient les résultats suivants :

	Première moitié du lac	Seconde moitié du lac	Total
Population réelle (N).....	10 000	10 000	20 000
Nbre des poissons marqués (M) .	2 000	1 000	3 000
Échantillon prélevé (C)	2 000	1 000	3 000
Recaptures (R)	400	100	500

Si l'on traite ces données comme un tout, la population estimée est de $3\ 000 \times 3\ 000/500 = 18\ 000$, ce qui est de 10% trop faible. Cette erreur peut être évitée toutefois en considérant les deux moitiés du lac séparément et en calculant la population de chacune. Lorsqu'on a quelque raison de soupçonner un effort de pêche inégal dans deux ou plusieurs parties d'un lac, il sera bon de diviser l'expérience en autant de parties, ainsi que l'ont fait par exemple Lagler et Ricker (1942). Ce genre d'erreur tend toujours à rendre le résultat d'un calcul commun plus faible que la somme des calculs séparés.

C.H.N. Jackson semble avoir été le premier à souligner que si le marquage *ou* le prélèvement ultérieur d'échantillon se fait au hasard³, l'estimation obtenue n'est pas faussée. Si par exemple après le marquage non aléatoire de l'expérience qui précède, un échantillon, disons d'un quart, était prélevé au hasard, le nombre total des poissons de cet échantillon serait de 5 000, et le nombre des poissons marqués de 750, ce qui donnerait une estimation de population de $3\ 000 \times 5\ 000/750 = 20\ 000$, son nombre exact.

Pour plus de sûreté, il est bon de tenter de rendre aléatoire à la fois le marquage et l'échantillonnage qui suit, même s'il suffisait qu'une seule de ces deux opérations soit effectuée au hasard. Procédant de cette manière, il ne fut pas difficile d'obtenir une idée représentative des populations de la plupart des poissons à nageoires épineuses des petits lacs de l'Indiana (Ricker 1942b, 1945a, 1955a; Gerking 1953a). On peut en connaître davantage sur ce caractère aléatoire de la méthode en comparant le rapport entre poissons marqués et

³ Ce caractère aléatoire s'applique à la structure de la population; il n'existe pas nécessairement au plan géographique.

non marqués capturés par différents types d'engins, ou par un même engin utilisé dans différentes conditions, pourvu toujours que l'engin ne tende pas à sélectionner les poissons marqués de préférence aux poissons non marqués, ou vice versa. Schumacher et Eschmeyer (1943) vérifièrent le caractère aléatoire de la distribution de leurs poissons marqués dans un étang de 28 hectares, en drainant cet étang et récupérant une grande partie de la totalité des poissons présents. Ils s'aperçurent que le rapport entre poissons marqués et non marqués, chez plusieurs espèces, était peu différent de celui antérieurement calculé d'après leurs échantillons capturés dans des trappes; mais chez les barbottes (*Ictalurus* spp.), carpes (*Cyprinus carpio*) et buffalos à grande bouche (*Ictiobus cyprinellus*), ces mêmes rapports présentaient entre eux des différences significatives ou presque significatives. Ils attribuent ce phénomène au fait qu'en grande partie, l'étang n'était pas assez profond pour leurs filets, les poissons en cause n'étant pas assez actifs pour se répartir véritablement au hasard en l'espace des deux semaines de l'expérience. De même, Lagler et Ricker (1942) constatèrent peu de mélange, sur une période de deux mois, entre les deux populations de poissons des deux extrémités d'un étang long et étroit. Différents essais ont encore été signalés par Carlander et Lewis (1948), Fredin (1950) et d'autres.

Une mesure excellente, lorsque applicable, consiste à prélever l'échantillon, où l'on recherche les recaptures, au moyen d'un engin totalement différent de celui adopté lors de la capture pour marquage. Ainsi, si les sujets à marquer sont capturés dans des trappes et que les recaptures s'effectuent à la ligne, il est peu probable que chez les deux engins se manifeste un biais *similaire*.

Les grands lacs, les réseaux fluviaux, les bancs océaniques présentent des problèmes encore plus difficiles à résoudre. Plusieurs pêcheries océaniques couvrent une aire si vaste qu'un étiquetage valable de l'ensemble de la population y est impossible, alors que l'effort de pêche y varie grandement d'un banc à l'autre. Il faut donc choisir de plus petites unités pour étude, et alors, le va-et-vient des poissons peut causer des difficultés.

Les poissons de rivière peuvent aussi se recenser par méthode de Petersen s'ils ne sont pas de caractère aventureux; de fait, leurs populations s'avèrent d'une étonnante stabilité (Scott 1949; Gerking 1953b). Des ajustements compensatoires à un faible déplacement des poissons furent effectués par ces auteurs, déplacement déterminé par échantillonnage sur des points en amont et en aval du secteur sous étude.

Le premier compte rendu d'une application de la méthode de Petersen à un poisson migrateur fut publié, semble-t-il, par Pritchard et Neave (1942). Des saumons coho (*Oncorhynchus kisutch*) furent étiquetés aux chutes Skutz, sur la rivière Cowichan, en Colombie-Britannique, et les recaptures se firent dans les cours d'eau tributaires du lac Cowichan, plusieurs milles en amont. Une étroite concordance, dans des affluents très éloignés les uns des autres, du rapport entre poissons marqués et non marqués, donna la preuve que l'étiquetage avait été fait au hasard quant à la destination des poissons et prévision de récupération. Howard (1948) décrivit, sur le saumon nerka (*O. nerka*) du lac Cultus en Colombie-Britannique, une étude plus poussée, relevant, dans

les données, divers types d'hétérogénéité et notant le processus nécessaire à l'obtention de résultats fiables.

3.7 VULNÉRABILITÉ INÉGALE DES POISSONS DE TAILLES DIFFÉRENTES

La vulnérabilité inégale des différentes tailles de poisson face à l'engin de pêche est une source d'erreur systématique semblable à celle que nous venons d'analyser dans les estimations de population. Nous pouvons illustrer le fait par les mêmes données numériques qu'à la section 3.6, considérant, au lieu des deux moitiés du lac, deux groupes de taille des poissons, l'un deux fois plus vulnérable que l'autre à la capture. La découverte d'une éventuelle inégalité de vulnérabilité peut se faire par exemple en comparant le taux de recapture des poissons marqués, de différentes tailles, quand il y a assez de recaptures pour minimiser les effets de l'erreur d'échantillonnage. Cependant, une mortalité particulière, ou un comportement différent des poissons marqués par rapport aux non marqués, pourrait aussi donner un tableau de vulnérabilité inégale, si ces facteurs affectaient par exemple les petits poissons plus que les grands.

En général, il est probable que la variation de vulnérabilité en fonction de la taille, bien qu'il s'agisse d'un phénomène assez commun, ne constitue pas en général un grave problème. D'une part, ses effets peuvent être minimisés en excluant des observations les poissons proches des limites de vulnérabilité relative à tout type d'engin de pêche, ou en utilisant dans ce genre d'expérience des engins moins sélectifs, ou encore en répartissant les poissons en deux ou plusieurs groupes de taille. D'autre part, même dans l'exemple de la section 3.6, lequel représente probablement un cas extrême, le biais dans l'évaluation de la population n'atteint que 10%. Cooper et Lagler (1956) découvrirent que l'efficacité d'un appareil produisant des chocs électriques variait d'environ 7% pour des truites de 3 pouces, jusqu'à 40% pour celles de 11 pouces; et même dans ces conditions, une estimation selon la méthode de Petersen de l'entière population n'accusait que 30% en moins. De même, pour les estimations de population de Seber-Jolly (section 5.4), Gilbert (1973, fig. 3.4) démontra le biais négatif obtenu pour un certain nombre de mélanges de poissons à potentiels de capture différents.

Ce qu'il faudrait toujours éviter, c'est de combiner les données touchant deux ou plusieurs espèces, en vue d'une estimation commune. On peut parfois être tenté de le faire, quand on dispose de données, sur deux espèces ou plus de même genre et de même taille, chaque espèce ne comptant que quelques recaptures; mais il appert que des espèces différentes peuvent différer grandement de vulnérabilité, sur l'entière gamme de tailles de chacune, ce qui fait qu'une telle estimation combinée puisse être beaucoup trop basse. Ainsi, dans les petits lacs de l'Indiana, le crapet à oreilles rouges (*Lepomis microlophus*) est d'environ 10 fois plus vulnérable au trappage que le crapet arlequin (*L. macrochirus*) qui lui ressemble, tandis que son abondance est généralement d'environ le cinquième de celle du crapet arlequin (Ricker 1945a, 1955a). Dans une expérience fondée entièrement sur les données des trappes, le nombre des

crapets à oreilles rouges marqués serait le double de celui des crapets arlequins marqués, et le nombre des crapets à oreilles rouges marqués recapturés serait 20 fois celui des crapets arlequins marqués. Un calcul semblable à celui évoqué dans la dernière section révélera que si les deux espèces devaient être traitées globalement, l'estimation de population qui en résulterait serait de 64% inférieure à la population combinée des deux espèces. Un exemple en est fourni par Krumholz (1944), qui découvrit que la somme des estimations de la population d'achigans (*Micropterus*), de crapets arlequins et de crapets-soleils (*Lepomis gibbosus*) dans un petit lac, était de 19 080 sujets quand on les calculait séparément par espèce, alors que le nombre fourni par l'estimation fondée sur l'ensemble de toutes les espèces réunies était de 9 700.

EXEMPLE 3.4 PLIES INTRODUITES DANS LE THISTED-BREDNING : UNE EXPÉRIENCE DE PETERSEN AVEC VULNÉRABILITÉ INÉGALE SELON LA TAILLE (d'après Ricker 1948).

Petersen (1896, p. 12) marqua, par perforation de la nageoire dorsale, 10 900 des 82 580 plies transportées dans le Thisted-Bredning, l'un des prolongements du Limfjord. Ces poissons étaient presque de taille commerciale et devinrent exploitables par les pêcheurs au cours de cette même année. Deux échantillons de plies en provenance de cette pêcherie furent examinés, soit un total de 1 000, dont 193 avaient la marque précitée. C'est tout de même un résultat assez curieux, car la fraction de poissons marqués est plus grande dans l'échantillon (0,193) que dans le nombre originellement transporté (0,132). Par ailleurs, s'il y avait quelque poisson indigène présent dans le Thisted-Bredning, on aurait dû s'attendre que la fraction de poissons marqués dans l'échantillon soit plus petite.

Afin de déterminer si la différence est plus grande que ne l'autorise l'erreur d'échantillonnage, nous procédons comme suit :

	Sujets transportés	Dans l'échantillon	Limites de confiance à 95%
Nombre total	82 500	1 000	
Sujets marqués	10 900	193	168-222
Rapport	0,132	0,193	0,168-0,222

Ce n'est qu'environ une fois sur 40, en moyenne, qu'un échantillon de ce genre présenterait une fraction de poissons marqués aussi basse que 0,168, alors que la fraction effectivement introduite était de 0,132. Nous pouvons donc conclure, avec Petersen, que l'expérience ne satisfait pas totalement aux exigences d'un échantillonnage aléatoire. Un facteur éventuel de perturbation serait par exemple une tendance des marqueurs à sélectionner des grands poissons, combinée à la propension des poissons plus gros à se faire capturer plus rapidement par les pêcheurs que les plus petits. Bien qu'il existe ainsi un élément d'imprécision, il n'y a aucune raison de contester la conclusion de Petersen, selon laquelle les plies du Thisted-Bredning étaient pratiquement toutes d'importation.

À noter que le taux d'exploitation commerciale ne peut être calculé dans cet exemple si l'on ne connaît pas soit le nombre total des poissons, soit le nombre total des poissons marqués, retirés de l'eau. Petersen effectua bien des estimations du taux d'exploitation, mais pour ce faire il utilisa des poissons étiquetés.

EXEMPLE 3.5 ESTIMATION DE PETERSEN DES LIMANDES SOLES DU DÉTROIT D'HÉCATE : AJUSTEMENTS POUR TENIR COMPTE DE LA DIFFÉRENCE DE VULNÉRABILITÉ SELON LA TAILLE, ET DE LA MIGRATION (extrait de Ricker 1958a d'après Ketchen).

Ketchen (p. 468) étiqueta et relâcha 3 003 limandes soles (*Parophrys vetulus*) au sein d'une population soumise à une pêche active dans le détroit d'Hécate, en Colombie-Britannique. Les recaptures furent assurées par des bateaux de pêche commerciale. Cependant, la longueur moyenne de la capture commerciale était légèrement supérieure à celle du groupe étiqueté. Pour obtenir une estimation du stock de taille commerciale, on réduisit le nombre des étiquettes relâchées d'un facteur approximatif obtenu par superposition des deux distributions de fréquences (fig. 3.3). La partie hachurée du diagramme comprend 23,9 « unités de pourcentage », de sorte que le nombre des étiquettes relâchées fut ramené par ce pourcentage à 2 285. (De ce nombre, 30 avaient été reprises avant le début de la période indiquée tableau 3.3.)

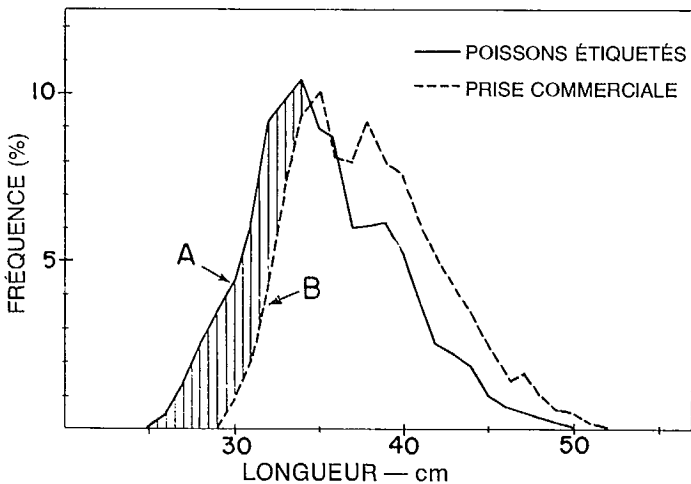


FIG. 3.3 Distribution des fréquences de longueur de limandes soles capturées par la pêche commerciale et celles de poissons étiquetés et remis en liberté, exprimées en pourcentage. La zone hachurée comprend 23,9% de l'aire de l'un ou l'autre des polygones et représente le pourcentage nécessaire de réduction du nombre des étiquettes pour l'obtention du nombre des sujets « effectivement » étiquetés en vue de cette pêcherie (d'après Ketchen 1953, fig. 3).

Deux facteurs ont affecté la représentativité des recaptures. Premièrement, le stock se déplaçait graduellement vers le nord, de sorte que les nouveaux poissons pénétraient dans la zone de pêche et que les anciens (y compris les poissons marqués) en sortaient. Deuxièmement, l'étiquetage fut effectué d'un seul bateau, et les poissons étiquetés, soit en raison de leur position ou de leur comportement, étaient temporairement moins pêchables que les non étiquetés. Ce dernier effet de vulnérabilité moindre se manifeste par le nombre exagérément faible des recaptures les tout premiers jours après étiquetage. Les deux effets d'ailleurs tendent à donner des estimations trop élevées (de la population présente au moment de l'étiquetage), mais alors que le premier augmente en importance avec le temps, le second décroît. Par conséquent, à partir d'un calcul de population fait à intervalles de deux jours (tableau 3.3), il est possible de choisir le point bas comme meilleure estimation disponible sur les lieux de pêche lors de l'étiquetage. Ce qui peut s'interpréter comme 4,7 millions de poissons de taille commerciale (moyenne de 0,937 lb), ou 4,4 millions de livres, estimation encore probablement un peu élevée. Pour estimation différente de cette population, voir exemple 6.3.

TABLEAU 3.3 Estimations de Petersen d'une population de limandes soles d'après recaptures effectuées à intervalles de deux jours.

Intervalle	Étiquettes recapturées	Nbre total des poissons capturés	Nbre « réel » des étiquettes en liberté	Estimation de population (d'après expression 3.7)
	R	C	M	N
	<i>pièces</i>	<i>pièces</i>	<i>pièces</i>	<i>millions</i>
1	19	81 000	2 255	9,1
2	19	46 400	2 236	5,2
3	27	67 900	2 217	5,4
4	41	132 100	2 190	6,9
5	74	173 600	2 149	5,0
6	45	102 500	2 075	4,6
7	50	118 800	2 030	4,7
8	60	146 300	1 980	4,7
9	47	127 600	1 920	5,1

3.8 CONTRÔLE INCOMPLET DES MARQUES

Inutile d'ajouter qu'un retour ou un signalement incomplet de marques ou d'étiquettes peut conduire à de graves erreurs. Lorsque le poisson est soumis à l'examen d'observateurs spécialement employés à cette fin, ou d'appareils à détecter les étiquettes métalliques, ce danger est atténué. Souvent toutefois, on doit compter sur les pêcheurs commerciaux ou sportifs pour l'obtention de données. L'expérience démontre que cette voie apportera presque toujours des signalements incomplets — fluctuant beaucoup, certes, au gré de l'intérêt local, de la publicité accordée à l'expérience, du degré de manutention du poisson, du type d'étiquette ou de marque utilisée et de la valeur de la prime, s'il y a lieu. Des primes en argent aident assurément beaucoup, mais cela tend à devenir onéreux et a été utilisé surtout dans les pêcheries commerciales. Le

même principe a été appliqué aux pêcheries sportives par l'utilisation des étiquettes retournées comme billets de loterie, les prix étant fournis par des commerçants locaux ou des associations sportives. Quel que soit le genre de motivation adopté pour encourager les non-professionnels à signaler les recaptures, il sera toujours souhaitable de soumettre une bonne partie de la capture à l'examen d'observateurs formés, si la chose s'avère le moins possible.

3.9 RECENSEMENTS MULTIPLES

3.9.1 CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES. Vers 1935, David H. Thompson dans l'Illinois, et Chancey Juday dans le Wisconsin, entreprirent des estimations de population au moyen d'expériences où marquage et recapture se faisaient simultanément. Ni l'un ni l'autre n'en publièrent les résultats, mais M. Juday intéressa Zoe Schnabel (1938) à une étude de la théorie de la méthode.

Strictement parlant, cette méthode exigerait une population stable, sans recrutement ni mortalité durant l'expérience; mais elle demeure souvent utile, même si ces conditions ne sont pas totalement remplies. Nous disposons donc, au cours de cette expérience, des coordonnées suivantes :

M_t total des poissons marqués en liberté au début du t^e jour (ou autre intervalle), i.e. nombre précédemment marqué, déduction faite de tout sujet accidentellement tué lors des précédentes recaptures

M ΣM_t , nombre total marqué

C_t échantillon total prélevé le jour t

R_t nombre des recaptures dans l'échantillon C_t

R ΣR_t , recaptures totales durant l'expérience

La théorie de cette situation a été analysée par Schumacher et Eschmeyer, DeLury, Chapman et autres. Notre propos est l'évaluation de N , population présente durant le cours de l'expérience.

3.9.2 MOYENNE DES ESTIMATIONS DE PETERSEN. Le plus simple, pour le calcul d'une estimation de Petersen, est d'utiliser les résultats de chaque jour (ou autre court intervalle). (Le nombre minimal des recaptures devrait être, de préférence, de 3 ou 4, afin d'éviter le biais statistique décrit section 3.2.3.) La moyenne de ces estimations de Petersen est considérée comme l'estimation de N , et les différences entre l'estimation de chaque jour et cette moyenne donneront une estimation de l'écart type et de l'erreur type de la moyenne. Le principal inconvénient du procédé est que l'on traite une série d'estimations de fiabilité généralement croissante comme si elle était de fiabilité uniforme. L'avantage du procédé réside en partie dans le fait que la méthode fournit une estimation de l'erreur fondée sur une variabilité observée (plutôt qu'un chiffre théorique fondé sur l'hypothèse d'un mélange au hasard); Underhill (1940) utilisa le procédé pour cette raison, même s'il estimait à juste titre que la formule (3.15) ci-après donnait une meilleure estimation de la population.

Un autre avantage possible de cette approche est que les séries d'estimations peuvent révéler des tendances pouvant signifier un écart par rapport aux postulats fondamentaux évoqués plus haut.

3.9.3 ESTIMATION DE SCHUMACHER ET ESCHMEYER. Considérons une ligne adaptée aux valeurs de R_t/C_t par rapport à M_t , avec la restriction qu'elle passe par l'origine; la pente de cette ligne est une estimation de $1/N$. La meilleure estimation de $1/N$ est obtenue si chaque point est pondéré comme C_t , et ceci conduit à l'estimation :

$$\frac{1}{N} = \frac{\sum(M_t R_t)}{\sum(C_t M_t^2)} \quad (3.12)$$

La réciproque de (3.12) est une estimation de N . Quant à la variance de (3.12), sa donnée de base est la moyenne des carrés des écarts de la ligne de R_t/C_t par rapport à M_t , que Schumacher et Eschmeyer présentent ainsi :

$$s^2 = \frac{\sum(R_t^2/C_t) - (\sum R_t M_t)^2/\sum(C_t M_t^2)}{m - 1} \quad (3.13)$$

où m est le nombre des captures examinées. Toutefois, au lieu de calculer les limites de confiance directement pour N , ainsi que le font Schumacher et Eschmeyer, il est préférable de les calculer pour $1/N$, plus symétriquement distribué (DeLury 1958). La variance de $1/N$, qui est un coefficient de régression, est :

$$\frac{s^2}{\sum C_t M_t^2} \quad (3.14)$$

Pour le calcul des limites de confiance de $1/N$ d'après (3.14), on utilise les valeurs de t qui correspondent à $m - 1$ degrés de liberté. Les limites de confiance de N s'obtiennent en inversant celles obtenues pour $1/N$.

3.9.4 MÉTHODE DE SCHNABEL. Schnabel (1938), dans sa courte formule, donne une approximation de l'estimation à probabilité maximale de N d'après recensements multiples :

$$N = \frac{\sum(C_t M_t)}{\sum R_t} = \frac{\sum(C_t M_t)}{R} \quad (3.15)$$

Cette estimation, comme (3.5), a une distribution asymétrique. Les limites de confiance (fondées sur l'hypothèse d'un mélange au hasard) peuvent être calculées en traitant R comme variable de Poisson et en utilisant la table de l'appen-

dice II, surtout quand R est petit. Pour R allant de moyen à grand, on peut tirer parti du fait que $1/N$ est distribué presque normalement avec la variance :

$$V(1/N) = \frac{R}{(\sum C_t M_t)^2} \quad (3.16)$$

À partir de l'erreur type estimée (la racine carrée de 3.16), on peut calculer les limites de confiance de $1/N$ en utilisant les valeurs de t pour la courbe normale. On inverse ensuite ces limites pour fournir à N un intervalle de confiance.

Chapman (1952, 1954) fait remarquer que le fait d'inverser une estimation de $1/N$ ne donne pas tout à fait la meilleure estimation de N lui-même. Pour (3.15), on peut recourir à un simple ajustement qui donne un meilleur résultat :

$$N = \frac{\sum(C_t M_t)}{R + 1} \quad (3.17)$$

Des limites approximatives de confiance pour (3.17) peuvent être obtenues en considérant R comme variable de Poisson (appendice II).

DeLury (1951) décrit une méthode itérative pour obtenir l'estimation de probabilité maximale réelle de N , mais il l'abandonna plus tard (1958) en faveur de (3.12) ci-dessus, en raison du fait que la méthode itérative dépendait trop largement du postulat de mélange aléatoire.

3.9.5 BIAIS STATISTIQUE. De même que les estimations de Petersen, celles d'après recensements multiples sont sujettes à un biais négatif lorsque la combinaison de poissons marqués et du nombre de ceux examinés devient trop faible. Ce biais n'a pas été spécifiquement analysé, à ma connaissance, mais il semble probable que, comme à la section 3.2.3, ce biais puisse être ignoré lorsque le nombre des recaptures est de 4 ou plus.

EXEMPLE 3.6 ESTIMATIONS DE SCHNABEL ET SCHUMACHER DES CRAPETS À OREILLES ROUGES DU LAC GORDY, INDIANA (extrait de Ricker 1958a, d'après Gerking 1953a).

Gerking (1953a) compara différentes estimations de population de divers crapets vivant dans un petit lac. Notre tableau 3.4 reproduit une partie de son tableau 3 relative à une fraction du stock de crapets à oreilles rouges (*Lepomis microlophus*). Comme cela se produit souvent, quelques poissons marqués moururent des suites de la capture et pour d'autres raisons; ces sujets sont soustraits du nombre marqué ce jour-là et, par conséquent, du nombre en liberté le jour suivant (M_t).

Les colonnes 2 et 5 du tableau 3.4 fournissent les estimations de Schnabel. La courte formule de Schnabel (3.15) donne $N = 10\,740/24 = 448$; la formule de Schnabel modifiée (3.17) donne $N = 10\,740/25 = 430$.

TABLEAU 3.4 Calcul des estimations de Schnabel et Schumacher pour crapets à oreilles rouges de 3 ans du lac Gordy, Indiana, d'après recaptures par trappes (données de Gerkin 1953a, tableau 3, n'utilisant que celles du 2 au 15 juin).

1	2	3	4	5	6	7	8
Nombre capturé C_t	Recap- tures R_t	Nombre marqué (moins retraits)	Poissons marqués en liberté M_t	$C_t M_t$	$M_t R_t$	$C_t M_t^2$	$R_t^2 C_t$
10	0	10	0	0	0	0	0
27	0	27	10	270	0	2 700	0
17	0	17	37	629	0	23 273	0
7	0	7	54	378	0	20 412	0
1	0	1	61	61	0	3 721	0
5	0	5	62	310	0	19 220	0
6	2	4	67	402	134	26 934	0,6677
15	1	14	71	1 065	71	75 615	0,0667
9	5	4	85	765	425	65 025	2,7778
18	5	13	89	1 602	445	142 578	1,3889
16	4	10	102	1 632	408	166 464	1,0000
5	2	3	112	560	224	62 720	0,8000
7	2	4	115	805	230	92 575	0,5714
19	3	...	119	2 261	357	269 059	0,4737
162	24	119	984	10 740	2 294	970 296	7,7452

Les colonnes 6 à 8 contiennent les produits requis pour l'estimation de Schumacher et l'erreur type de cette estimation. L'estimation de $1/N$ est $2\,294/970\,296 = 0,0023642$; d'où $N = 423$. La variance établie à partir de la ligne de régression est, d'après (3.13) :

$$s^2 = \frac{7,7452 - (2\,294)^2/970\,296}{14 - 1} = 0,17851$$

$$s = 0,42250$$

Et d'après (3.14) :

$$s_{1/N} = \sqrt{\frac{0,17851}{970\,296}} = 0,00042892$$

Comme $t = 2,160$ pour 13 degrés de liberté (Snedecor 1946, tableau 3.8), la gamme de confiance à 95% pour $1/N$ est de 2,16 fois ce qui précède, soit $\pm 0,0009265$. Les limites de confiance pour $1/N$ sont $0,0023642 \pm 0,0009265$ ou $0,0014377$ et $0,0032907$, et les réciproques donnent les limites pour N .

Ces estimations et leur intervalle de confiance estimé se résument comme suit :

Type d'estimation	N	Intervalle de 95%
Schnabel originale (d'après 3.15)	448	320-746 (d'après 3.16)
Schnabel modifiée (3.17)	430	
Schumacher (d'après 3.12)	423	304-696 (d'après 3.14)
Formule de pondération de DeLury	440	

Gerking (1953a) calcula une estimation d'après la formule de pondération de DeLury; n'utilisant que les données du tableau 3.4, elle apparaît à la dernière ligne du tableau ci-dessus. Dans ce tableau et dans des comparaisons semblables, les différences entre estimations sont faibles comparées aux intervalles de confiance.

3.10 ERREURS SYSTÉMATIQUES DANS LES RECENSEMENTS MULTIPLES

Dans les estimations de population élaborées à partir de recensements multiples, les erreurs systématiques peuvent revêtir des formes complexes, et en étudier théoriquement tous les effets serait une longue tâche. En général, toutes les sources d'erreur examinées plus tôt dans le présent chapitre doivent être également analysées ici. Trois d'entre elles sont de plus haute importance dans la méthode d'estimation par recensements multiples :

1° *Erreur due au recrutement.* Ceci peut parfois être évité par la méthode exposée précédemment, qui consiste à tenir compte de la croissance des poissons et à restreindre le marquage (ou le calcul) à une seule classe d'âge ou à quelque segment autrement limité de la population. Consulter pour des exemples Wohlschlag et Woodhull (1953). Une autre méthode de rectification consiste à porter sur graphique la tendance d'estimations successives de population et d'extrapoler par prolongement arrière jusqu'au temps zéro (exemple 3.7).

2° *Erreur due à la mortalité naturelle.* En l'absence de recrutement, une mortalité naturelle affectant également poissons marqués et non marqués a pour effet de rendre une estimation de Schnabel inférieure à l'importance initiale de la population, quoique supérieure à l'abondance finale de cette population. Si la mortalité naturelle est exactement compensée par le recrutement, l'estimation de Schnabel est supérieure à l'importance de la population puisque les recrues n'auront pas parmi elles de poissons marqués.

3° *Erreur due à la mortalité par pêche.* Ceci diffère du problème précédent en ce qu'il est généralement possible d'obtenir un relevé ou estimé des poissons marqués éliminés de cette façon et, si tel est le cas, ce nombre peut être soustrait du nombre des poissons marqués en liberté dans le lac. Les relevés des pêcheurs sont également une source supplémentaire de données pour l'estimation de population. Toutefois, à moins que le recrutement ne compense exactement la perte aux pêcheurs, l'estimation de population ne correspondra pas à la population initiale présente, ni même exactement à la population moyenne présente.

Les effets probables de ces erreurs et d'autres devraient être étudiés lors de chaque expérience séparément. Toutes choses étant égales, plus la période des recaptures sera courte, meilleures seront les estimations d'après la méthode de Schnabel; et c'est là un stimulant à une recherche plus intensive. (Quand l'expérience s'étend sur une longue période, on peut la scinder pour analyse par la méthode du « recensement ponctuel », si des étiquettes numérotées sont utilisées ou si les marques sont changées à intervalles.) Toutefois, une période de temps *trop* courte rend difficile une répartition au hasard des poissons marqués.

3.11 ESTIMATION DES PERTES NATURELLES ET DES ADDITIONS AU STOCK

Si mortalité naturelle ou émigration d'un stock se produisent au cours d'une expérience de recensement multiple, mais que l'on ne tienne pas compte des apports, une estimation de Schnabel tend à être inférieure à une estimation de Petersen, la première étant affectée par les pertes, alors que la seconde ne l'est pas. DeLury (1951) souligne que la différence entre ces deux estimations peut servir à évaluer l'amplitude du taux de perte dans le cours de l'expérience. La formule 1.19 page 292 de son ouvrage, peut servir à une estimation directe approximative.

D'un autre côté, on pourrait insérer dans le calcul de Schnabel des valeurs d'essai du taux de perte et ce, jusqu'à ce que l'on en découvre une qui rende l'estimation finale égale à une estimation préalable de Petersen (ou autre estimation non biaisée) de la population initiale.

Les estimations de Schnabel de $1/N$ établies à des jours successifs au cours d'une expérience tendent à s'élever avec le temps quand il y a pertes dans la population mais aucune addition. Donc, un autre critère possible pour la meilleure estimation d'essai de la mortalité naturelle serait celui éliminant cette tendance des estimations *quotidiennes* successives de $1/N$ (*non* des estimations cumulatives).

Si mortalité et recrutement (ou émigration et immigration) peuvent intervenir en même temps, DeLury (1958) démontre que les estimations des taux de mortalité et de recrutement peuvent être obtenus par une formule de régression multiple.

Malheureusement, les erreurs d'échantillonnage de toutes ces estimations tendent à être importantes, et la technique d'approximations de DeLury porte à croire qu'il serait rarement possible d'obtenir des valeurs utiles comme taux d'accession ou de perte dans le cadre de la méthode de Schnabel.

EXEMPLE 3.7 ESTIMATION DE SCHNABEL ET ESTIMATION CORRIGÉE EN FONCTION DU TEMPS DES MARIGANES DE L'ÉTANG FOOTS (extrait avec modification de Ricker 1948).

Lagler et Ricker (1942) donnent des estimations de population des diverses espèces de poissons de l'étang Foots, dans l'Indiana, d'après la méthode d'estimation de Schnabel. Les poissons furent capturés dans des trappes près de la rive, mais relâchés au large dans l'espoir qu'ils se mêleraient à la population

non marquée. Les recaptures se poursuivirent sur une période de 7 semaines au cours de l'été. Toutes les recaptures se firent par les mêmes trappes déjà utilisées dans la capture en vue du marquage puisque la pêche à la ligne durant cette période était négligeable. Le tableau 3.5 contient les données relatives aux mariganes blanches (*Pomoxis annularis*) de la partie nord de l'étang, données accumulées par périodes de 10 jours, de façon à réaliser au moins 3 recaptures par période et minimiser ainsi le biais statistique du type cité section 3.2.3. Les 5 premiers jours sont écartés en raison du mélange probablement incomplet ou du comportement anormal des poissons récemment marqués.

TABLEAU 3.5 Estimation du nombre des mariganes blanches dans la moitié septentrionale de l'étang Fools, dans l'Indiana (données d'après Lagler et Ricker 1942).

Mi-période (jours)	Recaptures		Estimation individuelle	$R_t \times 10^6$
	$C_t M_t$	R_t	$C_t M_t / (R_t + 1)$	$C_t M_t$
10,5	5 560	3	1 390	540
20,5	13 250	5	2 210	373
28,0	14 880	6	2 130	403
40,5	24 520	4	4 900	163
48,0	6 840	3	1 710	439
Total	65 050	21	2 960	-

L'estimation non pondérée directe de Schnabel, d'après (3.17), est de $65\,050/22 = 2\,960$ poissons. Les estimations tendent à s'élever au cours du déroulement de l'expérience. Cela peut n'être que simple variabilité d'échantillonnage, mais pourrait résulter soit d'une mortalité différente ou d'un comportement différent des poissons marqués. Il n'y a aucun moyen sûr de choisir entre ces facteurs, lesquels ne s'excluent évidemment pas mutuellement. On peut faire pour eux un ajustement semblable à la correction de Parker pour le recrutement dans les expériences de Petersen (section 3.3). Bien que ces données soient peut-être trop limitées pour être de quelque recours, la méthode est illustrée ci-après.

Des estimations successives de Petersen de la valeur $1/N$ apparaissent dans la dernière colonne du tableau 3.5. Elles sont établies par régression par rapport aux points centraux des périodes successives de 10 jours de l'expérience (dans la 3^e et la dernière période, le trappage n'avait lieu que durant les 5 premiers jours). Le coefficient de régression est de $-0,0475$ et l'ordonnée au temps 0 est de $523,6 \times 10^{-6}$. L'inversion de ce dernier donne 1 910 comme estimation de la population initiale. Ceci est de 1 050 inférieur à l'estimation de Schnabel, ce qui suggère que l'effet du temps est important dans cette situation.

3.12 MÉTHODE DE SCHAEFER POUR POPULATIONS STRATIFIÉES

Quand l'étude porte sur des poissons migrateurs ou diadromes, il arrive souvent que les poissons puissent être échantillonnés et marqués en un point donné de leur route de migration et récupérés plus tard à un autre endroit. Effectivement, la population est divisée en une série d'unités, chacune partiellement distincte des unités adjacentes. C'est là un exemple de *stratification*, que Chapman et Junge (1954) étudièrent à fond. La stratification peut aussi exister par rapport à l'espace, pour les poissons non migrateurs.

Nous notions précédemment que si l'échantillon du marquage *ou* l'échantillon de la recapture était constitué au hasard, on pourrait obtenir une estimation non biaisée (conforme) de la population totale par la méthode de Petersen. Mais si le marquage originel et l'échantillonnage des recaptures sont tous deux sélectifs, l'estimation de Petersen sera peut-être biaisée. Si marquage et recapture s'attachent tous deux à la même portion de la population, l'estimation de Petersen tend à être trop basse. Pour l'estimation proposée par Schaefer (1951a, b), le temps du marquage est divisé en périodes désignées ici par i et le temps de la recapture en périodes désignées par j . Nous avons donc :

- M_i nombre des poissons marqués durant la i^e période de marquage (T_α de Schaefer)
- M ΣM_i , nombre total marqué
- C_j nombre des poissons capturés et examinés durant la j^e période de recapture (C_i ou c_i de Schaefer)
- C ΣC_j , nombre total examiné
- R_{ij} nombre des poissons marqués dans la i^e période de marquage qui sont repris durant la j^e période de recapture ($m_{\alpha i}$ de Schaefer)
- R_i recaptures totales des poissons étiquetés durant la i^e période (m_α de Schaefer)
- R_j recaptures totales durant la j^e période (m_j de Schaefer)

Ces données sont disposées dans un tableau à double volet, ainsi qu'on peut le voir au tableau 3.6 de l'exemple 3.8. Pour chaque case du tableau, on fait une estimation de la portion de population disponible pour marquage durant la période i et disponible pour recapture durant la période j ; et la somme de ces estimations représente la population totale :

$$N = \Sigma N_{ij} = \Sigma \left(R_{ij} \cdot \frac{M_i}{R_i} \cdot \frac{C_j}{R_j} \right) \quad (3.18)$$

C'est la formule (32) de Schaefer (1951a, b).

L'analyse de Chapman et Junge démontre que (3.18) ne donne une estimation de probabilité maximale que dans les mêmes conditions auxquelles doit être soumise l'estimation de Petersen : c'est-à-dire lorsque soit l'étiquetage, soit l'échantillonnage subséquent en vue des recaptures, s'effectue sans biais. Toutefois, (3.18) donnera souvent une meilleure estimation que (3.5). C'est que (3.18) est conforme et que (3.5) ne l'est pas, dans la situation limitative où les « strates » successives étiquetées conservent leur identité séparée et

peuvent être traitées comme populations séparées. Dans ce cas, seules les cases diagonales d'un tableau du genre du tableau 3.6 seraient occupées, et la formule (3.18) devient la somme d'un certain nombre d'estimations de Petersen indépendantes (puisque dans ce cas $R_{ij} = R_i = R_j$).

Dans plusieurs situations pratiques subsistera une très grande distinction entre les groupes successifs de poissons étiquetés, de même que l'on observera un certain mélange entre les groupes (pour exemples voir Killick 1955). Cette situation intermédiaire est moins favorable à l'estimation de population que la séparation complète ou le mélange entièrement au hasard lors de l'étiquetage ou de la recapture; néanmoins, la formule (3.18) opère relativement bien dans de telles circonstances. Un autre avantage de la méthode de Schaefer est de pouvoir procurer des estimations de la population présente à des intervalles de temps successifs, à la fois au point d'étiquetage et au point de recapture.

Chapman et Junge (1954) proposent une autre estimation possible de N pour des populations stratifiées (leur estimation N_j), mais elle est plutôt encombrante et, pour être conforme, requiert les mêmes hypothèses que (3.18). En fait, Chapman et Junge démontrent qu'aucune estimation logique de N n'est possible si ni l'étiquetage ni l'échantillonnage subséquent ne capture une fraction constante des strates successives.

EXEMPLE 3.8. ESTIMATION D'UNE REMONTÉE DE SAUMONS NERKA D'APRÈS ÉTIQUETAGE ET RECAPTURE STRATIFIÉS (de Ricker 1959a d'après Schaefer 1951a).

La remontée de saumons nerka (*Oncorhynchus nerka*) dans la Birkenhead fut étiquetée près de Harrison Mills, en Colombie-Britannique, et les récupérations d'étiquettes eurent lieu sur les frayères à environ 200 milles en amont. Le tableau 3.6 montre la répartition de l'étiquetage et des recaptures. Les

TABLEAU 3.6 Recaptures de saumons nerka étiquetés au cours de semaines successives à Harrison Mills, réparties en fonction de la semaine de récupération en amont, ainsi que nombre total des poissons étiquetés chaque semaine (M_i) et nombre recapturé et examiné (C_j) (données extraites de Schaefer 1951a, tableau 3).

	Semaine d'étiquetage (i)								Poissons étiquetés repris	Total des recaptures	C_j/R_j
	1	2	3	4	5	6	7	8			
Semaine de recapture (j):									R_j	C_j	
1		1	1	3	19	6,33
2	...	3	11	5	19	132	6,95
3		2	7	33	29	11	82	800	9,76
4	24	79	67	14	184	2 848	15,48
5	5	52	77	25	159	3 476	21,86
6	1	3	2	3	9	644	71,56
7	2	16	10	1	1	30	1 247	41,57
8	1	7	7	6	5	...	26	930	35,77
9	3	3	2	8	376	47,00
Poissons étiquetés recapturés (R_i)	3	11	76	180	183	60	6	1	520		
Total des poissons étiquetés (M_i)	15	59	410	695	773	335	59	5			
M_i/R_i	5,00	5,36	5,39	3,86	4,22	5,58	9,83	5,00			

estimations du stock d'après la formule (3.18) sont données au tableau 3.7. Dans ce tableau, la dernière rangée indique l'abondance relative des poissons qui traversent le point d'étiquetage au cours de semaines successives, tandis que la dernière colonne donne le nombre approximatif atteignant les frayères au cours de semaines successives.

TABLEAU 3.7 Estimations des saumons nerka passant par Harrison Mills, calculées d'après la méthode de Schaefer (d'après Schaefer 1951a, tableau 4).

	Semaine d'étiquetage (<i>i</i>)								Total
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Semaine de recapture (<i>j</i>):									
1	32	34	34	100
2	...	112	412	134	658
3	98	366	1 736	1 093	453	3 746
4	2 002	4 720	4 377	1 209	12 308
5	589	4 388	7 103	3 049	15 129
6	386	829	604	1 198	3 017
7	321	2 807	2 320	409	208	6 065
8	193	967	1 057	1 198	1 758	...	5 173
9	544	595	525	1 664
Total	130	512	5 352	12 996	16 996	9 499	2 167	208	47 860

Schaefer note que, puisque les valeurs de M_i/R_i dans la dernière ligne du tableau 3.6 ne varient pas de beaucoup, une estimation de Petersen simple devrait être assez rapprochée du résultat au tableau 3.7. La somme de la colonne C_j est de $\Sigma C_j = 10\,472$ et la somme de la rangée M_i est de $\Sigma M_i = 2\,351$. L'estimation de Petersen est donc, d'après la formule 3.5 :

$$N = 10\,472 \times 2\,351 / 520 = 47\,340$$

contre les 47 860 du tableau 3.7. Un accord aussi proche serait peu fréquent.

3.13 CONTRIBUTION DE STOCKS SÉPARÉS À UNE PÊCHERIE COMMUNE

Si un certain nombre de conditions sont remplies, la technique du marquage peut être utilisée pour estimer la contribution de chacune des races de saumons d'un certain nombre de rivières à une pêcherie commune en mer. Le marquage se fait sur de jeunes poissons avant qu'ils ne quittent la rivière. Subséquemment, le rapport entre poissons marqués et non marqués est observé dans (a) la pêcherie concernée et (b) les divers cours d'eau où les migrants ont été marqués. Junge et Bayliff (1955) ont précisé les conditions à réunir pour une estimation sans biais, et celles-ci sont astreignantes, au point que les auteurs n'ont pas d'exemple d'une expérience satisfaisante à ce point de vue.

CHAPITRE 4. — STATISTIQUES DE POPULATION D'APRÈS EXPÉRIENCES DE MARQUAGE SUR DEUX INTERVALLES DE TEMPS OU PLUS, AVEC TAUX DE SURVIE CONSTANT

4.1 MARQUAGE PRÉCÉDANT PREMIÈRE SAISON DE PÊCHE

4.1.1 DEUX ANNÉES DE RECAPTURES. Quand les expériences de marquage se poursuivent sur deux années consécutives ou plus, ou que l'expérience d'une seule année est divisée en deux phases ou plus, il devient possible d'estimer le taux de survie de la population, en plus de son importance et de son taux d'exploitation. Le plus facile est quand le taux de survie ne varie pas entre les différentes périodes d'examen (encore qu'il puisse accuser des fluctuations saisonnières parallèles *au sein* de chaque période). Le présent chapitre donne les méthodes à suivre quand le taux de survie est constant et le chapitre qui suit traite des estimations quand le taux de survie fluctue.

Supposons des poissons marqués sur une courte période en début d'année. Au cours de cette même année et des années suivantes, ils sont exposés au même taux de mortalité par pêche et de mortalité naturelle que les poissons non marqués, taux ne variant pas sensiblement sur une certaine période d'années. Nous connaissons :

- M nombre des poissons marqués
- R_1 recaptures l'année du marquage
- $R_2, R_3, \text{ etc.}$, recaptures les années suivantes

Nous désirons connaître :

- S taux de survie d'une année à l'autre
- N_1 population en début d'année 1
- // taux d'exploitation

Le tableau 4.1 montre les valeurs anticipées de mortalité due à la pêche, de mortalité naturelle et de mortalité totale. C'est comme s'il s'agissait d'estimer la survie d'après la composition par âge, et on peut pour cela recourir aux différentes formules du chapitre 2, remplaçant les séquences d'âge $N_1, N_2, \text{ etc.}$, par les séquences de recaptures $R_1, R_2, \text{ etc.}$ Toutefois, les sources d'erreurs systématiques sont plutôt différentes. Ici, en effet, il n'y a pas lieu de se préoccuper des différences de recrutement d'une année à l'autre, étant donné que les recaptures d'années consécutives proviennent toutes d'un seul marquage connu. Par ailleurs il peut y avoir problèmes de perte de marques, signalement incomplet des marques et différences de comportement entre poissons marqués et non marqués ainsi que mentionné sections 4.3 et 4.4.

Par analogie avec les formules (2.1) et (2.2) nous pouvons admettre pour toute paire d'années consécutives de recaptures :

$$S = \frac{R_2}{R_1} \quad (4.1)$$

$$Z = -(\log_e R_2 - \log_e R_1) \quad (4.2)$$

TABLEAU 4.1 Mortalité et survie anticipées chez un stock de M poissons marqués en début d'année 1 et dont taux d'exploitation (u), prévision de mortalité naturelle (v) et donc taux de mortalité globale (A) ainsi que taux de survie (S) sont tous uniformes sur cinq années consécutives. Les mentions de la rangée des « recaptures » présentent les valeurs anticipées des recaptures R_1, R_2, \dots .

Année	1	2	3	4	5
Stock initial de poissons marqués	M	MS	MS ²	MS ³	MS ⁴
Recaptures	Mu	MuS	MuS ²	MuS ³	MuS ⁴
Mortalités naturelles	Mv	MvS	MvS ²	MvS ³	MvS ⁴
Mortalités totales	MA	MAS	MAS ²	MAS ³	MAS ⁴

Ici S est à peu près la moyenne géométrique des taux de survie des années 1 et 2, et Z la moyenne arithmétique des deux taux instantanés de mortalité. Quand les taux de mortalité sont identiques ces deux années, Z est l'estimation sans biais pour les deux.

4.1.2 RECAPTURES SUR UNE SÉRIE D'ANNÉES. Lorsqu'on dispose des recaptures de plus de deux années, il faut d'abord tracer la courbe logarithmique des recaptures en fonction du temps. S'il en découle une ligne droite, c'est signe d'un taux de survie constant durant la période étudiée. Dans ce cas, on pourra estimer S et Z d'après la pente de la droite. Les points pourront être pondérés selon le nombre des recaptures que chacun représente, mais si une certaine variation de F (donc aussi de Z) est possible entre les années, il peut être mieux d'affecter à chaque point le même poids.

Cette estimation de S étant définie, le stock de poissons marqués au début d'années successives est estimé à :

$$M, MS, MS^2, \dots \quad (4.3)$$

On peut additionner ces valeurs pour l'ensemble de l'expérience et diviser par le nombre des recaptures, donnant ainsi une estimation pondérée du taux moyen d'exploitation :

$$u = \frac{R_1 + R_2 + \dots + R_n}{M(1 + S + S^2 + \dots + S^{n-1})} \quad (4.4)$$

Si les données sur les recaptures de l'année de marquage font défaut ou sont imparfaites, il est toujours possible d'estimer S et u par rétrocalcul. Ainsi (4.4) deviendra :

$$u = \frac{R_2 + R_3 + \dots + R_n}{SM(1 + S + S^2 + \dots + S^{n-2})} \quad (4.5)$$

En utilisant (4.5) il est important de s'assurer que les influences, quelles qu'elles soient, qui ont rendu inutilisables les données de première année n'ont pas affecté durant cette année-là le taux de mortalité totale des poissons marqués. De telles influences n'affecteraient toutefois pas l'estimation de S , sinon pour augmenter l'erreur d'échantillonnage en diminuant le nombre des recaptures lui servant de base.

Comme il est difficile de marquer de grandes quantités de poissons en un court laps de temps, on a quelquefois calculé, pour chaque poisson recapturé, le nombre précis de jours en liberté entre marquage et recapture, et divisé les recaptures en semaines, mois et années sur cette base (e.g. Hickling 1938). Cela fonctionne particulièrement bien pour les pêcheries à l'année, donc sans variation saisonnière notable des probabilités de retour d'étiquettes. Il est également préférable que les dates d'étiquetage ne soient pas *trop* étalées. En pêcherie saisonnière toutefois, le potentiel de recapture des poissons étiquetés varie selon l'époque annuelle de mise en liberté, et tout mélange prononcé des dates de marquage insère un effet additionnel dans l'interprétation des retours d'étiquette.

EXEMPLE 4. | ESTIMATION DE SURVIE AVEC POISSONS MARQUÉS AVANT SAISON DE PÊCHE, AU COURS D'ANNÉES CONSÉCUTIVES (d'après Ricker 1948).

Voici les données d'une expérience hypothétique de marquage. Cinq mille poissons sont marqués juste avant la première saison de pêche, de façon bien répartie à travers la zone de pêche. La chronologie des recaptures est la suivante : 1^{re} année, 2 583; 2^e, 594; 3^e, 175; 4^e, 40; 5^e, 7 et 6^e, 0 — ces chiffres valant pour l'ensemble de la pêcherie.

L'élément d'information le plus manifeste de ces données est le fait que l'estimation du taux d'exploitation d'après relevés de première année soit $u = 2\,583/5\,000 = 0,517$. Pour obtenir le taux de survie, on porte sur graphique les logarithmes des recaptures et trace une ligne de régression prévisionnelle (fig. 4. 1). La ligne accuse une pente de $-0,608$ unité log par an, ce qui correspond à un taux de survie d'antilog $\bar{I},392 = 24,7\%$ par an (la formule (2.5) donne aussi 24,7%).

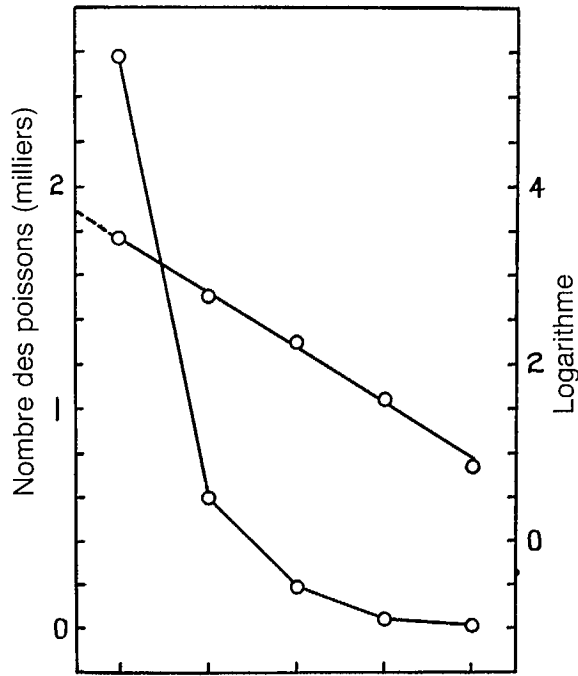


FIG. 4.1 Nombre des recaptures (ligne courbe) et leurs logarithmes (ligne droite) au cours d'années consécutives de l'exemple 4.1.

Une fois S obtenu, on peut dresser une table (tableau 4.2) semblable au tableau 4.1, se fondant sur 5 000 poissons marqués. Le taux moyen d'exploitation d'après (4.4) sera $u = 3\,399/6\,634 = 0,512$. Comme la mortalité totale est $A = 1 - 0,247 = 0,753$, il s'ensuit une prévision annuelle de mortalité naturelle de $\nu = 0,753 - 0,512 = 0,241$. Et d'après l'appendice I, $Z = 1,398$ $F = uZ/A = 0,95$ et $M = Z - F = 0,45$.

TABLEAU 4.2 Mortalité et survie chez une population sur base des recaptures indiquées à partir d'un stock initial de 5 000 poissons et en supposant des taux uniformes d'exploitation et de mortalité totale.

Année	1	2	3	4	5	Total
Stock initial de poissons marqués	5 000	1 235	305	76	18	6 634
Recaptures	2 583	594	175	40	7	3 399
Mortalités naturelles	1 182	336	54	18	6	1 596

EXEMPLE 4.2 SURVIE DE LA PLIE DE LA MER DU NORD ESTIMÉE SELON EXPÉRIENCES D'ÉTIQUETAGE (d'après Ricker 1958a).

Hickling (1938) a analysé l'expérience poussée d'étiquetage de plies anglaises effectuée de 1929 à 1932. Les opérations individuelles étaient menées sur des périodes n'excédant habituellement pas un mois, les recaptures demeurant de toute façon inscrites en fonction du nombre effectif de jours écoulés depuis la date d'étiquetage et groupées en séquences de 365 jours. Les données publiées séparent les recaptures en deux groupes : celles de première année et celles de toutes les années subséquentes.

Les données sur les plies marquées au large d'Héligoland en mai 1931 figurent au tableau 4.3. Le taux de recapture de première année augmente en fonction de l'augmentation de taille du poisson, passant de 4% à 45-50%. D'après la figure 27 de Hickling indiquant les recaptures de toutes les expériences, le taux de recapture de première année atteint normalement un plateau à 25-26 cm. Les plies de cette taille et plus peuvent très bien être considérées pleinement recrutées dans la pêcherie, même s'il y a possibilité que de plus maigres recaptures en petits poissons découlent en partie d'une plus grande mortalité à l'étiquetage ou d'une perte d'étiquettes plus élevée. Les chiffres de 45 à 50% sont toutefois appelés ici taux « apparent » d'exploitation des poissons entièrement vulnérables car il serait bon de vérifier la possibilité de toute erreur systématique avant de les accepter pleinement (voir ci-dessous).

TABLEAU 4.3 Plies marquées au large d'Héligoland en mai 1931 et recaptures par classes de 5 cm de long (d'après Hickling 1938, tableau 16).

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Classe de longueur	Nombre marqué	Recaptures de 1 ^{re} année	Taux apparent d'exploitation	Recaptures subséquentes	Taux apparent de survie	Taux apparent de survie (interpolé)	Taux apparent de mortalité totale	Prévision apparente de mortalité naturelle
<i>cm</i>	M	R ₁	<i>u'</i>	R ₂ +...	\bar{S}'	S'	A'	<i>v'</i>
15-19	249	9	0,036	10	0,527
20-24	300	66	0,220	21	0,241
25-29	342	154	0,450	43	0,218	0,230	0,770	0,320
30-39	112	56	0,500	11	0,164	0,189	0,811	0,311

Supposant un taux de survie constant d'une année à l'autre chez les poissons marqués *totalemment vulnérables*¹, sa valeur numérique est estimée colonne 6

¹ Hickling, à la suite de Thompson et Herrington (1930), estima la survie d'après les recaptures de tous les poissons marqués sans distinction de taille et obtint par conséquent un chiffre composite ne s'appliquant à aucune partie particulière du stock non plus qu'au stock dans son ensemble.

d'après la formule (2.4). Ces chiffres de survie sont estimés surtout d'après le rapport entre recaptures de première et de seconde année : ils appartiennent donc à une période où les poissons ont au moins six mois de plus en moyenne que lorsque le taux d'exploitation correspondant fut estimé (à partir des recaptures des 12 mois suivant immédiatement le marquage). Cela est indiqué au tableau 4.3 en insérant les premières estimations de survie dans les espaces séparant les estimations d'exploitation (colonne 6). Le rapport entre recaptures ultérieures et recaptures de première année diminue évidemment avec la taille au marquage, mais doit toutefois être entièrement stabilisé pour une taille de *marquage* inférieure à 25 cm après une demi-année de croissance (environ 2 cm) et *presque* stable pour les tailles de 2 ou 3 cm moindres. Donc le taux apparent de survie estimé de 0,241 pour la classe de 20 à 24 cm à l'étiquetage est sans doute très peu faussé, tandis que les estimations des deux classes supérieures devraient n'être nullement faussées (en raison d'une vulnérabilité incomplète). Le groupe de 15 à 19 cm, cependant, fournit une estimation de survie erronée (trop élevée) — bien que, l'exploitation étant inférieure, nous puissions normalement nous attendre à un taux de survie sensiblement plus élevé pour les petits poissons que pour les grands. Dans les deux dernières colonnes du tableau 4.3, les valeurs de v' (prévision apparente de mortalité naturelle) découlent d'une soustraction ($= A' - u'$). Les taux instantanés apparents de mortalité naturelle correspondants M' sont, d'après (1.4) et (1.13), de 0,61 et 0,64. Ces estimations sont beaucoup plus élevées que les valeurs de mortalité naturelle obtenues par d'autres méthodes, et semblent indiquer que peut s'être glissée, dans les expériences, une erreur systématique d'un ou plusieurs des types énumérés aux sections 4.3 et 4.4 qui suivent. Certaines de ces possibilités pourraient se vérifier à l'aide des recaptures de mois en mois et d'année en année (cf. exemple 4.3), mais les données sur les plies ne furent pas publiées de façon suffisamment détaillée pour ce faire.

4.2 MARQUAGE TOUT AU LONG DE LA PREMIÈRE SAISON DE PÊCHE, AVEC RECAPTURES SUR AU MOINS DEUX SAISONS

Dans les pêcheries à grande échelle de type 2 sur vaste superficie, il est difficile, voire impossible, de capturer et marquer un grand nombre de poissons en un court laps de temps répartis à peu près également parmi la population en cause, et le caractère saisonnier de la pêche ne s'accommode pas toujours non plus d'une division des recaptures par le nombre des « jours sur les lieux de pêche ». Il importe donc dans ces conditions de déterminer si les estimations de survie, etc., peuvent quand même s'établir lorsque, pour des raisons pratiques, le marquage s'effectue *durant* plutôt qu'*avant* la saison de pêche.

Si l'expérience a pour but l'estimation du taux de pêche, il est important que le marquage s'effectue de manière plutôt définie par rapport à l'incidence de mortalité dans la population. Idéalement, chez une population de poissons, taux de mortalité naturelle et taux de mortalité due à la pêche sont tous deux répartis également sur toute l'année, et il importe alors que le marquage se fasse à un rythme absolu régulier au long de l'année. Un tel groupe de poissons marqués serait analogue à des recrues d'une classe d'âge ralliant la pêcherie à un rythme absolu régulier au cours

de l'année. Si la pêche est plus saisonnière, il sera mieux et souvent plus facile de marquer les poissons à un rythme plus ou moins proportionnel aux débarquements hebdomadaires, ce qui correspond exactement à la situation ci-dessus, si la mortalité naturelle est négligeable ou répartie également. En général, on ne connaît que peu ou pas la répartition saisonnière de mortalité naturelle, de sorte que la situation idéale décrite sera souvent aussi valable qu'une autre. Toutefois, si la pêche est strictement saisonnière, il convient d'introduire des corrections selon la mortalité naturelle s'exerçant durant l'année ou pendant la saison de croissance.

4.2.1 RECAPTURES SUR PLUSIEURS ANNÉES. Les commentaires se limitent ici à la situation simple évoquée précédemment. Section 1.5.6, en effet, l'on démontre que si Z et A représentent respectivement les taux instantanés et annuels de mortalité totale dans une pêche de type 2, la mortalité chez les poissons recrutés ou marqués à un rythme absolu constant serait de $(Z - A)/Z$. Parmi eux, la fraction F/Z ou u/A serait éliminée par capture et la fraction M/Z ou v/A par mortalité naturelle. Sur ces bases, on peut dresser un tableau (4.4) indiquant capture et mortalité totale pour toutes les années en cause.

TABLEAU 4.4 Mortalité et survie d'un stock de poissons marqués durant l'année 1, le taux de mortalité annuelle étant égal à A et le taux de survie à S . Dans l'année 1, la mortalité réelle sera $(Z-A)$ et la survie A/Z (voir texte). Toutes les entrées sont des fractions du nombre des poissons marqués durant l'année 1.

Année	1	2	3	4	5
Poissons marqués et en liberté au début de l'année	...	$\frac{A}{Z}$	$\frac{SA}{Z}$	$\frac{S^2A}{Z}$	$\frac{S^3A}{Z}$
Recaptures	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{u(Z-A)}{AZ} \\ \frac{F(Z-A)}{Z^2} \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{uA}{Z} \\ \frac{FA^2}{Z^2} \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{uSA}{Z} \\ \frac{FA^2S}{Z^2} \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{uS^2A}{Z} \\ \frac{FA^2S^2}{Z^2} \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{uS^3A}{Z} \\ \frac{FA^2S^3}{Z^2} \end{array} \right.$
Mortalités naturelles	$\frac{v(Z-A)}{AZ}$	$\frac{vA}{Z}$	$\frac{vSA}{Z}$	$\frac{vS^2A}{Z}$	$\frac{vS^3A}{Z}$
Mortalités totales	$\frac{Z-A}{Z}$	$\frac{A^2}{Z}$	$\frac{SA^2}{Z}$	$\frac{S^2A^2}{Z}$	$\frac{S^3A^2}{Z}$

Un trait intéressant et quelque peu inattendu de ce tableau concerne les recaptures. Afin de tracer une courbe de capture se rapportant à l'année de marquage pour montrer directement le taux de survie, il sera nécessaire d'ajuster le nombre des recaptures de première année. On serait d'abord porté à doubler leur nombre puisque, si les poissons sont marqués à un rythme égal au long de la saison, on peut en conclure qu'ils ne seront soumis en moyenne qu'à la moitié de la mortalité de ceux présents depuis le début de la saison. Toutefois, pour que le nombre des recaptures de première année (R_1) puisse s'insérer dans la série

géométrique des années suivantes ($R_2, R_3, \text{etc.}$), il doit évaluer $M'uA/SZ$ (M' étant le nombre des poissons marqués). Comme R_1 est en fait égal à $M'u(Z - A)/AZ$, le facteur par lequel R_1 doit être multiplié pour atteindre une valeur s'insérant dans la série est :

$$\frac{AZ}{M'u(Z - A)} \times \frac{M'uA}{SZ} = \frac{A^2}{S(Z - A)} \quad (4.6)$$

Par conséquent, avant de tracer la courbe de capture, les récupérations de première année doivent être multipliées par $A^2/S(Z - A)$.

Comparons maintenant les deux quantités :

$$\frac{R_1 A^2}{S(Z - A)} \quad (4.7)$$

$$\frac{R_2 + R_3 + \dots}{S + S^2 + \dots} \quad (4.8)$$

L'une et l'autre représentent le nombre des recaptures de première année auxquelles on pourrait s'attendre si l'étiquetage avait été exécuté en début de première année plutôt qu'au long de l'année. L'expression (4.7) est calculée à partir du nombre réel des recaptures de première année, alors que (4.8) découle des recaptures d'années subséquentes — avec taux instantané uniforme de mortalité dans les deux cas.

Si la comparaison démontre que les récupérations de première année ne correspondent pas à celles d'années subséquentes, cela suggère la présence d'erreur de type C décrite section 4.4. Si cependant le point corrigé de l'année 1 est proche de la ligne se rapportant aux années suivantes, il faut trouver la meilleure estimation combinée du taux d'exploitation. Le moyen le plus simple en est de combiner deux estimations distinctes. D'après le tableau 4.4 nous avons pour l'année 1 :

$$u = \frac{R_1 AZ}{M'(Z - A)} \quad (4.9)$$

Et par conséquent :

$$F = \frac{R_1 Z^2}{M'(Z - A)} \quad (4.10)$$

Pour les recaptures d'années suivantes nous pouvons adopter une modification de la formule (4.5) pouvant facilement découler de la comparaison entre le tableau 4.4 et le tableau 4.1 :

$$u = \frac{Z(R_2 + R_3 + \dots + R_n)}{AM'(1 + S + S^2 + \dots + S^{n-2})} \quad (4.11)$$

$$F = \frac{\mu Z}{A} = \frac{Z^2(R_2 + R_3 + \dots + R_n)}{A^2 M'(1 + S + S^2 + \dots + S^{n-2})} \quad (4.12)$$

Les deux estimations de F , (4.10) et (4.12), peuvent être ramenées arithmétiquement à une moyenne en pondérant chacune selon le nombre total des recaptures en jeu : viz. R_1 et $(R_2 + R_3 + \dots + R_n)$ respectivement.

4.2.2 RECAPTURES SUR DEUX ANS. Lorsque le marquage se poursuit au long d'une année et que l'on n'obtient des recaptures que sur deux années (année de marquage et suivante), le calcul d'un taux de survie devient aléatoire car il n'y a aucun contrôle de son uniformité. Toutefois, si l'on suppose qu'il est uniforme et que M' représente le nombre des poissons marqués durant l'année 1, et R_1 et R_2 , le nombre de ces poissons recapturés durant l'année 1 et l'année 2 respectivement, les données disponibles sont d'après le tableau 4.4 :

$$\frac{R_1}{M'} = \frac{\mu(Z - A)}{AZ} = \frac{F(Z - A)}{Z^2} \quad (4.13)$$

$$\frac{R_2}{M'} = \frac{\mu A}{Z} = \frac{FA^2}{Z^2} \quad (4.14)$$

Divisant (4.14) par (4.13) nous avons :

$$\frac{R_2}{R_1} = \frac{A^2}{Z - A} \quad (4.15)$$

Le membre droit de cette équation est une simple fonction de S ou Z que l'on peut trouver directement à l'appendice 1.

En raison de l'incertitude de cette méthode, il est désirable d'effectuer le marquage sur deux années successives quand on ne s'attend à un grand nombre de recaptures qu'une année après celle du marquage.

4.3 ERREURS SYSTÉMATIQUES : TYPES A ET B

Les commentaires généraux sur les différents types d'erreurs systématiques du chapitre 3 peuvent également s'appliquer aux expériences servant à estimer le taux de survie. Certains types d'erreurs revêtent une importance et un intérêt particuliers lorsque les recaptures s'étendent sur une longue période. On peut les classer selon leurs effets sur les diverses statistiques à estimer.

4.3.1 ERREURS DE TYPE A. Il y a des sources d'erreur qui affectent l'estimation du taux de pêche mais non l'estimation de la mortalité totale ou de la survie. Dans cette catégorie se situent (1) mortalité d'un nombre considérable de poissons ou perte de leurs étiquettes peu après marquage ou étiquetage et (2) rapport incomplet des marques ou étiquettes trouvées par les pêcheurs (supposant ces

rapports également fidèles ou non durant toutes les années de l'expérience). Des erreurs du genre ont à peine besoin d'autres commentaires. Si le poisson meurt juste après marquage, le taux apparent d'exploitation dégagé sera inférieur au taux réel ; le taux réel est égal au taux apparent divisé par le rapport entre le nombre des poissons qui survivent aux effets du marquage et le nombre total des poissons libérés. D'autre part, si les rapports sont incomplets, le taux réel d'exploitation sera égal au taux apparent divisé par la fraction signalée. Il est clair que les estimations de mortalité totale et de survie ne sont affectées par aucune de ces erreurs puisque dans les formules (4.1) et (4.2) le nombre des poissons marqués n'apparaît pas. On doit faire un effort particulier pour déceler les erreurs possibles de ces deux types puisque les données de l'expérience ne les signalent en rien. Ainsi, pour vérifier mortalité au marquage ou perte immédiate d'étiquettes, on peut se servir de poissons offrant divers degrés de vigueur apparente ou marqués de différente manière ; on peut également garder le poisson sous observation. Pour contrôler la fidélité des pêcheurs à faire rapport des retours d'étiquettes ou de recapture par dispositifs mécaniques, on peut soumettre une partie de la prise à des observateurs entraînés, pratique d'ailleurs toujours souhaitable. Une série détaillée de corrections du genre a été dressée pour expériences d'étiquetage de sardines (voir Clark et Janssen 1945a, b ; Janssen et Aplin 1945).

4.3.2 ERREURS DE TYPE B. Un second groupe d'erreurs comprend celles affectant l'estimation de mortalité totale mais non l'estimation du taux de pêche. Nous retrouvons ici (1) toute perte d'étiquette détachée du poisson à un taux instantané régulier au long de l'entière période d'expérience, (2) une mortalité additionnelle des poissons étiquetés ou marqués, uniformément répartie dans le temps et (3) l'émigration, uniformément répartie dans le temps, des poissons hors des lieux de pêche. Les effets de l'un ou l'autre de ces trois facteurs sont en général comparables à ceux de la mortalité naturelle. Supposons que la perte se manifeste à un taux instantané U , donnant un taux global instantané de disparition de $F + M + U = Z'$ comparé au taux réel de mortalité $F + M = Z$. Le taux annuel de disparition correspondant à Z' sera A' , supérieur au taux de mortalité A . Le taux apparent d'exploitation (taux de recapture des poissons étiquetés ayant conservé leur étiquette) est par exemple $u' = FA'/Z'$. Évidemment, le taux de pêche F est égal à $u'Z'/A'$ tout autant qu'à uZ/A ; et puisque u' , Z' et A' sont tous fournis par les données de l'expérience, il sera possible de réaliser une estimation sans biais de F .

Souvent, on pourra obtenir une estimation de population indépendante de Z et A à partir de l'analyse des âges du poisson de la prise. Une estimation satisfaisante de Z par ce moyen et de F par expérience de marquage permet un tableau complet non biaisé de la mortalité chez la population.

Une autre variante d'erreur de type B se manifeste lorsque les étiquettes ou marques se perdent ou disparaissent de façon continue mais à rythme irrégulier. Par exemple, le taux de disparition des étiquettes pourra s'accélérer avec le temps à

mesure qu'elles se détachent, au point qu'après 2 ou 3 ans il reste très peu de poissons avec étiquettes, même si plusieurs vivent en réalité (sans leur étiquette) beaucoup plus longtemps. Ce genre de situation se refléterait par une courbe de recapture non rectiligne, c'est-à-dire une courbe du logarithme des recaptures par rapport au temps, convexe vers le haut. Ou encore, les étiquettes fixées moins solidement peuvent se détacher rapidement au début, causant ralentissement du taux de pertes d'étiquettes en général et se traduisant par une courbe de recapture concave vers le haut. Si dans ces circonstances le taux d'accélération ou de décélération est uniforme, les différences entre logarithmes successifs de recaptures s'inscriront en séquence linéaire par rapport au temps, et cette seconde ligne dérivée pourra servir de base à l'estimation sans biais du taux de pêche. Cette dernière pourra se calculer de la façon qu'on vient de décrire, ou plus simplement, mais avec moins de précision, en utilisant l'une des méthodes graphiques décrites section 4.5. De même, toute relation empirique dérivant de la tendance notée des recaptures pourra être utilisée, mais avec moins de sûreté peut-être que lorsque la formule décrit une situation théorique aisément saisissable. Ainsi Graham (1938a) adapta une droite aux logarithmes des logarithmes du nombre des recaptures et extrapola vers l'arrière le long de cette droite.

Une comparaison du taux apparent de mortalité totale, obtenu par ablation des nageoires ou étiquetage, avec la valeur de ce taux d'après courbe de capture, est sans doute le meilleur moyen de découvrir tout genre d'erreur de type B. Si cela est impossible, il sera bon de comparer les taux de survie estimés selon différents types de marques ou d'étiquettes pour voir s'il apparaît quelque différence. Il pourra également être utile d'examiner un grand nombre de poissons pour trace d'étiquette disparue, bien que, ce genre de meurtrissure connaissant souvent cicatrisation rapide, aucune estimation quantitative de perte ne puisse habituellement s'obtenir de cette façon.

EXEMPLE 4.3 POISSONS MARQUÉS AVANT LA SAISON DE PÊCHE, AVEC RÉCUPÉRATION INCOMPLÈTE D'ÉTIQUETTES (d'après Ricker 1948).

Les données sur la récupération d'étiquettes de l'exemple 4.1 peuvent servir à illustrer la situation où la recherche d'étiquettes parmi les poissons capturés est incomplète. Supposons par exemple les étiquettes en question sous forme de plaques métalliques internes que des aimants installés en usine décèlent plus ou moins bien. Des essais avec ces aimants ont révélé au cours d'années successives une efficacité de 0,88, 0,70, 0,92, 0,90 et 0,82. La situation serait semblable si les recaptures se faisaient par prise expérimentale plutôt que commerciale, et que le poisson ne soit pas tué; les chiffres que nous venons de donner représenteraient alors les tailles relatives de ces captures au cours d'années successives. Dans un cas comme dans l'autre, une correction s'impose pour tenir compte des variations de taille de la prise effectivement examinée; c'est dire que la somme des recaptures annuelles doit se ramener à une base d'efficacité à 100% ou à celle d'une certaine taille standard de la prise (cf. Jackson 1939).

Dans l'exemple cité, le nombre ajusté des recaptures de première année est $2\ 583/0,88 = 2\ 930$; les années suivantes donneront de la même manière : 848, 190, 44 et 8 respectivement. Ces chiffres corrigés peuvent désormais s'insérer dans l'expression (2.5), donnant :

$$S = \frac{1\ 332}{4\ 020 + 1\ 332 - 1} = 0,249$$

On obtiendra une estimation un peu meilleure en adaptant une droite aux logarithmes des valeurs corrigées, pondérant chaque point comme nombre *non corrigé* des recaptures sur lesquelles il se fonde. On trouve le taux d'exploitation comme à l'exemple 4.1, mais en employant les chiffres ajustés.

EXEMPLE 4.4. ERREUR DE TYPE B DANS DES EXPÉRIENCES D'ÉTIQUETAGE DE FLÉTANS (extrait avec modification de Ricker 1948).

Les expériences d'étiquetage de Thompson et Herrington (1930) sont reprises dans les exemples 5.4 et 5.5 du chapitre suivant pour l'estimation du taux total de disparition d'étiquettes ainsi que du taux de pêche chez le flétan totalement vulnérable des fonds au sud du cap Spencer. Dans l'exemple 2.8, le taux de survie fut estimé d'après la courbe de capture du flétan pêché pour étiquetage. Nous comparons ici ces estimations :

Année	Méthode	Taux instantané de			
		Taux apparent de survie	Perte totale	Pêche	Mortalité naturelle et autres pertes
		S'	Z'	F	M + U
1926	Étiquetage	0,331	1,11	0,57	0,54
1927	Étiquetage	0,320	1,14	0,51	0,63
		Taux de survie S	Taux de mortalité Z		
	Courbe de capture	0,47	0,76		

Le taux de survie de 47% fut obtenu d'après la distribution de taille des poissons étiquetés en 1925 et 1926 et l'on en arrive à peu près au même chiffre à partir du nombre relatif des flétans utilisés par Dunlop pour déterminer les âges (Thompson et Bell 1934, p. 25). Comme indiqué à l'exemple 2.8, l'effort total de pêche fut remarquablement stable durant la période de 1921 à 1927, de sorte que la survie de 47% obtenue à partir de la distribution des âges devrait être en tout point comparable au 32 ou 33% découlant de la récupération des étiquettes.

Même sans ce recoupement, les valeurs ci-dessus de M + U qui s'avèrent absolument trop élevées comme taux réel de mortalité naturelle des poissons à longue vie indiqueraient, outre cette mortalité naturelle, une autre cause de disparition des poissons étiquetés. La seule possibilité qui reste est une erreur de type B durant la période d'étiquetage, résultat d'une perte continue d'étiquettes ou d'un

mouvement des poissons marqués hors de la pêcherie. Supposant réel le taux de mortalité de 0,76 fondé sur la fréquence des âges, les taux instantanés de perte requis peuvent se calculer par différence et sont : $1,11 - 0,76 = 0,35$ pour 1926 et $1,14 - 0,76 = 0,38$ pour 1927. La perte d'étiquettes étant considérée peu fréquente dans ce genre d'expérience, le déplacement des poissons étiquetés hors des zones de pêche explique probablement la plupart de ces pertes. Cela est d'ailleurs assez plausible car le flétan se déplace beaucoup et on le retrouve, clairsemé, sur un espace beaucoup plus vaste du fond de la mer que sur les lieux de pêche habituellement fréquentés. Dans la nature, les déplacements hors des limites des lieux de pêche se trouvent vraisemblablement compensés par un retour vers ces lieux, mais il semble que pendant un an ou deux après marquage, les départs des poissons marqués l'emporteraient sur ses retours et ce sont précisément ces années-là qui déterminent surtout les taux de survie aux exemples 5.4 et 5.5.

4.4 ERREURS SYSTÉMATIQUES : TYPE C

Un troisième groupe d'erreurs comprend celles empêchant, dans l'estimation soit de la mortalité totale, soit du taux de pêche, l'utilisation directe des recaptures de première année mais non des années suivantes. On peut mentionner ici (1) le comportement anormal des poissons marqués ou étiquetés durant la saison de marquage et (2) la dissémination non aléatoire des poissons marqués au sein de la population générale durant l'année de marquage, alliée à la répartition non aléatoire (peut-être seulement temporaire) de l'effort de pêche. Dans l'un ou l'autre cas, les poissons marqués pourront être ou plus ou moins vulnérables à la capture durant l'année de marquage qu'au cours d'années subséquentes, mais on présume qu'ils auront retrouvé leur comportement normal vers le début de l'année qui suit le marquage, année où effort de pêche et sujets marqués devront être répartis au hasard.

Les erreurs de type C peuvent être sérieuses quand peu de recaptures dépassent l'année de marquage. Par contre, si d'assez bons nombres de poissons sont recapturés pendant les deux ans au moins qui suivent l'année de marquage, l'erreur de type C est certes ennuyeuse puisqu'elle complique l'estimation du taux de pêche, mais elle n'en fausse pas le résultat.

4.4.1 POISSONS MARQUÉS JUSTE AVANT LE DÉBUT DE LA SAISON DE PÊCHE. Un modèle de cette méthode apparaît au tableau 4.5. Le taux de pêche de première année pour poissons marqués (F_1) est soit plus élevé soit plus bas que celui des autres années (F_2). Par conséquent, taux d'exploitation (u_1), prévision de mortalité naturelle (v_1) et taux de mortalité totale (A_1) de première année diffèrent tous des statistiques correspondantes d'années subséquentes. L'estimation du taux de mortalité (A_2) selon les recaptures de poissons marqués, après la première année, devrait refléter le taux réel de mortalité de la population. Pour calcul du taux de pêche nous partons de l'hypothèse d'un taux instantané de mortalité naturelle (M)

égal la première année aux années suivantes. Toutefois, on ne peut établir d'équation directe à ce propos en raison de la relation exponentielle entre A et Z et il faut procéder par essais successifs.

TABLEAU 4.5 Mortalité et survie d'une population de poissons marqués où taux d'exploitation (u_1), mortalités naturelles (v_1) et mortalités totales (A_1) sont différents la première année de toutes les années suivantes (u_2, v_2, A_2), mais sont identiques ensuite d'une année à l'autre. Un nombre unitaire de poissons fut marqué juste avant l'année 1.

Année	1	2	3	4
Population initiale	i	S_1	S_1S_2	$S_1S_2^2$
Recaptures	$\left\{ \begin{array}{l} u_1 \\ \frac{F_1A_1}{Z_1} \end{array} \right.$	u_2S_1	$u_2S_1S_2$	$u_2S_1S_2^2$
		$\frac{F_2A_2S_1}{Z_2}$	$\frac{F_2A_2S_1S_2}{Z_2}$	$\frac{F_2A_2S_1S_2^2}{Z_2}$
Mortalités naturelles	v_1	v_2S_1	$v_2S_1S_2$	$v_2S_1S_2^2$
Mortalités totales	A_1	A_2S_1	$A_2S_1S_2$	$A_2S_1S_2^2$

Au tableau 4.5, la fraction des recaptures de l'année 2 représentée par u_2S_1 apparaît dans les données de l'expérience comme R_2/M' , où M' est le nombre marqué, ce qui donne :

$$u_2 = \frac{R_2}{S_1M'}$$

Si l'on utilise les données de toutes les années ultérieures, l'expression devient par analogie avec (4.5) :

$$u_2 = \frac{R_2 + R_3 + R_4 + \dots + R_n}{S_1M'(1 + S_2 + S_2^2 + \dots + S_2^{n-2})} \quad (4.16)$$

Dans ces équations on connaît tout sauf S_1 .

On peut réaliser une autre estimation un peu moins directement. Nous disposons en effet des données nécessaires à l'évaluation de :

$$u_1 = \frac{R_1}{M'}$$

D'après (1.13) :

$$F_1 = \frac{u_1Z_1}{A_1} = \frac{R_1Z_1}{M'A_1}$$

On sait que le taux de mortalité naturelle M est égal à $Z_1 - F_1$, et M étant identique la seconde et première année, il en découle que $F_2 = Z_2 - M$. D'après (4.13) et avec substitution :

$$\begin{aligned} u_2 &= \frac{F_2 A_2}{Z_2} = \frac{A_2}{Z_2} (Z_2 - M) \\ &= \frac{A_2}{Z_2} (Z_2 - Z_1 + F_1) \\ &= \frac{A_2}{Z_2} \left(Z_2 - Z_1 + \frac{R_1 Z_1}{M' A_1} \right) \end{aligned} \quad (4.17)$$

Dans cette expression, A_2 et Z_2 , R_1 et M' sont tous obtenus directement de l'expérience, alors que Z_1 et A_1 sont directement liés à S_1 , inconnu de l'équation (4.16). Ainsi, pour toute valeur d'essai de Z_1 (ou A_1 ou S_1), on peut calculer u_2 à la fois selon (4.16) et (4.17), et des essais successifs fourniront une valeur acceptable rendant les deux estimations identiques.

4.4.2 POISSONS MARQUÉS TOUT AU LONG DE LA SAISON DE PÊCHE. Quand le marquage se poursuit *tout au long* de la première année comme au tableau 4.4, il faut modifier légèrement le procédé qu'on vient de décrire. Ici F_1 sera le taux instantané de mortalité due à la pêche de première année, mais ne s'appliquera directement qu'aux poissons marqués au tout début de la saison. Le taux instantané de mortalité totale applicable à ce poisson sera $F_1 + M = Z_1$. D'après le tableau 4.4, la mortalité totale de première année pour l'ensemble du groupe des poissons marqués est $(Z_1 - A_1)/Z_1$, alors que les survivants sont représentés par A_1/Z_1 . Il est donc possible d'estimer u_2 de la façon suivante :

$$u_2 = \frac{R_2 Z_1}{M' A_1}$$

ou, si l'on tient compte de toutes les recaptures après l'année 1 et par analogie avec (4.11) :

$$u_2 = \frac{Z_1(R_2 + R_3 + R_4 + \dots + R_n)}{A_1 M' (1 + S_2 + S_2^2 + \dots + S_2^{n-2})} \quad (4.18)$$

Les recaptures de première année, en tant que fraction de la totalité des poissons marqués, seront :

$$\frac{R_1}{M'} = \frac{F_1}{Z_1} \left(\frac{Z_1 - A_1}{Z_1} \right)$$

D'où l'on peut déduire F_1 et procéder comme en (4.17) :

$$u_2 = \frac{A_2}{Z_2} \left(Z_2 - Z_1 + \frac{R_1 Z_1^2}{M' (Z_1 - A_1)} \right) \quad (4.19)$$

Le taux d'exploitation u_2 peut maintenant être évalué comme avant. (On gagne du temps en sachant que si (4.18) s'avère plus grand que (4.19), c'est que la valeur d'essai de Z_1 est trop grande.)

4.4.3 DÉTECTION DES ERREURS DE TYPE C. Il est facile de déceler les erreurs de type C. Si le marquage est effectué juste avant la saison de pêche, l'erreur apparaîtra sur un graphe de logarithmes de recaptures d'années successives comme un déplacement du point de première année au-dessus ou au-dessous de la droite traversant les points d'années suivantes. Si le marquage est fait durant la saison de pêche, les recaptures de l'année 1 devront d'abord être multipliées par $A_2^2/S_2(Z_2 - A_2)$ avant de prendre le logarithme et de le porter sur graphique (section 4.2.1).

Si l'erreur de type B (perte continue d'étiquettes, etc.) apparaît en même temps que celles de type C, il faut alors dans les calculs qui précèdent utiliser taux *apparents* de survie et de mortalité plutôt que taux réels, pour obtenir une estimation sans biais de F_2 .

EXEMPLE 4.5 POISSONS MARQUÉS TOUT AU LONG DE LA SAISON DE PÊCHE, AVEC MORTALITÉ DE PREMIÈRE SAISON NON REPRÉSENTATIVE (d'après Ricker 1948).

Supposons une population de 1 500 poissons marqués durant la saison de pêche. Les recaptures sont : même année, 450; 2^e année, 312; 3^e année, 125; 4^e année, 50 et 5^e année, 20. Il est probable que si les données d'années subséquentes étaient disponibles, elles fourniraient des captures additionnelles. Par conséquent, l'expression (2.5) ne peut servir à estimer le taux de survie, mais (2.7) ou une droite de régression y suppléeront. Le taux de survie après première année est $S_2 = 195/487 = 0,400$, $A_2 = 0,600$ et $Z_2 = 0,916$. Les poissons avaient été prélevés, marqués et relâchés parmi des bancs soumis à une pêche active, ce qui permet de croire que la mortalité de première année était trop élevée pour être représentative de la population dans son ensemble. Pour vérifier cette hypothèse, nous estimons $450A_2^2/S_2(Z_2 - A_2) = 1\,282$ et, constatant qu'il est supérieur à $312/S_2 = 780$, nous concluons que nos doutes étaient justifiés (cf. fig. 4.2). Il est donc nécessaire de se fonder sur les recaptures de deuxième année et d'années subséquentes pour obtenir une estimation du taux de pêche.

Par les équations (4.18) et (4.19), nous choisissons des valeurs d'essai de Z_1 et obtenons les chiffres suivants :

valeur d'essai de Z_1	1,00	1,20	1,22	1,24
u_2 d'après (4.18)	0,329	0,357	0,360	0,363
u_2 d'après (4.19)	0,479	0,379	0,369	0,358

L'interpolation graphique entre les deux derniers donne 1,233 comme meilleure estimation de Z_1 et 0,362 comme meilleure estimation de u_2 . D'après cette dernière, le taux de pêche est $F_2 = 0,362 \times 0,916/0,600 = 0,533$; et $M_2 = 0,916 - 0,533 = 0,363$.

Il est possible de vérifier la valeur de u_2 obtenue ci-dessus par calcul d'approximation. S'il n'y avait aucune mortalité naturelle la première année, les survivants en début de deuxième année seraient $1\ 500 - 450 = 1\ 050$; d'où l'estimation minimale de u_2 devient $312/1\ 050 = 0,297$ et la valeur maximale de v_2 est $0,600 - 0,297 = 0,303$. Mais la fraction des poissons marqués la première année, qui disparaissent par mortalité naturelle la même année, devrait équivaloir à environ la moitié de ce chiffre, puisqu'ils ont rallié la population en nombre régulier au long de la saison. Donc, une prévision raisonnable de mortalité naturelle la première année, parmi tous les poissons marqués, sera de $0,303/2 = 0,152$, et les mortalités réelles de $0,152 \times 1\ 500 = 228$. Une meilleure estimation de u_2 sera donc $312/(1\ 500 - 450 - 228) = 0,38$, ce qui est voisin du $0,362$ obtenu au paragraphe précédent. Ce calcul approximatif devrait donner d'assez bons résultats tant que v_2 demeure, disons, inférieur à $0,4$.

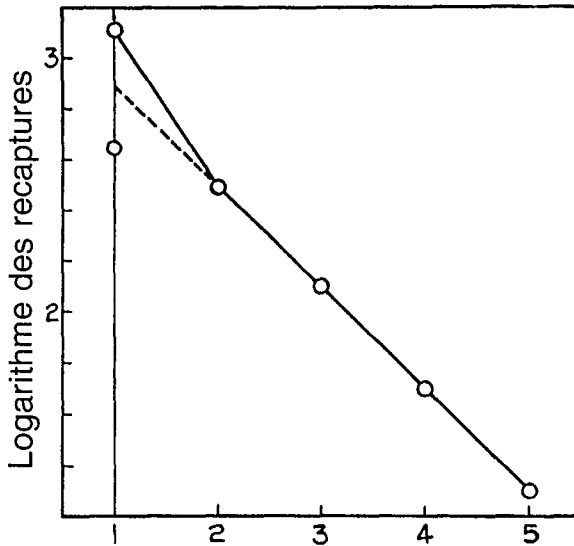


FIG. 4.2 Logarithmes des recaptures de poissons marqués au cours des années successives de l'expérience, exemple 4.5. Le point le plus bas de l'année 1 représente le logarithme réel du nombre des recaptures; le point le plus élevé représente le logarithme de $A_2/S(Z-A)$ fois les recaptures. Il devrait se trouver dans le prolongement des points des recaptures des années suivantes s'il n'y avait pas d'erreur de type C.

On peut maintenant, si l'on veut, dresser un tableau similaire au tableau 4.5, indiquant population et mortalité naturelle parmi les 1 500 poissons étiquetés au cours d'années successives :

Année	1	2	3	4	5
Population initiale	862	345	138	55
Capture	450	312	125	50	20
Mortalités naturelles	188	205	82	33	13
Mortalités totales	638	517	207	83	33

Une autre cause d'augmentation (ou diminution) des retours la première année serait l'impossibilité de marquer les poissons à un taux proportionnel à celui des débarquements de la pêcherie. Ainsi, s'il se faisait relativement plus de marquage en début de saison, le taux d'exploitation des poissons marqués durant l'année de marquage serait supérieur à $F(Z - A)/Z^2$. Cet état de choses s'apparenterait, quant à ses effets sur les retours, à la situation qu'on vient de considérer et pourrait se traiter de même manière, sauf que la mortalité naturelle de première année pourrait être augmentée pour compenser la période moyenne plus longue de liberté des poissons marqués.

4.5 MÉTHODES GRAPHIQUES D'ESTIMATION DE L'EFFICACITÉ DE PÊCHE

On a proposé diverses méthodes graphiques d'estimation de l'efficacité de pêche, entre autres celles de Thompson et Herrington (1930), Graham (1938a) et Clark et Janssen (1945a), méthodes dont Ricker (1948, section 26) a fait la comparaison et la critique. Nous illustrons ici les principes et limites de l'extrapolation graphique dans deux situations typiques.

4.5.1 MARQUAGE EFFECTUÉ EN DÉBUT D'ANNÉE. La figure 4.1 illustre une méthode possible d'estimer l'efficacité de pêche. La droite appliquée aux logarithmes des captures successives peut remonter au début de l'année 1, temps du marquage. On pourrait arguer que ce point d'intersection représente le logarithme du nombre des poissons qui seraient repris si les recaptures devaient se poursuivre au rythme établi immédiatement après l'étiquetage (avant que la mortalité naturelle puisse en diminuer le nombre) et que par conséquent l'antilogarithme du point d'intersection, divisé par N , devrait représenter le taux de pêche F .

Un examen plus attentif démontre qu'une telle estimation de F ne sera qu'approximative. Revenant au tableau 4.1, si nous considérons les « recaptures » de chaque année rattachées au point médian de l'année ², nous obtenons la série suivante :

$$M'u, M'uS, M'uS^2, M'uS^3, \text{ etc.}$$

séparée par des intervalles d'unité de temps. Ces intervalles constituent une série géométrique possédant un rapport S commun. Le point qui nous intéresse (début de première année) se situe à une demi-unité d'intervalle de temps sur la gauche de $M'u$ et doit donc être $M'uS^{-0.5}$ ou $M'u/\sqrt{S}$. Divisant par le nombre des poissons marqués M' , nous obtenons :

$$\frac{u}{\sqrt{S}} \quad (4.20)$$

que nous proposons à l'origine d'identifier comme taux de pêche F . Comparant avec la formule réelle $F = uZ/A$, nous constatons que (4.20) en diffère en autant

² Il est évident que c'est cette hypothèse qui est incorrecte, tant ici que dans la méthode 2 ci-dessous. La date moyenne de recapture des étiquettes devance le milieu de la saison de pêche chaque année et, lorsque le taux de mortalité va de modéré à élevé, la différence est importante.

que $1/\sqrt{S}$ diffère de Z/A . D'après l'appendice I, il est évident qu'à mesure que $Z \rightarrow 0$, ces deux formules n'en deviennent qu'une; pour des valeurs supérieures de Z nous avons :

Z	Z/A	$1/\sqrt{S}$
0,5	1,27	1,28
1,0	1,58	1,65
1,5	1,93	2,12
2,0	2,31	2,72

Ainsi, sur une partie considérable de la gamme des valeurs de Z que l'on peut rencontrer, (4.20) peut servir pour F sans erreur grave; mais quand Z dépasse 1,0, l'erreur devient considérable (i.e. u/\sqrt{S} est plus grand que F). En ce cas, il sera bon de calculer F d'après le u obtenu par l'expression (4.5) ou, ce qui revient au même, d'interpréter le point d'intersection obtenu par extrapolation graphique dans les équations de (4.20).

4.5.2 MARQUAGE EFFECTUÉ TOUT AU LONG DE L'ANNÉE. Quand le marquage se poursuit tout au long de la première année, il existe une possibilité semblable d'extrapolation que l'on peut illustrer par la figure 4.2. On peut arguer que le marquage, en fait réparti uniformément tout au long de la première année, pourrait être considéré concentré en son milieu. De même, les recaptures réparties au cours des années suivantes pourraient être considérées concentrées au milieu de chacune. Alors, figure 4.2, le point d'intersection de la droite (logarithmes des recaptures) avec l'ordonnée pour le milieu de l'année 1 devrait représenter le logarithme du nombre des poissons recapturés l'année 1 si la pêcherie était concentrée sur un court laps de temps immédiatement après marquage au milieu de l'année, sans donner le temps à la mortalité naturelle de faire son oeuvre. Un tel point d'intersection, divisé par le nombre des poissons marqués, devrait constituer une estimation du taux de pêche F .

Considérant la rangée « recaptures » du tableau 4.4 à partir de l'année 2 et au-delà, il est évident qu'elle donne une série géométrique à rapport S commun et que le point de l'année 1, qui s'insère dans la série, sera uA/ZS . Substituant $R_2/M' = uA/Z$, le point d'intersection pour l'année 1 devient $R_2/M'S$; ou, si l'on tient compte de toutes les données des années suivantes, ce point d'intersection est :

$$\frac{R_2 + R_3 + \dots + R_n}{SM(1 + S + S^2 + \dots + S^{n-2})} \quad (4.21)$$

Comparant cette équation avec le véritable F qui peut être estimé selon les recaptures après la première année, tel qu'indiqué à (4.12), il est évident qu'ils diffèrent en ce que (4.12) donne Z^2/A^2 , alors que (4.21) donne $1/S$. Comme on peut le constater en comparant A^2/Z^2 et S dans l'appendice I, ces deux expressions diffèrent peu sur une partie de la gamme des valeurs de Z susceptibles d'apparaître dans une opération du genre; mais quand Z devient supérieur à, disons, 0,8, l'erreur est considérable, rendant (4.21) plus grand que F .



CHAPITRE 5. — STATISTIQUES DE POPULATION D'APRÈS
EXPÉRIENCES DE MARQUAGE S'ÉTENDANT À DEUX PÉRIODES
DE TEMPS OU PLUS, AVEC TAUX DE SURVIE VARIABLE

5.1. POPULATION ET TAUX DE SURVIE AVEC MARQUAGE EN DÉBUT DE SAISON
DE PÊCHE SUR DEUX ANNÉES CONSÉCUTIVES — MÉTHODE DE RICKER

5.1.1 MORTALITÉ NATURELLE LA MÊME À TOUS LES ÂGES. La manière la plus directe d'estimer la survie par marquage est de mener des expériences similaires de marquage sur deux années consécutives (ou autre intervalle), utilisant des marques différentes pour chaque expérience. Quand ce marquage se fait au tout début de la saison de pêche, nous avons les données suivantes :

- M_1 nombre des poissons marqués en début de première année
- M_2 nombre des poissons marqués en début de seconde année
- R_{11} récupération des marques de première année en première année
- R_{12} récupération des marques de première année en seconde année
- R_{22} récupération des marques de seconde année en seconde année

Nous souhaitons connaître :

- S_1 le taux de survie durant l'année 1 (du moment du marquage en l'année 1 au moment du marquage en l'année 2)

Nous pouvons faire le raisonnement suivant : le nombre des poissons M_2 marqués en début de seconde année donnera R_{22} recaptures cette année-là ; le taux d'exploitation de l'année 2 est donc $u_2 = R_{22}/M_2$. Sur M_1 poissons marqués en l'année 1, il y en aura R_{12} de capturés en l'année 2. Le nombre des poissons marqués en première année encore libres en début d'année 2 devrait être R_{12}/u_2 ou $R_{12}M_2/R_{22}$. Ce dernier nombre doit être comparé au nombre des poissons marqués et en liberté en début d'année 1, M_1 , pour obtenir le taux de survie de cette période :

$$S_1 = \frac{R_{12}M_2}{M_1R_{22}} \quad (5.1)$$

Il s'agit là de la formule de Ricker (1945a, 1948) pour grand échantillon. À noter qu'il n'est pas indispensable que tous les poissons marqués recapturés soient signalés. Il suffit que durant l'année 2, les marques fixées au début de l'année 1 soient signalées aussi complètement que celles fixées au début de l'année 2.

La variance pour grand échantillon de (5.1) peut s'obtenir en remplaçant comme suit les estimations de l'équation plus générale de Seber (1972) (voir section 5.1.3) :

$$V(S_1) = S_1^2 \left(\frac{1}{R_{12}} + \frac{1}{R_{22}} - \frac{1}{M_1} - \frac{1}{M_2} \right) \quad (5.2)$$

L'expression (5.1) peut être modifiée pour les petits nombres de recaptures par analogie avec (3.7) et (5.12) :

$$S_1 = \frac{R_{12}M_2}{M_1(R_{22} + 1)} \quad (5.3)$$

L'expression (5.2) peut aussi s'employer pour variance de cette estimation.

L'estimation de S_1 d'après (5.1) plutôt que (5.3) a l'avantage de pouvoir se transformer directement en A_1 et Z_1 ; par conséquent, F_1 et M pourront se calculer à l'aide de (5.28), à condition que les marques récupérées soient signalées. La valeur de F_2 est aussi disponible si l'on dispose de données appropriées du genre apparaissant dans l'équation (5.27).

5.1.2 MORTALITÉ NATURELLE VARIE AVEC L'ÂGE. On peut également adapter la méthode précédente à tout changement lié à l'âge chez les poissons. Si ce changement est important, les poissons M_2 marqués la seconde année présenteront une taille minimale supérieure d'une année de croissance à celle des poissons M_1 marqués la première année (Ricker 1945a). Mieux encore, le calcul peut s'appliquer à une ou plusieurs classes d'âge ou groupes définis de longueur de poissons, sur deux années consécutives, au moyen de marques différentes ou même en avançant la ligne de démarcation entre les groupes à mesure que les poissons croissent en longueur comme à l'exemple 3.2 précité.

EXEMPLE 5.1 TAUX DE SURVIE DES CRAPETS ARLEQUINS DU LAC MUSKELLUNGE D'APRÈS MARQUAGES EFFECTUÉS AU DÉBUT DE DEUX ANNÉES CONSÉCUTIVES (d'après Ricker 1948).

La méthode section 5.1 fut la principale utilisée au cours des années 1940 pour estimer les statistiques biologiques de populations de poissons dans de petits lacs de l'Indiana. Voici un exemple touchant les crapets arlequins (*Lepomis macrochirus*) du lac Muskellunge, avec données de Ricker (1945a, pp. 383 et 384).

Des $M_1 = 230$ crapets marqués avant le début de la saison de pêche 1942, $R_{12} = 13$ furent capturés en 1943. Des $M_2 = 93$ marqués avant le début de la saison 1943, $R_{22} = 13$ furent recapturés en 1943. Le taux de survie de première année est donc d'après (5.3) :

$$S_1 = \frac{13 \times 93}{230 \times 14} = 0,37546$$

D'après (5.2) la variance de S_1 est :

$$\begin{aligned} V(S_1) &= 0,37546^2 \left(\frac{1}{13} + \frac{1}{13} - \frac{1}{230} - \frac{1}{93} \right) \\ &= 0,14097 \times 0,13874 = 0,01956 \end{aligned}$$

L'erreur type correspond à la racine carrée de ce dernier chiffre, soit 0,1398.

L'attrayante simplicité de cette formule est malheureusement souvent gâtée par manque possible d'homogénéité chez les poissons manipulés ou par variations

intrasaisonnères différentes selon les groupes d'âge en ce qui a trait au taux de mortalité. On trouvera une analyse de certains aspects de cette question dans l'étude citée plus haut, nommément au paragraphe sur les crapets-soleils (*Lepomis gibbosus*) (pp. 385 et 386).

5.1.3 ESTIMATION DU TAUX DE SURVIE D'APRÈS UNE SÉRIE DE MARQUAGES

— MÉTHODE DE ROBSON-SEBER. Si le marquage se poursuit sur plus de deux ans, la meilleure méthode sera généralement une série d'estimations du taux de survie d'après l'équation (5.1) ou (5.3). En effet, le taux de survie peut changer à mesure que le poisson prend de l'âge, de sorte que l'inclusion de recaptures de troisième année ou au-delà peut fausser l'estimation déjà obtenue; de même l'emploi d'étiquettes peut être suivi de leur perte de plus en plus rapide les années suivantes. Toutefois, si l'on suppose des taux de survie ne variant pas avec l'âge et des étiquettes permanentes, on peut utiliser toutes les recaptures disponibles pour l'estimation du taux de survie chaque année. Ce genre de calcul a été mis au point par Robson (1963) et sous forme plus générale par Seber (1972).

Supposons M_1, M_2, M_3, \dots , poissons marqués au début de trois années consécutives et recaptures effectuées sur quatre ans. Le tableau ci-dessous montre les catégories de poissons marqués et de recaptures dont l'une ou l'autre, voire les deux, pourraient s'inscrire sur un nombre illimité d'années :

Année	Nombre des poissons marqués	Recaptures effectuées et signalées par année				Totaux
		1	2	3	4	
1	M_1	R_{11}	R_{12}	R_{13}	R_{14}	R_1
2	M_2	R_{22}	R_{23}	R_{24}	R_2
3	M_3	R_{33}	R_{34}	R_3
Totaux	m_1	m_2	m_3	m_4

On dresse un second tableau par addition des premiers chiffres de recapture notés ci-dessus, cumulativement à partir de la droite. Ainsi $b_{14} = R_{14}$, $b_{13} = R_{14} + R_{13}$, $b_{12} = R_{14} + R_{13} + R_{12}$ et ainsi de suite :

Année de marquage	Recaptures cumulatives			
	1	2	3	4
1	b_{11}	b_{12}	b_{13}	b_{14}
2		b_{22}	b_{23}	b_{24}
3			b_{33}	b_{34}
Totaux	T_1	T_2	T_3	T_4

Les totaux des colonnes du deuxième tableau et ceux à la fois des rangées et colonnes du premier servent à obtenir les estimations ci-dessous. Pour toute année i de l'expérience, on aura :

Taux de survie pour l'année i :

$$S_i = \frac{R_i M_{i+1} (T_{i+1} - R_{i+1})}{R_{i+1} M_i T_i} \quad (5.3a)$$

Taux d'exploitation pour l'année i :

$$u_i = \frac{m_i R_i}{T_i M_i} \quad (5.3b)$$

D'après ces équations, on pourra calculer de manière habituelle les valeurs de Z , F et M (chapitre I). Seber (1972, p. 315) donne une formule pour la variance de grand échantillon d'une estimation de S_i (nos symboles S_i et M_i correspondent respectivement à ϕ_i et a_i qu'il utilise).

Pour que (5.3b) soit valide, il est nécessaire que tout poisson marqué soit signalé à la recapture, sinon u et F seront trop petits et M trop grand. Toutefois, l'estimation du taux de survie de l'équation (5.3a) de même que (5.1) demeure valable si le signalement est incomplet et que le pourcentage de recaptures varie d'année en année.

5.2 TAUX DE SURVIE AVEC MARQUAGE TOUT AU LONG DE L'ANNÉE

Supposons M_1 poissons marqués l'année 1 dont R_{11} repris même année et R_{12} l'année 2, puis M_2 marqués l'année 2 dont R_{22} recapturés même année. D'après le tableau 4.4 modifié comme il convient, quatre équations peuvent s'établir :

$$\frac{R_{11}}{M_1} = \frac{F_1(Z_1 - A_1)}{Z_1^2} \quad (5.4)$$

$$\frac{R_{12}}{M_1} = \frac{F_2 A_2 A_1}{Z_2 Z_1} \quad (5.5)$$

$$\frac{R_{22}}{M_2} = \frac{F_2(Z_2 - A_2)}{Z_2^2} \quad (5.6)$$

Divisant (5.5) par (5.6) nous aurons :

$$\frac{R_{12} M_2}{R_{22} M_1} = \frac{A_1 A_2 Z_2}{Z_1 (Z_2 - A_2)} = \frac{A_2^2}{(Z_2 - A_2)} \times \frac{A_1 Z_2}{A_2 Z_1} \quad (5.7)$$

La situation la plus simple est lorsque $Z_1 = Z_2$, de sorte que :

$$\frac{R_{12} M_2}{R_{22} M_1} = \frac{A_2^2}{Z_2 - A_2} \quad (5.8)$$

On obtiendra alors directement S ou Z à l'entrée correspondante de l'appendice I.

Généralement Z_2 n'est pas le même que Z_1 . Dans ce cas, on pourra faire une estimation plus précise si le taux de mortalité naturelle M peut être considéré le même pendant les deux années en cause. Le terme correctif $A_1 Z_2 / A_2 Z_1$ de (5.7) peut être évalué par itération en quatre temps : (1) prendre comme premières estimations les valeurs approximatives de Z_2 , F_2 et $Z_2 - F_2 = M$ obtenues ci-dessus ; (2) choisir une valeur d'essai raisonnable de F_1 , ajouter M pour ob-

tenir une valeur d'essai de Z_1 et calculer l'élément droit de (5.4) puis répéter jusqu'à obtention de Z_1 , ce qui rend l'élément droit égal à l'élément gauche; (3) à partir de ce Z_1 calculer le terme correctif A_1Z_2/A_2Z_1 en (5.7) et déterminer $A_2^2/(Z_2 - A_2)$, ce dernier correspondant à une nouvelle estimation de Z_2 facilement obtenu de l'appendice 1; (4) utilisant ce nouveau Z_2 calculer F_2 d'après (5.6) et obtenir M par soustraction. Utiliser ces estimations améliorées de Z_2 , F_2 et M pour recommencer au stade (2) ci-dessus et poursuivre tant qu'il y a amélioration.

EXEMPLE 5.2 TAUX DE SURVIE DES CRAPETS ARLEQUINS DU LAC MUSKEL-LUNGE D'APRÈS MARQUAGE TOUT AU LONG DE DEUX ANNÉES CONSÉCUTIVES (selon Ricker 1948 modifié).

Le marquage de crapets arlequins durant la saison de pêche 1942 se fit sur 100 sujets totalement vulnérables d'âge 3 dont 7 furent repris la même année, de sorte que $R_{11}/M_1 = 0,07$. Le nombre total des poissons de taille légale marqués cette année-là fut de 400 dont 41 furent repris par des pêcheurs en 1943, de sorte que $R_{12}/M_1 = 0,1025$. Finalement, 131 sujets d'âge 3 furent marqués durant la saison de pêche 1943 et 14 recapturés la même année, donnant $R_{22}/M_2 = 0,1068$ (Ricker 1945a).

D'après la relation approximative (5.8) :

$$\frac{A_2^2}{Z_2 - A_2} = \frac{R_{12}M_2}{M_1R_{22}} = \frac{0,1025}{0,1068} = 0,958$$

Selon l'appendice I nous avons $Z_2 = 1,23$ et d'après (5.6), $F_2 = 0,1068 \times 1,5129/0,5223 = 0,309$ et $M = 1,23 - 0,31 = 0,92$.

C'est là le meilleur résultat à obtenir de ces données, compte tenu du petit nombre des recaptures dans les catégories R_{11} et R_{22} . Cependant, afin d'offrir un aperçu complet du processus, nous poursuivons l'exemple. Prenons à titre d'essai $Z_1 = Z_2 = 1,23$ et $F_1 = F_2 = 0,31$. Avec les valeurs de $Z^2/(Z - A)$ en tableau à l'appendice I, l'élément droit de (5.4) devient $0,31/2,897 = 0,1068$ contre le chiffre effectif de 0,07. Modifiant F_1 avec M constant à 0,92, nous obtenons les valeurs additionnelles suivantes :

F_1	M	Z_1	$Z_1^2/(Z_1 - A_1)$	Élément droit de (5.4)
0.31	0.92	1.23	2,897	0,1068
0.25	0.92	1,17	2,850	0,0877
0.20	0.92	1,12	2,811	0,0715
0,19	0,92	1,11	2,803	0,0677

L'interpolation entre les deux dernières donne $F_1 = 0,194$ comme meilleure valeur; d'où $Z_1 = 0,194 + 0,92 = 1,114$. Utilisant de nouveau l'appendice I, le terme correctif de (5.7) se situera à :

$$A_1Z_2/A_2Z_1 = 0,6031/0,5754 = 1,048$$

et $A_2^2/(Z_2 - A_2)$ ajusté deviendra $R_{12}M_2/R_2M_1$ divisé par cette valeur, c'est-à-dire $0,958/1,048 = 0,914$. Ceci correspond à $Z_2 = 1,32$, d'où d'après (5.6), $F_2 = 0,1068 \times 1,742/0,587 = 0,314$. Ainsi l'estimation de F_2 est peu modifiée, alors que $M = 1,32 - 0,31 = 1,01$, valeur beaucoup plus élevée que 0,92.

Résolvant de nouveau (5.4) par itération avec les valeurs d'essai de F_1 on obtient :

F_1	M	Z_1	$Z_1^2/(Z_1 - A_1)$	Élément droit de (5.4)
0,19	1,01	1,20	2,873	0,0662
0,20	1,01	1,21	2,881	0,0692
0,21	1,01	1,22	2,889	0,0726

La valeur interpolée de F_1 est maintenant 0,202 et $Z_1 = 1,01 + 0,20 = 1,21$. Une seconde estimation du terme de correction de (5.7) donne :

$$A_1Z_2/A_2Z_1 = 0,5800/0,5552 = 1,045$$

Ceci équivaut pratiquement à 1,048 obtenu par l'essai précédent, de sorte que l'on peut considérer estimations définitives les équations suivantes : $Z_2 = 1,32$, $Z_1 = 1,21$, $M = 1,01$, $F_2 = 0,31$, $F_1 = 0,20$.

Correspondant à $Z_1 = 1,21$, nous avons $S_1 = 0,30$ pouvant se comparer à l'estimation $S_1 = 0,375$ obtenue pour la même population à l'exemple 5.1. La différence entre les deux valeurs est inférieure à l'erreur type (0,140) de cette dernière.

5.3 POPULATION, SURVIE ET RECRUTEMENT D'APRÈS EXPÉRIENCE À TRIPLE CAPTURE — MÉTHODE DE BAILEY

5.3.1 GÉNÉRALITÉS. L'estimation de populations d'insectes par marquage, commencée avec Jackson en 1933, ouvre la voie à une abondante documentation sur l'estimation statistique d'après une série de trois échantillons « ponctuels » ou davantage, généralement séparés par un laps de temps plutôt court (une semaine par exemple). Différentes méthodes de regroupement des recaptures ont été étudiées, et l'on a retenu les modèles stochastique et déterministe pour mettre au point les estimateurs appropriés (Dowdeswell *et al.* 1940; Bailey 1951; Leslie 1952; Moran 1952; Craig 1953; Goodman 1953; Hamersley 1953; Darroch 1958, 1959, 1961; Seber 1962, 1965; et Jolly 1963, 1965).

Ces méthodes peuvent s'appliquer aux poissons et l'intervalle entre marquages peut atteindre jusqu'à un an. Comme l'on obtient deux estimations ou plus du pourcentage de poissons marqués au sein de la population, il est possible d'établir une estimation des gains aussi bien que des pertes de cette population. Des divers modèles proposés, nous n'en étudierons que deux, ayant des solutions explicites plutôt qu'itératives.

Ceux qui étudient les populations d'insectes traitent rarement d'une population dans un espace aux limites définies de sorte que l'immigration y est aussi, sinon plus, importante que le recrutement puisé au stock local, tandis que l'émigration peut y avoir plus d'importance que la mortalité. C'est pourquoi on ne fait généralement allusion qu'aux gains et pertes. Il en est ainsi pour certaines populations de poissons, mais dans ce qui va suivre il conviendra de parler simplement de recrutement et de mortalité.

5.3.2 MODÈLE DÉTERMINISTE DE BAILEY. On prélève trois captures ou échantillons. En un premier temps (temps 1), on marque le poisson ; au temps 2, les recaptures sont notées puis remises à l'eau, et l'on fait une marque différente aux poissons non marqués ; au temps 3, les poissons précédemment marqués des deux catégories sont inscrits (de même que les sujets non marqués). La perte de quelques poissons par mort accidentelle due aux opérations de pêche n'affecte les résultats qu'en diminuant la population d'autant. Cependant, si un poisson préalablement marqué est tué accidentellement au deuxième échantillonnage, il doit être remplacé par un nouveau, marqué de même manière. Effectivement, il peut être avantageux de tuer toutes les recaptures pour les remplacer par des poissons frais de même taille avec même marque car cela tend à réduire le biais d'une prédisposition à la capture.

Les catégories de sujets dans les trois échantillons paraissent au tableau 5.1. Nous voulons connaître :

- N_1, N_2, N_3 , population présente à chaque échantillonnage ($N_2 = x$ de Bailey)
- S_{12}, S_{23} , taux de survie entre les temps 1 et 2, et 2 et 3 respectivement ($S \leq 1$). ($S_{12} = \lambda$ de Bailey)
- r_{12}, r_{23} , taux d'accession de nouvelles recrues entre ces mêmes temps, ces taux étant strictement analogues aux taux de survie et représentant le stock initial additionné de toutes les nouvelles recrues durant la période, divisé par le nombre au début de la période ($r \geq 1$). ($r_{23} = \mu$ de Bailey)

TABLEAU 5.1 Catégories de poissons nouvellement marqués, examinés et recapturés, selon la méthode à triple capture de Bailey. Entre parenthèses, sous nos propres symboles, sont ceux employés par Bailey 1951 (à gauche) et Wohlschlag 1954 (à droite).

Temps	Poissons nouvellement marqués	Poissons examinés en vue de marques	Recaptures du 1 ^{er} marquage	Recaptures du 2 ^e marquage
1 (1,0)	M_1 (s_1, R_0)
2 (2,1)	M_2 (s_2, R_1)	C_2 (n_2, F_1)	R_{12} (n_{21}, m_{01})	...
3 (3,2)	...	C_3 (n_3, F_2)	R_{13} (n_{31}, m_{02})	R_{23} (n_{32}, m_{12})

On peut utiliser les valeurs de S et r pour le calcul respectif des taux de mortalité (Z) et de recrutement (z), chacun en fonction de sa propre période de temps :

$$Z_{12} = -\log_e S_{12} \quad (5.9)$$

$$z_{23} = +\log_e r_{23} \quad (5.10)$$

($Z/t_{12} = \gamma$ de Bailey ; $z/t_{23} = \beta$ de Bailey)

Voici les formules de petit échantillon de Bailey pour estimations directes de N_2 , S_{12} et r_{23} :

$$N_2 = \frac{M_2(C_2 + 1)(R_{13})}{(R_{12} + 1)(R_{23} + 1)} \quad (5.11)$$

$$S_{12} = \frac{M_2 R_{13}}{M_1 (R_{23} + 1)} \quad (5.12)$$

$$r_{23} = \frac{R_{12}(C_3 + 1)}{C_2(R_{13} + 1)} \quad (5.13)$$

Avec de grands nombres de recaptures, le « + 1 » peut être omis dans chaque cas si désiré. Bailey donne également les variances approximatives de ces équations :

$$V(N_2) = N_2^2 - \frac{M_2^2(C_2 + 1)(C_2 + 2)R_{13}(R_{13} - 1)}{(R_{12} + 1)(R_{12} + 2)(R_{23} + 1)(R_{23} + 2)} \quad (5.14)$$

$$V(S_{12}) = S_{12}^2 - \frac{M_2^2 R_{13}(R_{13} - 1)}{M_1^2 (R_{23} + 1)(R_{23} + 2)} \quad (5.15)$$

$$V(r_{23}) = r_{23}^2 - \frac{R_{12}(R_{12} - 1)C_3(C_3 + 2)}{C_2(C_2 - 1)(R_{13} + 1)(R_{13} + 2)} \quad (5.16)$$

Supposant le taux de mortalité dans l'intervalle t_{23} identique à celui de l'intervalle t_{12} , la valeur de N_3 pourra se calculer de même que le nombre réel des recrues en t_{23} . Pour ce faire, le taux instantané de mortalité en (5.9) doit être ajusté au même intervalle de temps que le taux instantané de recrutement en (5.10), c'est-à-dire à $Z_{12}t_{23}/t_{12}$. Alors, le taux instantané d'augmentation dans N , du temps 2 au temps 3, devient $z_{23} - Z_{12}t_{23}/t_{12}$ et l'augmentation ou diminution réelle est l'exponentielle de cette quantité (trouvée colonne 2 ou 12 de l'appendice I).

On peut faire un calcul identique pour N_1 , mais l'hypothèse prérequisse d'un taux de recrutement identique dans les deux intervalles de temps s'avérera presque toujours non réaliste.

5.3.3 PRÉCISION. La précision d'une estimation de population d'après (5.11) dépend surtout de la grandeur des trois éléments R , dont R_{13} , au numérateur aura normalement tendance à être le plus petit. Dans une expérience du genre, il convient de viser à obtenir R_{12} , R_{13} et R_{23} à peu près tous de même ampleur et on y parvient sans doute si M_1 est plus grand que M_2 et C_3 plus grand que C_2 . Mais si

R_{13} est en fait petit, il est mieux d'explorer l'applicabilité de (3.7) pour estimations de N_1 et N_2 , recourant à l'un des moyens examinés section 3.3, afin d'éliminer les effets du recrutement. Ici, la précision d'une estimation de N_1 d'après (3.7) dépendrait surtout de l'ampleur de R_{12} , alors que la précision d'une estimation de N_2 dépendrait de R_{23} .

5.3.4 MARQUAGE ET RECAPTURE CONTINUS. Bien qu'idéalement les trois échantillons ci-dessus doivent être « ponctuels » ou prélevés à de très courts intervalles de temps, Wolhschlag (1954) appliqua la méthode à une expérience continue, la divisant en trois périodes égales et considérant tout échantillon et marquage concentrés au milieu de chaque période. Ce système semble assez précis pour toute expérience à échelle normale, mais avec très grand nombre de recaptures et un taux élevé de recapture, il faudra peut-être introduire une correction à la probabilité de temps moyen non centré de recapture.

5.3.5 EXPÉRIENCES RÉPÉTÉES. S'il y a trois marquages et quatre « temps » disponibles dans une expérience de ce genre, on peut appliquer par deux fois l'analyse en trois phases de Bailey, déplaçant simplement tout le processus d'un intervalle plus tôt et procédant de même pour tout marquage supplémentaire. Bailey donne des équations permettant des estimations normales de S et de r à partir d'un nombre indéfini de marquages. Mais les tables sont complexes, et les solutions itératives; de plus, l'hypothèse d'un r constant en cours d'expérience du genre manquera ordinairement de réalisme.

5.3.6 COMPARAISONS. La formule de survie (5.12) est identique à (5.3) de la section 5.1, bien que les symboles soient différents: C_2 , R_{12} et R_{22} de la section (5.1) sont équivalents à C_{21} , R_{13} et R_{23} ici. L'identité de (5.3) et (5.12) découle du fait que, dans les estimations de Petersen, la prévision de rapport dans la recapture R/C n'est modifiée par aucune mortalité naturelle affectant également poissons marqués et non marqués; de cette façon, les recaptures peuvent se poursuivre sur une longue période. De même la formule (5.15) est équivalente à (5.2) mais sous forme différente.

Le taux instantané de recrutement z n'a pas généralement été calculé pour des populations de poissons parce qu'il n'a pas la même signification biologique directe qu'un taux de mortalité. Toutefois, il y a pas d'objection à le calculer pour fin descriptive.

5.3.7 ILLUSTRATION DE LA MÉTHODE DE BAILEY. Le tableau 5.2 présente une expérience supposée avec population initiale de 2 000 sujets et taux de survie de $S = 0,6$ durant les deux périodes, alors qu'un quart du stock est capturé et examiné au temps 2 et la moitié au temps 3. On a donné aux recaptures leurs valeurs prévues (s'arrêtant au plus proche nombre entier), de sorte que les formules (5.11) à (5.13) pour modèle grand échantillon devraient fournir des estimations exactes :

$$N_2 = \frac{250 \times 450 \times 56}{60 \times 58} = 1\ 800$$

$$S_{12} = \frac{250 \times 56}{400 \times 58} = 0,600$$

$$r_{23} = \frac{60 \times 1\ 050}{450 \times 56} = 2,50$$

TABLEAU 5.2 Nombre des poissons marqués et recapturés au cours de l'expérience à triple capture de la section 5.3.7.

Temps	Population	Poissons nouvellement marqués	Poissons examinés en vue de marques	Recaptures marquées au temps 1	Recaptures marquées au temps 2
1	$N_1 = 2\ 000$	$M_1 = 400$
2	$N_2 = 1\ 800$	$M_2 = 250$	$C_2 = 450$	$R_{12} = 60$
3	$N_3 = 2\ 100$	$C_3 = 1\ 050$	$R_{13} = 56$	$R_{23} = 58$

Supposons un premier intervalle t_{12} de 20 jours et un second t_{23} , de 30 jours. Le taux instantané de mortalité pour t_{12} est $Z_{12} = -\log_0 0,6 = 0,5108$ ou $0,025540/\text{jour}$. Le taux instantané de recrutement de t_{23} est $z_{23} = \log_0 2,50 = 0,9163$ ou $0,030543/\text{jour}$. Donc, si le taux de mortalité durant t_{12} s'applique aussi à t_{23} , la population avait un taux instantané d'augmentation de $0,030543 - 0,025540 = 0,005003/\text{jour}$ durant t_{23} .

À partir de ce qui précède ainsi que de l'estimation préalable de N_2 , on peut calculer une estimation de N_3 . Le taux net instantané d'accroissement des 30 jours durant t_{23} est de $30 \times 0,005003 = 0,1501$ et $e^{0,1501} = 1,163$. D'où $N_3 = 1,163 \times 1\ 800 = 2\ 093$, ce qui, dans les limites de précision du calcul, coïncide avec la valeur de 2 100 au tableau.

5.4 POPULATION, SURVIE ET RECRUTEMENT D'APRÈS EXPÉRIENCE À QUADRUPLE CAPTURE OU D'AVANTAGE — MÉTHODE DE SEBER-JOLLY.

5.4.1 MODÈLE STOCHASTIQUE DE JOLLY (1965) ET SEBER (1965). On procède ici à quatre captures ou échantillonnages ou plus. Au temps 1, on marque les poissons. Au temps 2, on dénombre la totalité de l'échantillon, poissons marqués recapturés y compris. On marque alors d'une nouvelle façon puis libère une partie ou la totalité de l'échantillon, y compris toutes les recaptures; toutefois, il est mieux, aux recaptures suivantes, de considérer les poissons deux fois marqués

TABLEAU 5.3 Catégories de poissons marqués et recapturés au cours d'une expérience de Seber-Jolly à cinq temps d'opération. Dans les cas où la notation de Jolly (1965) diffère de la nôtre, nous plaçons la sienne entre parenthèses. Les valeurs de K_i sont la somme de toutes les recaptures effectuées après le temps i de poissons marqués avant le temps i .

Temps	Poissons nouvelle- ment marqués	Poissons examinés en vue de marques	Recaptures de poissons marqués au				Total	$K_i(Z_i)$
			temps 1	temps 2	temps 3	temps 4		
1	$M_1(s_1)$
2	$M_2(s_2)$	$C_2(n_2)$	R_{12}	m_2	$K_2 = R_{13} + R_{14} + R_{15}$
3	$M_3(s_3)$	$C_3(n_3)$	R_{13}	R_{23}	m_3	$K_3 = R_{14} + R_{15} + R_{24} + R_{25}$
4	$M_4(s_4)$	$C_4(n_4)$	R_{14}	R_{24}	R_{34}	m_4	$K_4 = R_{15} + R_{25} + R_{35}$
5	$C_5(n_5)$	R_{15}	R_{25}	R_{35}	R_{45}	m_5
Total	R_1	R_2	R_3	R_4

comme non marqués¹. Au temps 3 et subséquemment, on poursuit selon la même méthode, avec recaptures de chaque marquage inscrites séparément. Naturellement, à la dernière prise, il n'y a pas lieu de marquer. Le tableau 5.3 indique les catégories concernées.

À partir des quantités au tableau 5.3, on calcule deux jeux de rapports. Le premier est simplement m_i/C_i ($\hat{\alpha}_i$ de Jolly), estimation de la fraction de poissons marqués de la population au moment de la capture du i^{e} échantillon. Le deuxième rapport apparaît moins directement. Que la quantité β_i (M_i de Jolly) représente le nombre des poissons marqués dans la population, juste avant capture du i^{e} échantillon. Alors, paraphrasant Jolly, immédiatement *après* le temps i il y a deux groupes d'animaux marqués dans la population, anciens marqués $\beta_i - m_i$ non capturés au temps i , et nouveaux marqués M_i , venant d'être libérés. Des premiers on capturera par la suite K_i (voir tableau 5.3 pour définition de K_i) et des deuxièmes, on en capturera subséquemment R_i . Les chances de recapture étant considérées les mêmes pour les deux groupes, on peut s'attendre que les rapports $K_i/(\beta_i - m_i)$ et R_i/M_i soient à peu près égaux et cette égalité peut servir d'estimation de β_i :

$$\beta_i = \frac{M_i K_i}{R_i} + m_i \quad (5.17)$$

D'après ce qui précède, les estimations des trois paramètres qui nous intéressent s'énoncent comme suit :

1° Le nombre total des poissons (marqués et non) composant la population juste avant la prise du i^{e} échantillon répond à la formule de Petersen :

$$N_i = \frac{\beta_i C_i}{m_i} \quad (5.18)$$

2° Le taux de survie des poissons du temps i jusqu'à $i + 1$ (ϕ_i de Jolly) est :

$$S_i = \frac{\beta_{i+1}}{\beta_i - m_i + M_i} \quad (5.19)$$

Ceci ne tient pas compte de l'effet de toute mortalité accidentelle ou intentionnelle durant l'échantillonnage.

3° Le nombre des poissons qui ont rallié la population entre le temps i et $i + 1$ et qui ont survécu au temps $i + 1$ est :

$$B_i = N_{i+1} - S_i(N_i - C_i + M_i) \quad (5.20)$$

1. Si les recaptures ne constituent qu'une petite fraction de la population totale, il est plus simple de les éliminer (tuer). Certains recommandent d'inclure les poissons marqués de nouveau dans la somme de ceux marqués et libérés au temps 2, toute recapture ultérieure étant perçue comme faisant partie du marquage au temps 2. Le principal inconvénient de ce procédé est d'accentuer le biais découlant de toute prédisposition à la capture de certains membres de la population; au reste, plus d'un marquage peut causer une tension indue chez le poisson.

L'examen du tableau 5.3 révèle que cette méthode fournit des estimations directes de N pour tous les temps d'échantillonnage à l'exception du premier et dernier, tandis que S et B sont estimés pour tous les *intervalles* de temps, sauf premier et dernier. Ainsi un minimum de quatre opérations sont nécessaires, dont la première ne comporte que marquage, la dernière que récupération, et les autres les deux opérations.

5.4.2 ESTIMATIONS DE SEBER-JOLLY MODIFIÉES. Les expressions (5.18) à (5.20) donnent des estimations fidèles pour les grands nombres de recaptures. Pour des nombres moins élevés, Seber (1965) propose des formules modifiées, analogues à l'estimation modifiée de Petersen notée en (3.7). Selon notre notation voici comment elles s'énoncent :

$$\beta_i^* = \frac{(M_i + 1)K_i}{R_i + 1} + m_i + 1 \quad (5.21)$$

$$N_i^* = \frac{\beta_i^*(C_i + 1)}{M_i + 1} \quad (5.22)$$

$$S_i^* = \frac{\beta_{i+1}}{\beta_i^* - m_i + M_i} \quad (5.23)$$

$$B_i^* = N_{i+1}^* - S_i^*(N_i^* - C_i + M_i) \quad (5.24)$$

5.4.3 BIAIS STATISTIQUE ET ERREUR D'ÉCHANTILLONNAGE. Bien entendu, les estimations qui précèdent sont sujettes à biais quand la probabilité des recaptures est faible en quelque catégorie R_1, R_2 etc. ou m_2, m_3 etc., du tableau 5.3. Gilbert (1973) illustre ce biais graphiquement dans le cas de population constante et égale à 50. Basée sur les recaptures *observées*, la règle de chaque R ou m devant être supérieur à 3 ou 4 paraît convenir.

Jolly (1965) n'a pu mettre au point de formule générale touchant la variance des estimations de Seber-Jolly. Pour des nombres de recaptures allant de modérés à élevés dans les catégories R_1, R_2 etc., et m_2, m_3 etc., du tableau 5.3, une approximation utile est d'affecter à chaque R_i et m_i une variance égale à sa propre valeur. La variance des estimations de N, S et B peut alors se calculer par la loi de propagation d'erreur dans la distribution normale (voir section 5.4.6).

5.4.4 ESTIMATION DE SURVIE DE PREMIÈRE ANNÉE. La méthode de Seber-Jolly ne fournit pas d'estimation du taux de survie durant la première année. Mais une telle estimation peut s'obtenir des données d'une expérience de Seber-Jolly par la méthode décrite section 5.1. Au tableau 5.3, les M_i poissons marqués au temps 1 deviennent $M_i S_1$ au temps 2. À ce stade, ils sont diminués de R_{12} recaptures et ce qui reste accuse le taux de mortalité S_2 , de sorte que $(M_i S_1 - R_{12}) S_2$ poissons survivent au temps 3. Au temps 3, la fraction de population échantillon-

née est estimée par R_{23}/M_2S_2 . Cette fraction devrait aussi s'appliquer assez bien à la série M_1 comme suit :

$$\frac{R_{13}}{(M_1S_1 - R_{12})S_2} \sim \frac{R_{23}}{M_2S_2} \quad (5.25)$$

D'où l'estimation de S_1 devient :

$$S_1 = \frac{R_{12} + R_{13}M_2/R_{23}}{M_1} \quad (5.26)$$

5.4.5 ILLUSTRATION DE LA MÉTHODE DE SEBER-JOLLY. Le tableau 5.4 montre les valeurs de B, N, C, M, R et K d'une population imaginaire où $S = 0,5$ en tout intervalle et dont la fraction de population échantillonnée est 0,2 au temps 2, 0,3 au temps 3 et 0,25 au temps 4. La valeur initiale de N est 100 000 et les valeurs de C_i , B_i et M_i sont telles qu'indiquées. Les nombres de recaptures ont l'exacte valeur prévue. Les éléments qui ne seraient pas connus dans une expérience sont en italique. Les estimations des poissons marqués dans la population sont, selon (5.17) :

$$\beta_2 = \frac{16\ 000 \times 775}{3\ 100} + 1\ 000 = 5\ 000$$

$$\beta_3 = \frac{20\ 000 \times 875}{2\ 500} + 3\ 000 = 10\ 000$$

D'après (5.18) à (5.20), les statistiques de base de la population sont :

$$N_2 = 5\ 000 \times 18\ 000 / 1\ 000 = 90\ 000$$

$$N_3 = 10\ 000 \times 32\ 700 / 3\ 000 = 109\ 000$$

$$S_2 = \frac{10\ 000}{5\ 000 - 1\ 000 + 16\ 000} = 0,5$$

$$B_2 = 109\ 000 - 0,5(90\ 000 - 18\ 000 + 16\ 000) = 65\ 000$$

D'après la méthode Ricker, la valeur de S_1 déduite de (5.6) devient :

$$S_1 = \frac{100 + 600 \times 16\ 000 / 2\ 400}{10\ 000} = 0,5$$

TABLEAU 5.4 Population, marquages et recaptures imaginaires servant aux estimations de Seber-Jolly.

Temps	Recrues	Population	Échantillon	Nouvellement marqués	Recaptures de poissons marqués au				K_i
					temps 1	temps 2	temps 3	Total	
1 $B_1 = 40\ 000$	N_1 100 000	M_1 10 000
2 $B_2 = 65\ 000$	N_2 90 000	$C_2 = 18\ 000$	M_2 16 000	R_{12} 1 000	$m_2 = 1\ 000$	$K_2 = 775$
3 $B_3 = 55\ 000$	N_3 109 000	$C_3 = 32\ 700$	M_3 20 000	R_{13} 600	$R_{23} = 2\ 400$	$m_3 = 3\ 000$	$K_3 = 875$
4	N_4 103 150	$C_4 = 25\ 788$	R_{14} 175	$R_{24} = 700$	$R_{34} = 2\ 500$	$m_4 = 3\ 375$
Total	R_1 1 775	$R_2 = 3\ 100$	$R_3 = 2\ 500$

Toutes les « estimations » correspondent donc aux valeurs avancées. Dans cet exemple, on ne peut calculer de valeur additionnelle de N car le nombre des recrues varie de manière imprévisible entre les intervalles.

5.4.6 ESTIMATION D'ERREURS APPROXIMATIVES D'ÉCHANTILLONNAGE. Les « estimations » qui précèdent ne contiennent pas d'erreur d'échantillonnage car les recaptures ont toutes été dotées des valeurs prévues. Toutefois, pour les paramètres indiqués de population, nous décrivons la méthode de calcul des variances approximatives, supposant que les recaptures soient en fait des variables de Poisson, chacune à variance égale à elle-même, et utilisant la méthode grand échantillon d'estimation d'erreurs des sommes et produits. Prenons m_i et s_i comme moyennes et écarts types des estimations initiales, et M et S comme moyenne et écart type de la combinaison. Alors :

$$\text{Si } M = m_1 \pm m_2 \pm \dots, \quad S^2 = s_1^2 + s_2^2 + \dots,$$

$$\text{Si } M = Km_1^p + m_2^q \dots, \quad S^2 = M^2(p_1^2 s_1^2 / m_1^2 + p_2^2 s_2^2 / m_2^2 + \dots)$$

K est une quantité connue sans erreur, et p_1, p_2 etc., peuvent avoir n'importe quelle valeur, positive ou négative, intégrale ou fractionnaire (Tuttle et Satterly 1925, p. 219).

L'hypothèse de Poisson est correcte pour échantillons où N est très supérieur à C (100 fois ou plus), ce qui est le cas habituel dans les études de pêcheries. Dans l'illustration, C_i/N_i était égal à 0,2, 0,3 et 0,25 respectivement. L'utilisation des variances de Poisson reste donc conservatrice : elles sont de 1,25 à 1,43 fois les variances binomiales réelles. Utilisant les estimations de population calculées N_i , on peut estimer les variances binomiales comme $(N_i - C_i)/N_i$ fois les nombres réels de recaptures dans chaque catégorie pour tous les échantillons, sauf le dernier.

Ce qu'il faut d'abord c'est la variance de β_1 et β_2 . Dans l'expression (5.17), M_i ne comporte pas d'erreur et les variances de K_i, R_i et m_i sont les sommes respectives des variances de leurs valeurs composantes R. Pour β_2 cela signifie $V(K_2) = 775, V(R_2) = 3\ 100$ et $V(m_2) = 1\ 000$. Le premier terme de l'équation pour β_2 est 4 000 et sa variance est :

$$4\ 000^2 \left(\frac{775}{775^2} + \frac{3\ 100}{3\ 100^2} \right) = 25\ 808$$

La variance de m_2 est 1 000; par conséquent la variance totale de l'estimation $\beta_2 = 5\ 000$ est de $25\ 808 + 1\ 000 = 26\ 808$. De même la variance de l'estimation $\beta_3 = 10\ 000$ est 78 600.

Pour la variance de N_2 dans l'équation (5.18), C_i n'a pas d'erreur, β_i possède la variance estimée ci-dessus et m_i a une variance égale à lui-même. La variance combinée de l'estimation de $N_2 = 90\ 000$ s'énonce ainsi :

$$90\ 000^2 \left(\frac{26\ 808}{5\ 000^2} + \frac{1\ 000}{1\ 000^2} \right) = 16\ 786\ 000$$

L'erreur type de N_2 est donc approximativement de 4 100. De même la variance de $N_3 = 109\ 000$ est 13 298 800.

Dans le dénominateur de (5.19), M_i ne comporte pas d'erreur, de sorte que sa variance est la somme des variances des deux premiers termes; pour $i = 2$, ce sera $25\ 808 + 1\ 000 = 26\ 808$. La variance approximative de $S_2 = 0,5$ sera par conséquent :

$$0,5^2 \left(\frac{78\ 600}{10\ 000^2} + \frac{26\ 808}{20\ 000^2} \right) = 0,00036405$$

et l'écart type est d'environ 0,0191.

Dans l'équation (5.20), C_i et M_i n'ont pas d'erreur. Pour $i = 2$, la partie de l'équation entre parenthèses est égale à 88 000, et sa variance est 16 786 000, ainsi que découvert ci-dessus. La variance de S_2 fois 88 000 = 44 000 est :

$$44\ 000^2 \left(\frac{0,00036405}{0,5^2} + \frac{16\ 786\ 000}{88\ 000^2} \right) = 7\ 038\ 100$$

La variance de $B_2 = 65\ 000$ est par conséquent $13\ 298\ 800 + 7\ 038\ 100 = 20\ 336\ 900$, et son erreur type est 4 510.

La variance de l'estimation de S_1 dans (5.26) peut être obtenue par le même procédé. La variance du terme droit du numérateur sera :

$$4\ 000^2 \left(\frac{600}{600^2} + \frac{2\ 400}{2\ 400^2} \right) = 33\ 333$$

Ainsi le numérateur entier (5 000) a une variance de 34 333. Le taux de survie $S_1 = 0,5$ a donc une variance approximative de $34\ 333/10\ 000^2 = 0,00034333$, et son écart type est 0,0185. Ce dernier est très semblable au 0,0191 trouvé pour S_2 , encore que ce soit accidentel. À noter que S_2 aussi pourrait être estimé par la méthode de (5.26), et que l'erreur d'échantillonnage d'une telle estimation est quelque peu inférieure — 0,0153 — parce qu'on a recours à des nombres plus grands de recaptures.

5.5 SURVIE ESTIMÉE D'APRÈS MARQUAGE EN UNE SAISON ET TENANT COMPTE DES DONNÉES SUR L'EFFORT DE PÊCHE.

Considérons dans le taux de pêche un changement qui découle d'une variation d'une année à l'autre de l'effort de pêche. Supposons F_1, M, Z_1, A_1 , etc., comme statistiques décrivant la première année d'une expérience, alors que F_2, M, Z_2, A_2 etc., concernent la deuxième année, M seul étant commun aux deux. Sur M_1 poissons totalement vulnérables et marqués au début de la première année, R_{11} sont recapturés la même année et R_{12} la suivante. Pour évaluer le taux de survie (S_1), un autre élément d'information est nécessaire. À défaut d'un marquage de seconde année, on peut obtenir ce renseignement à partir de données sur l'effort de pêche (f) pendant les deux années; si ces données reflètent vraiment l'effort de pêche réel qu'a subi le poisson, elles seront proportionnelles au taux de pêche F . Nous aurons donc :

$$\frac{f_1}{f_2} = \frac{F_1}{F_2} \quad (5.27)$$

Et aussi :

$$\frac{R_{11}}{M_1} = u_1 = \frac{F_1 A_1}{Z_1} \quad (5.28)$$

$$\frac{R_{12}}{M_1} = u_2 S_1 = \frac{F_2 A_2 S_1}{Z_2} \quad (5.29)$$

Divisant (5.29) par (5.28), nous avons :

$$S_1 = \frac{R_{12}}{R_{11}} \times \frac{F_1}{F_2} \times \frac{A_1 Z_2}{A_2 Z_1} \quad (5.30)$$

Dans cette expression, R_{12}/R_{11} et F_1/F_2 sont connus. Le terme correctif $A_1 Z_2 / A_2 Z_1$ est le même déjà rencontré en (5.7) ci-dessus et peut être traité de la même manière. On obtient une première estimation de S_1 en ramenant $A_1 Z_2 / A_2 Z_1$ à l'unité et calcule Z_1 . Cela permet d'estimer F_1 d'après (5.8), d'où $M = Z_1 - F_1$; puis on calcule F_2 d'après (5.27) et $Z_2 = F_2 + M$. Nous sommes alors en mesure d'estimer $A_1 Z_2 / A_2 Z_1$ et d'obtenir une estimation améliorée de S_1 selon (5.30). Il n'est pas habituellement nécessaire de pousser davantage l'itération.

EXEMPLE 5.3 TAUX DE SURVIE DES CRAPETS ARLEQUINS DU LAC SHOE, INDIANA, CALCULÉ D'APRÈS RENSEIGNEMENTS SUR L'EFFORT DE PÊCHE (selon Ricker 1948).

Ricker (1945a, pp. 393, 413 et 419) a publié des données sur l'effort par canne à pêche et les expériences d'étiquetage sur le lac Shoe. À cause de la guerre, l'effort passa de 163 heures de canne par acre en 1941 à 106 en 1942; autrement dit $F_1/F_2 = 1,43$. La valeur représentative du taux d'exploitation des crapets arlequins en 1941 était de 0,32, alors qu'en 1942 il y eut recaptures par les pêcheurs de 0,049 des crapets marqués avant la saison de pêche 1941. Écartant les termes A et Z de (5.30), une première estimation S_1 est $1,54 \times 0,049/0,32 = 0,236$, ce qui donne $A_1 = 0,764$, $Z_1 = 1,444$, $F_1 = 0,32 \times 1,444/0,764 = 0,605$, $M = 1,444 - 0,605 = 0,839$, $F_2 = 0,605/1,43 = 0,423$, $Z_2 = 0,423 + 0,839 = 1,262$, $A_2 = 0,708$. Utilisant la formule (5.30) dans son entier nous obtenons :

$$S_1 = 0,236 \left(\frac{0,764 \times 1,262}{1,444 \times 0,708} \right) = 0,217$$

Nous pouvons désormais utiliser cette valeur de S_1 pour l'obtention de meilleures estimations de A_1 , Z_1 , A_2 et Z_2 , mais l'utilisation de ces dernières dans (5.30) ramène la même valeur de S_1 . Par conséquent, 0,22 est la meilleure estimation du taux de survie de première année. À titre de comparaison, la valeur calculée par la méthode section 5.1 était 0,24.

EXEMPLE 5.4. TAUX DE SURVIE ET TAUX DE PÊCHE DU FLÉTAN CALCULÉS D'APRÈS EFFORT DE PÊCHE (d'après Ricker 1948 modifié).

Thompson et Herrington (1930) ont fait état en détail des effets d'une opération étendue d'étiquetage du flétan au sud du cap Spencer en Alaska. Cet étiquetage fut exécuté en 1925 et 1926, mais pas exactement aux mêmes endroits les deux années. Les résultats pour la saison 1925 sont décrits à l'exemple 5.5 ci-dessous. De 762 flétans d'environ l'âge 8 ou plus, étiquetés en 1926, 106 furent recapturés en 1926, 147 en 1927 et 52 en 1928.

Écartant pour l'instant toute différence d'effort de pêche entre 1927 et 1928, une première estimation du taux apparent de survie (complément du taux annuel de disparition A' des lieux de pêche des poissons étiquetés) donne :

$$S'_1 = \frac{52}{147} = 0,354$$

Cependant, d'après les données sur les agrès utilisés au sud du cap Spencer, évoquées à l'exemple 2.8, nous savons qu'il y eut augmentation de pêche, depuis 494 100 jeux de lignes en 1926 et 498 600 en 1927 à 569 200 en 1928. Cela donne idée de l'ampleur relative des taux de pêche ces années-là, de sorte que nous pouvons estimer le rapport 1927:1928 comme $F_1/F_2 = 0,876$. Utilisant (5.30) sans les termes A et Z , nous avons :

$$S'_1 = 0,354 \times 0,876 = 0,310$$

ce qui constituera une seconde estimation du taux apparent de survie. Le taux instantané de disparition correspondant sera $Z' = -\log_0 0,310 = 1,17$.

On peut obtenir légère amélioration en utilisant (5.30) en son entier. Il faut une valeur d'essai de F_1 , mais il lui suffira d'être approximative; nous prendrons la valeur d'essai $F_1 = 0,72^2$. D'où la valeur d'essai de $F_2 = 0,72/0,876 = 0,82$ ou 0,10 plus que F_1 . Supposant constant le taux de mortalité naturelle, la valeur d'essai de Z'_2 sera donc égale à $Z'_1 + 0,10 = 1,17 + 0,10 = 1,27$. Par conséquent, utilisant l'ensemble de (5.30) et prenant dans l'appendice I les valeurs de A/Z nous obtenons :

$$S'_1 = 0,310 \times 0,5894/0,5663 = 0,323$$

Considérant maintenant une estimation sérieuse du taux de pêche, nous remarquons d'abord que l'étiquetage fut exécuté durant toute la saison de pêche, ce qui correspond à la situation décrite section 4.2. L'existence possible d'une erreur de type C est vérifiée par la méthode des expressions (4.7) et (4.8); heureusement, ce test n'est compliqué par aucune différence significative d'effort de pêche entre 1926 et 1927. Comme nous avons déjà appelé 1928 année 2 et 1927, année 1 dans l'application de (5.30), les années 1 et 2 de la formule du chapitre 4

2. Ce chiffre fut obtenu par la moyenne de deux limites extrêmes de F_1 . Le taux d'exploitation de 1927 ne peut manifestement être inférieur à $u_1 = 147/(762 - 106) = 0,24$, de sorte que le F_1 minimal est de 0,27; la valeur maximale de F_1 est le taux instantané de disparition 1,17. La moyenne de 0,27 et 1,17 est 0,72, chiffre choisi; en fait, la moyenne géométrique 0,56 constituerait un meilleur choix.

doivent être en toute logique appelées ici 0 et 1 respectivement. Les deux quantités à comparer sont :

$$\begin{aligned} R_0(A')^2/S_1(Z'_1 - A'_1) &= 106 \times 1,012/0,323 = 332 \\ R_1/S'_1 &= 147/0,323 = 455 \end{aligned}$$

Comme 332 est beaucoup plus faible que 455, il y a carence de recaptures en première année par rapport aux deux années qui suivent, signe d'erreur de type C. Ceci exige le recours à des essais répétés avec (4.18) et (4.19). En raison de la modification du taux de pêche après 1927, on ne devrait utiliser dans (4.18) que le premier terme du numérateur et du dénominateur. Il est bon de poser de nouveau les équations tenant compte de cette modification et réduisant de 1 les indices inférieurs pour se conformer à la désignation numérique qui suit :

$$u'_1 = \frac{Z'_0 R_1}{A'_0 M} \quad (5.31)$$

$$u'_1 = \frac{A'_1}{Z'_1} \left(Z'_1 - Z'_0 + \frac{R_0(Z'_0)^2}{M(Z'_0 - A'_0)} \right) \quad (5.32)$$

Dans le choix d'une valeur approximative de Z'_0 , notons que les recaptures de 1926, ajustées en fonction d'une année entière comme ci-dessus, sont de 123 moindres que prévu, de sorte que l'année complète u'_1 serait d'environ $332/762 = 0,436$ au lieu d'environ $455/762 = 0,597$. La différence de 0,16 entre les deux constituera une utile différence d'essai entre Z'_1 et Z'_0 dans l'utilisation des équations ci-dessus. Si $S'_1 = 0,323$ et $Z'_1 = 1,13$, la valeur d'essai $Z'_0 = 1,13 - 0,16 = 0,97$. Voici ce que donne l'application de cette valeur et de deux autres valeurs d'essai :

Essai Z'_0	Première valeur de u'_1	Deuxième valeur de u'_1	Différence
0,97	0,302	0,321	-0,019
1,00	0,305	0,304	+0,001
1,01	0,307	0,299	+0,008

Le meilleur Z'_0 est évidemment proche de 1,00. À partir de là, nous calculons $u' = 147/762 \times 0,632 = 0,305$. Utilisant (1.13), on obtient $F_1 = 0,305/0,599 = 0,51$, taux instantané de pêche pour 1927. Ce taux est légèrement plus faible que $F = 0,57$ pour 1926 calculé de même façon d'après l'expérience de marquage de 1925 (exemple 5.6), bien que la somme des engins de pêche utilisés fût pratiquement la même en 1926 qu'en 1927. Toutefois, l'étiquetage ne fut pas exécuté exactement sur les mêmes fonds, et la concordance des deux expériences peut être considérée très satisfaisante.

Bien que l'estimation $S'_1 = 0,323$ ci-dessus implique l'utilisation d'un F_1 d'essai se révélant beaucoup trop élevé, S'_1 s'avère très peu modifié par l'utilisation du chiffre plus précis 0,51, étant réduit à $S'_1 = 0,320$, ce qui signifie que Z'_1 atteindrait 1,14. Ce changement, malgré tout, n'affecte pas l'estimation de F_1 qui suit.

5.6 MARQUAGE EFFECTUÉ TOUT AU LONG DE L'ANNÉE; MORTALITÉ NATURELLE VARIANT AVEC L'ÂGE

Si le taux instantané de mortalité naturelle M des poissons varie avec l'âge, entraînant ou non des changements de F , le calcul se complique encore davantage et je n'ai pas réussi d'équations dont toutes les inconnues fussent déterminables — par approximations successives ou autrement. Malgré tout, il y aurait peut-être quelque avantage à recourir à une estimation de l'une des inconnues dérivées de l'analogie avec une autre espèce de poisson ou la même espèce en d'autres eaux. Si M varie avec l'âge, il importe de répartir les poissons marqués en deux groupes ou plus. Si les groupes d'âge sont aisément identifiables, on pourrait par exemple marquer les âges 3 et 4 différemment dans l'année 1 de l'expérience, et en faire autant pour l'année 2; mais alors les sujets d'âge 3 durant l'année 1 sont devenus d'âge 4. (Si les groupes d'âge ne forment pas d'unités qui conviennent, on peut adopter toute autre ligne de démarcation mobile, à condition bien sûr qu'elle puisse se mouvoir au rythme de croissance de taille correspondante.)

Avec les mêmes symboles que précédemment, les recaptures de l'année 1 d'un nombre unitaire de poissons d'âge 3 marqués dans l'année 1 sont :

$$\frac{F_3(Z_3 - A_3)}{Z_3^2} \quad (5.33)$$

Les recaptures dans l'année 2 (i.e. à l'âge 4) du nombre unitaire des poissons marqués à l'âge 3 dans l'année 1 sont :

$$\frac{F_4 A_4 A_3}{Z_4 Z_3} \quad (5.34)$$

Les recaptures dans l'année 2 d'un nombre unitaire de poissons d'âge 4 marqués dans l'année 2 sont :

$$\frac{F_4(Z_4 - A_4)}{Z_4^2} \quad (5.35)$$

Sans introduire une série complexe de symboles pour le nombre marqué et le nombre recapturé dans chaque catégorie, il est évident que les équations qui précèdent peuvent toutes être résolues à partir des données dont on dispose. Les taux de pêche F_3 et F_4 (parfois égaux) peuvent s'estimer comme indiqué section 5.2, selon (5.33) et (5.35). Toutefois, il paraît essentiel d'insérer simultanément les valeurs d'essai de M_3 et M_4 , afin de vérifier le taux de survie au regard de l'équation (5.34). Cela signifie qu'aucune décision finale ne saurait être prise touchant l'ampleur de l'une ou l'autre de ces deux valeurs, bien qu'on puisse en dresser la série des valeurs correspondantes; c'est-à-dire que si M_3 vaut tant, M_4 vaudra tant — révélant par là si M augmente ou non avec l'âge.

5.7 TAUX DE PÊCHE DURANT ANNÉES DE RECRUTEMENT

5.7.1 GÉNÉRALITÉS. La plupart des pêcheries contiennent dans leur prise des représentants d'un ou plusieurs jeunes groupes d'âge non encore complète-

ment vulnérables à la pêche. Donc, même quand les taux de pêche et de mortalité naturelle demeurent stables au sein de plusieurs groupes âgés, il n'en va pas nécessairement de même chez les groupes les plus jeunes. Recrutement non encore complet signifie taux de mortalité par pêche inférieur au taux maximal ou définitif observé, puisque certains sujets de ces groupes sont trop petits pour être normalement capturés par le genre d'engins de pêche en usage. Ceci posé et toutes choses étant égales, leur mortalité totale devrait aussi être inférieure au taux définitif.

Lorsque le recrutement se fait de façon abrupte, il n'y a pas lieu de se préoccuper des groupes au recrutement incomplet puisqu'ils ne représentent qu'une faible portion de la prise. En ce cas, on devrait éviter le marquage ou étiquetage de ces poissons, ou les marquer de façon distincte pour ne pas les confondre, dans l'analyse, avec les poissons totalement vulnérables, ou encore procéder à un ajustement quant à leur petite taille comme, entre autres, à l'exemple 3.5. Toutefois, si le recrutement se poursuit sur une période de plusieurs années, il peut se faire que les groupes au recrutement incomplet soient non seulement d'importance, mais constituent en fait la majeure partie de la prise. Le cas échéant, il semble essentiel de marquer ces jeunes poissons et de tenter d'obtenir quelque genre d'information à leur sujet.

Les poissons au recrutement incomplet subissent un taux de mortalité totale inférieur à celui des poissons plus âgés, si la mortalité naturelle ne varie pas avec l'âge. Toutefois, le taux de pêche augmentant avec l'âge du poisson, le rapport entre les recaptures d'une année et celles de l'année précédente ne représente pas le taux de survie qui s'établit réellement entre les deux années, mais sera un peu trop élevé. Aucune appréciation complète de pêche et mortalité naturelle n'est possible dans ces circonstances, mais on pourra procéder à une analyse en supposant le taux de mortalité *naturelle*, du poisson des groupes d'âge à recrutement incomplet, identique à celui des groupes totalement vulnérables. On y arrive en estimant taux de survie et taux de pêche d'abord auprès des groupes d'âge au recrutement complet puis, par rétrocalcul d'année en année, auprès des groupes au recrutement incomplet.

5.7.2 TAUX DE SURVIE DURANT LE RECRUTEMENT CALCULÉ D'APRÈS RETOURS D'ÉTIQUETTES. Quand l'étiquetage s'est adressé à des poissons plus petits que ceux pleinement vulnérables, on peut calculer leur taux de survie d'après recaptures subséquentes, à condition que longueurs et âges puissent être associés, au moins de manière approximative. Nous expliquons cette méthode à l'exemple 5.5.

EXEMPLE 5.5 TAUX DE SURVIE ET DE PÊCHE DE GROUPES D'ÂGE PARTIELLEMENT RECRUTÉS DE FLÉTANS, D'APRÈS RETOURS D'ÉTIQUETTES (selon Ricker 1948).

Les données relatives à l'expérience d'étiquetage de flétans en 1925 au large des côtes nord de la Colombie-Britannique et sud de l'Alaska apparaissent au tableau 5.5, en provenance du tableau 12 et des appendices de Thompson et Herrington (1930). La distribution approximative des âges adoptée est celle des

données de Dunlop dans Thompson et Bell (1934). Il est évident, d'après la distribution des âges des poissons étiquetés (cf. fig. 2.12), que le recrutement à la pêcherie n'est complet qu'à partir de l'âge 9 environ. Ceci se reflète également dans la distribution des âges chez les poissons recapturés car il y a rareté relative de recaptures parmi les petits poissons l'année de marquage de même que la suivante et, dans une certaine mesure, même la deuxième année après marquage.

TABLEAU 5.5 Nombre des flétans étiquetés en 1925 (Cap Chacon non compris) et nombre des recaptures, groupés par intervalles de longueur de 5 cm (données de Thompson et Herrington 1930).

Âge approximatif au marquage	Groupe de longueur ^a	Nombre étiqueté	Nombre des recaptures				
			1925	1926	1927	1928	Total
....	375	1	0
....	425	6	0
....	475	28	3	3
4	525	66	7	5	1	13
5	575	188	2	17	11	10	40
6	625	293	8	55	26	10	99
7	675	330	30	61	27	4	122
8	725	212	18	55	25	3	101
9	775	142	10	35	5	2	52
10	825	63	9	11	8	1	29
11	875	37	5	13	1	1	20
12	925	25	1	4	2	3	10
13	975	21	1	7	1	1	10
14	1 025	15	1	3	0	1	5
15	1 075	12	1	1	1	1	4
16	1 125	9	1	1	0	1	3
Plus âgé	1 175 et plus	14	0	1	1	0	2
	Total	1 462	87	271	113	42	513
8-16	725-1 125	536	47	131	44	14	236

^aLe groupe de 375 mm inclut les poissons de 350 à 399 mm, etc. Le groupe « 1 175 et plus » contient les poissons du groupe 1 175 au groupe 1 625 inclusivement.

Il est rare que les recaptures en 1925 comprennent toutes les tailles de poissons, ce qui laisse présager une erreur de type C. Il s'agit tout d'abord d'estimer le taux apparent de survie des poissons totalement vulnérables. Les poissons étiquetés à l'âge 8 seront d'âge 9 en 1926, de sorte que nous pouvons utiliser leur recapture et celle de tous les poissons plus vieux pour estimer le taux apparent de survie S' .

	1926	1927	1928
Recaptures	131	44	14
Rapport (S')	0,336	0,318	

Il y a bonne concordance entre les deux rapports. Si l'on prend $58/175 = 0,331$ comme valeur la plus représentative, le taux total de disparition des poissons éti-

quetés est $A' = 0,669$ et ce taux instantané, $Z' = 1,106$. Que cela représente ou non le taux de mortalité réel de la population (qu'il y ait ou non erreur de type B), il faut utiliser ces chiffres pour obtenir l'estimation du taux de pêche.

Comme les poissons furent marqués durant la saison de pêche 1925, les 47 recaptures de cette année-là ne sauraient s'insérer dans la suite géométrique des années suivantes; il faudrait plutôt y inclure $(A')^2/S'(Z' - A')$ fois 47, ou 145. Mais ceci est bien au-dessous du $131/0,331 = 396$ anticipé d'après les recaptures plus tard, de sorte que l'erreur de type C s'avère même plus grave que dans l'expérience de 1926 évoquée dans l'exemple 5.4³.

Tablant sur les équations (5.31) et (5.32) pour l'obtention du taux apparent d'exploitation en 1926, on trouve la valeur $u' = 0,345$ à partir de laquelle $F = u' Z'/A' = 0,345 \times 1,106/0,669 = 0,570$, estimation du taux *réel* de pêche.

On peut désormais dégager approximativement le taux de pêche des poissons incomplètement recrutés en supposant chez les poissons étiquetés un taux instantané de disparition pour causes autres que la pêche ($M + U$ représente ce taux de perte pour causes autres) qui soit le même avant l'âge 9 qu'aux âges subséquents. Nous avons ici $M + U = 1,106 - 0,570 = 0,536$ ou environ 0,54. Les rapports entre recaptures de 1927 et 1929 pour intervalles d'âge successifs durant la période de recrutement, s'établissent comme suit :

Âges approximatifs durant la période de survie	Recaptures en		Rapport
	1926	1927	
5-6	7	5	0,71
6-7	17	11	0,65
7-8	55	26	0,47
8-9	61	27	0,44

Si F_5, F_6 etc., représentent le taux de pêche d'années consécutives, et N_5, N_6 etc., les populations moyennes, nous aurons :

$$\frac{\bar{N}_6 F_6}{\bar{N}_5 F_5} = 0,71; \quad \frac{\bar{N}_7 F_7}{\bar{N}_6 F_6} = 0,65; \text{ etc.}$$

L'utilisation de cette information dans l'estimation des valeurs successives de F est indiquée au tableau 5.6, facile à déchiffrer si l'on tient compte des points suivants : (1) N poissons au début d'une année diminuent à NS' à la fin de cette même année, et leur nombre moyen durant l'année est NA'/Z' (expression 1.15); (2) N

3. Une part de l'apparente erreur de « type C » résulte d'un étiquetage plus étendu durant la seconde moitié de la saison de pêche. La date moyenne d'étiquetage en 1925 fut le 14 juillet, alors que le point médian de la pêcherie semble aux environs du 15 juin (Thompson et Herrington, p. 62). Une autre part de l'erreur de « type C » peut résulter d'une répartition intrasaisonnière locale non aléatoire de l'effort de pêche, tel que le signalent les auteurs aux pages 64 et 65 de leur publication. Peut-être le flétan a-t-il « perdu l'appétit » et est-il incapable de happer à la cadence normale l'hameçon appâté durant un certain temps après le marquage, par suite d'effets nocifs de capture et marquage. Le seul gauchissement de ces effets sur le taux de pêche, comme l'estime la méthode indiquée plus loin, résultera d'une date moyenne d'étiquetage différente de la date moyenne de mortalité naturelle apparente; un calcul rapide montre que 0.57. taux de pêche estimé, ne diminuerait que de 0,01.

poissons à la fin d'une année représentent les survivants de N/S' poissons au début de l'année, et durant cette même année leur nombre moyen fut $NA'/Z'S'$ et la prise $FNA'/Z'S'$. Nous débutons par le nombre arbitraire de 100 poissons présents à la fin de l'année où ils sont d'âge 9. Durant cette année-là, ils sont soumis au taux définitif d'élimination de 0,67; donc au début, ils étaient $N_9 = 100/0,33 = 303$. Leur nombre moyen était de $\bar{N}_9 = 100 \times 0,67/1,11 \times 0,33 = 183$; le taux de pêche était le taux définitif de 0,57 et le taux des autres pertes était de 0,54. Durant l'année précédente, le taux instantané de disparition était de $F_8 + 0,54$. Considérant $F_8 = 0,4$ comme valeur d'essai, $Z'_8 = 0,94$, $A'_8 = 0,609$, $S'_8 = 0,391$ et alors $\bar{N}_8 = 303 \times 0,609/0,94 \times 0,391 = 502$. D'où $\bar{N}_9 F_9 / \bar{N}_8 F_8 = 183 \times 0,57/502 \times 0,4 = 0,519$. Mais la valeur observée de ce rapport est 0,44 (dernière colonne du tableau 5.6) et donc la valeur d'essai $F_8 = 0,4$ est trop basse. Un ou deux essais additionnels donnent $F_8 = 0,46$ comme réponse correcte. Ceci détermine $Z'_8 = 0,46 + 0,54 = 1,00$, d'où $A'_8 = 0,62$ et $S'_8 = 0,368$ et la population au début de l'âge 8 est de $303/0,368 = 823$. Nous disposons désormais de toutes les données nécessaires au calcul de l'âge 7 et ainsi de suite aussi loin que l'on veut. Ces calculs sont facilités par le recours à l'appendice I où l'on trouvera tous les produits impliquant Z , A et S . Parmi la série des valeurs calculées de F apparaissant au tableau 5.6, les plus proches de l'âge 9 offrent évidemment la meilleure fiabilité. À trois ou quatre années de distance de l'âge 9 l'erreur tant systématique que d'échantillonnage risque d'être excessive.

TABLEAU 5.6 Calcul approximatif du taux de pêche durant les années de recrutement, en supposant que le taux instantané de perte pour causes autres (mortalité naturelle, plus émigration, plus perte d'étiquettes) demeure constant à 0,54.

Âge	Taux de survie apparent. S'	Population	Population moyenne	Taux de pêche	$\frac{N_t F_t}{N_{t-1} F_{t-1}}$
5	0,492	4 560	$N_5 = 6\ 640$	$F_5 = 0,17$	0,71
6	0,454	2 070	$N_6 = 3\ 150$	$F_6 = 0,25$	0,65
7	0,398	823	$N_7 = 1\ 351$	$F_7 = 0,38$	0,47
8	0,368	303	$N_8 = 520$	$F_8 = 0,46$	0,44
9	0,330	100	$N_9 = 183$	$F_9 = 0,57$	

5.7.3 TAUX DE SURVIE DURANT LE RECRUTEMENT CALCULÉ D'APRÈS COMPOSITION PAR ÂGE. Une méthode d'application plus générale au calcul des taux de survie durant les années de recrutement est de procéder d'après un échantillon représentatif des âges dans la prise commerciale. Pour ce, on a besoin du taux réel de mortalité naturelle ou d'une certaine idée à ce sujet. Il faut également utiliser la composition par âge de la prise à bord plutôt que seulement du poisson débarqué.

dans l'hypothèse que le poisson rejeté à la mer est presque mort ou sur le point de succomber aux blessures.

L'équation de capture de Baranov (1.17) est $C = NFA/Z$. Supposons F , A et Z estimés au niveau des jeunes poissons d'âge entièrement recruté t , de sorte que :

$$N_t = C_t Z_t / F_t A_t \quad (5.36)$$

La population au début de l'âge t (N_t) est égale à S_{t-1} fois celle de l'âge $t-1$, d'où $N_{t-1} = N_t / S_{t-1}$. Insérant ces éléments dans l'équation de capture nous obtenons :

$$C_{t-1} = \frac{N_t}{S_{t-1}} \times \frac{F_{t-1} A_{t-1}}{Z_{t-1}} \quad (5.37)$$

Nous pouvons résoudre F_{t-1} par essais successifs, connaissant C_{t-1} , N_t et M . Une valeur d'essai de F donne la valeur d'essai $F + M = Z$, S d'essai = e^{-Z} et A d'essai = $1 - S$. Ainsi le côté droit de (5.37) est-il estimé et adapté à la gauche jusqu'à ce qu'il y ait concordance. Puis on peut calculer N_{t-1} à partir de N_t / S_{t-1} avec répétition de l'entière opération pour l'âge qui précède.

Appliquant cette méthode à la distribution des âges durant une seule année, on suppose l'abondance des classes d'âge et le taux de pêche demeurés tous deux plus ou moins constants durant la période d'années où ces poissons furent recrutés.

EXEMPLE 5.6 TAUX DE SURVIE ET DE PÊCHE DE GROUPES D'ÂGE PARTIELLEMENT RECRUTÉS DE FLÉTANS CALCULÉS D'APRÈS COMPOSITION PAR ÂGE DE LA CAPTURE (selon Ricker 1948 modifié).

La fréquence de longueur et la fréquence approximative des âges de flétans capturés en vue de marquage en 1925 et 1926 ont été portées à la figure 2.12; parmi eux, les sujets de moins de l'âge 10 environ figurent au tableau 5.7. Pour concrétiser l'exemple, ces poissons sont considérés représentatifs d'une prise commerciale normale de l'époque (y compris ceux capturés mais non mis en marché puisqu'ils sont censés mourir). Si l'on utilise l'estimation de Z à partir de la distribution des âges (exemple 2.8) et l'estimation de F à partir de l'étiquetage de 1925 (exemple 5.5), le taux instantané réel de mortalité est estimé à $M = Z - F = 0,76 - 0,57 = 0,19$. Cette valeur de M est supposée s'appliquer aussi aux âges de recrutement.

Au tableau 5.7, le nombre et l'âge approximatif des poissons capturés figurent à la colonne 3. Considérant ces âges précis, le taux de pêche définitif $F = 0,57$ et le taux de survie définitif $S = 0,47$ sont reportés vis-à-vis l'âge 9. D'après (5.36), la population initiale d'âge 9 est $N_9 = 359 \times 0,76 / 0,57 \times 0,532 = 900$. Considérons une valeur d'essai $F_8 = 0,5$, de sorte que la valeur d'essai $Z_8 = 0,5 + 0,19 = 0,69$; d'après l'appendice I, la valeur d'essai $A_8 = 0,498$ et la valeur d'essai $S_8 = 0,502$. L'élément droit de (5.37) est donc $900 \times 0,5 \times 0,498 / 0,502 \times 0,69 = 647$, alors que le C_8 réel est 681. Des essais plus poussés montrent que 0,520 représente F_8 , ce qui rend l'élément droit de (5.37) égal à 681 et le S_8 correspondant égal à 0,4916. Nous établissons maintenant N_8 à $900 / 0,4916 = 1\ 831$ et

nous répétons le même calcul pour l'âge 7. Le tableau 5.7 montre la série complète à cet égard.

TABLEAU 5.7 Calcul du taux de pêche du flétan durant les années de recrutement, d'après la distribution approximative des âges dans la capture effectuée en vue de l'étiquetage en 1925 et 1926, en supposant que le taux instantané de mortalité naturelle (M) demeure constant à 0,19 (données de Thompson et Herrington 1930).

1 Âge approx.	2 Groupes de longueur	3 Prise observée C	4 Taux de pêche F	5 Taux de survie S	6 Population initiale N
					11 433
3	425+475	96	0,009	0,8195	9 369
4	525	270	0,032	0,8009	7 504
5	575	740	0,115	0,7371	5 531
6	625	1 201	0,270	0,6313	3 492
7	675	1 175	0,456	0,5241	1 831
8	725	681	0,520	0,4916	900
9	775	359	0,57	0,47	

Nous venons de donner ici un exemple de calcul *séquentiel* par âge, genre de calcul faisant l'objet d'une étude plus approfondie section 8.6.

5.8 ESTIMATION DU POURCENTAGE DE JEUNES GROUPES D'ÂGE PRÉSENTS SUR LES LIEUX DE PÊCHE

Les comparaisons de taux de pêche établies selon les méthodes des exemples 5.5 et 5.6 peuvent servir à déterminer dans quelle mesure la vulnérabilité réduite des divers jeunes groupes d'âges est attribuable à leur réaction face à l'engin de pêche, et dans quelle mesure elle est due à leur absence des lieux de pêche. Si les deux estimations de F concordent à un âge donné durant la période de recrutement, cela indique que le poisson est présent sur les lieux de pêche mais moins vulnérable à l'engin que le stock pleinement recruté. Si l'estimation de F à partir du marquage est supérieure à celle qui découle de la répartition des âges, c'est que le groupe d'âge en question n'était pas encore entièrement sur les lieux de pêche lors de l'étiquetage. La situation limitative d'une réduction de vulnérabilité des années de recrutement entièrement due à l'absence des lieux de pêche sera indiquée par des valeurs F d'étiquetage identiques pour âges de recrutement et âges entièrement vulnérables. Ce genre de comparaison exige cependant l'assurance d'aucune mortalité supplémentaire des jeunes poissons par suite du marquage.

Comme, dans les exemples concrets des tableaux 5.6 et 5.7, les valeurs de F d'après retours d'étiquettes ont tendance à être quelque peu *inférieures* à celles

d'après la composition par âge chez les âges 6 à 8, on pourrait conclure à une moindre vulnérabilité à la capture par palangres plutôt qu'à l'absence des lieux de pêche pour expliquer le recrutement incomplet à ces âges-là. Le très jeune flétan sera certes à tout le moins partiellement absent des fonds fréquentés par les poissons âgés, et la comparaison de l'âge 5 penche en ce sens.



CHAPITRE 6. — ESTIMATION DE SURVIE ET DE TAUX DE PÊCHE D'APRÈS RELATION ENTRE SUCCÈS DE PÊCHE ET CAPTURE OU EFFORT

6.1 PRINCIPES DES MÉTHODES FONDÉES SUR LE SUCCÈS DE PÊCHE

6.1.1 GÉNÉRALITÉS ET HISTORIQUE. Les méthodes abordées dans ce chapitre s'appliquent quand une population est suffisamment exploitée pour que le prélèvement ait réduit de façon appréciable la capture par unité d'effort, celle-ci étant considérée proportionnelle au stock présent. Par exemple, si le prélèvement de 10 tonnes de poisson réduit C/f d'un quart, le stock initial est estimé à 10/0,25 ou 40 tonnes. Au lieu d'évaluer C/f uniquement au début et à la fin de l'expérience, on procède généralement à une série d'estimations, c'est-à-dire que l'on utilise un certain nombre de points pour déterminer le taux de diminution de C/f et partant, du stock. Si l'on procède ainsi, c'est que des variables comme le temps, lequel affecte la vulnérabilité, tendent à priver de fiabilité les estimations uniques de C/f .

L'origine de ces méthodes remonte à Helland (1913-1914). Se fondant sur des statistiques de chasse, il estima la population d'ours norvégiens, supposant le nombre tué chaque année proportionnel au nombre de la population et les naissances compensées par mortalité naturelle. Hjort *et al.* (1933), utilisant les captures annuelles par unité d'effort, appliquèrent un principe semblable aux stocks de baleines au large de l'Islande et ailleurs, mais avec ajustements au recrutement d'après la fécondité connue et diverses estimations de mortalité préadulte. Dans l'un et l'autre cas, le taux instantané de mise à mort (F) était égal à la prise divisée par la population moyenne. Les ours, tout comme les baleines, étaient en voie de diminution assez rapide, ce qui démontra le bien-fondé des hypothèses.

L'application d'un principe semblable aux animaux plus petits semble avoir débuté avec les calculs de Leslie et Davis (1939) d'une population de rats, et l'étude de Smith (1940) fondée sur un programme de réduction de populations d'astéries. Des populations de poissons semblent avoir été étudiées de cette manière par Shibata en 1941 (Kawasaki et Hatanaka 1951), mais, en matière de pêche, les premières applications à retenir largement l'attention en Occident furent les deux analyses poussées de DeLury (1947, 1951) et une étude plus brève de Mottley (1949).

6.1.2 TYPES DE CALCULS ET SYMBOLES. Les méthodes et calculs généralement employés sont de deux types principaux. Le premier, présenté par Leslie et Davis (1939), consiste à porter sur graphique la capture par unité d'effort contre la capture cumulative sur une période donnée ; d'après la droite ainsi obtenue, il est possible d'estimer population initiale ainsi que potentiel de capture. Dans la seconde méthode, d'abord décrite par DeLury en 1947, le logarithme de la capture par unité d'effort est porté contre l'effort cumulatif, et la droite obtenue fournit mêmes statistiques. Les deux méthodes peuvent être améliorées par un changement mineur proposé par Braaten (1969) et sous cette dernière forme nous les décrivons ici.

Les concepts et symboles à employer sont les suivants :

N_0 taille de la population initiale

N_t population moyenne survivant durant l'intervalle de temps t

- C_t capture durant la période t
 K_t capture cumulative au début de l'intervalle t , plus la moitié de la capture durant l'intervalle
 C capture totale (ΣC_t)
 q potentiel de capture — fraction de population capturée par unité d'effort de pêche (k de DeLury)
 p $1 - q$; le complément du potentiel de capture
 f_t effort de pêche durant l'intervalle t
 E_t effort de pêche cumulatif au début de l'intervalle t , plus la moitié de l'effort durant cet intervalle
 f effort de pêche total pour l'ensemble de la période de l'expérience (E de DeLury)
 C_t/f_t capture par unité d'effort durant la période t (C_t de DeLury)

6.2 ESTIMATIONS DE POPULATION D'APRÈS RELATION ENTRE SUCCÈS DE PÊCHE ET CAPTURE DÉJÀ RÉALISÉE — MÉTHODE DE LESLIE¹

6.2.1 CAS GÉNÉRAL. Par définition, la capture par unité d'effort durant l'intervalle de temps t est égale au potentiel de capture multiplié par la population moyenne présente durant ledit intervalle²; autrement dit :

$$\frac{C_t}{f_t} = qN_t \quad (6.1)$$

La population au moment où K_t poissons ont été capturés est égale à la population initiale, moins K_t :

$$N_t = N_0 - K_t \quad (6.2)$$

D'après (6.1) et (6.2) :

$$\frac{C_t}{f_t} = qN_0 - qK_t \quad (6.3)$$

L'équation (6.3) montre que la capture par unité d'effort durant l'intervalle t , portée contre la capture cumulative K_t , doit donner une droite dont la pente est le potentiel de capture q . De même, le point d'intersection sur l'axe des X représente une estimation de la population initiale N_0 puisqu'il représente la prise cumulative si C_t/f_t , et par conséquent la population même, devait être réduit à zéro par la pêche. Le point d'intersection sur l'axe des Y est le produit de la population initiale N_0 et du potentiel de capture q .

¹ Leslie et Davis durent aussi affronter une complication non signalée ici : leur unité d'effort, un piège à ressort, ne pouvait capturer qu'un rat à la fois. Pour tout nombre de trappes en usage, cela signifie que C/f augmente moins rapidement que la population parce qu'à fortes densités, les rencontres des rats avec des pièges déjà fermés sont relativement plus fréquentes qu'à basses densités.

² Il s'agit de la modification de Braaten (1969) à la méthode de Leslie. Leslie et DeLury considèrent tous deux N_t et K_t égaux à la population et à la prise au *début* de chaque intervalle. Cette approximation est voisine de celle de la méthode de Braaten quand les intervalles sont courts et que q est petit.

Les limites de confiance de l'estimation de N_0 peuvent se calculer d'après les équations 2.6 et 2.7 de DeLury (1951). Les limites supérieures et inférieures de confiance pour tout niveau de probabilité (P) sont les racines de l'équation :

$$N^2(q^2 - t_p^2 s_{xx}^2 c_{22}) - 2(q^2 N_0 - t_p^2 s_{xx}^2 c_{12}) N + (q^2 N_0^2 - t_p^2 s_{xx}^2 c_{11}) = 0 \quad (6.4)$$

où :

$$c_{11} = \Sigma X^2 / n \Sigma x^2$$

$$c_{12} = \Sigma X / n \Sigma x^2$$

$$c_{22} = 1 / \Sigma x^2$$

t_p = la valeur t correspondant à un niveau donné de probabilité P pour $n - 2$ degrés de liberté, tel qu'indiqué sur table de t comme la table 3.8 de Snedecor

n = le nombre de jours de pêche

6.2.2 CAS PARTICULIER. Un cas particulier d'application de la méthode de Leslie se présente lorsque des unités d'effort égaux sont employées à des captures successives, de sorte que ces dernières peuvent être portées directement contre la prise cumulative :

$$C_t = qN_0 - qK_t \quad (6.5)$$

Cette situation fut étudiée par Hayne (1949), Moran (1951) et Zippin (1956).

En traçant une ligne d'après (6.5), Zippin montre que la pondération statistique des captures devrait être :

$$\frac{1}{N_0 - K_t} \quad (6.6)$$

où N_0 est une estimation préliminaire à l'oeil.

Une formule semblable de pondération pour la situation générale (6.3) pourrait être la suivante :

$$\frac{f_t}{N_0 - K_t} \quad (6.7)$$

Cependant, d'autres facteurs que la taille de l'échantillon et le nombre des poissons marqués en liberté jouent habituellement un grand rôle dans la détermination de la dispersion des points sur la ligne de régression — par exemple, la variation journalière de vulnérabilité du poisson. C'est pourquoi il sera souvent plus précis et toujours moins compliqué de tracer une droite sans pondération. Il en va de même de l'estimation du maximum de probabilité de Moran (1951) pour N_0 dont Zippin (1956, p. 168, 169) a préparé des tables de simplification du calcul quand le nombre des captures successives se range entre 3 et 7.

6.2.3 EFFET DE LA VARIABILITÉ. D'après les commentaires de l'appendice IV, il semble qu'une ligne de régression prévisionnelle ordinaire adaptée aux équations (6.3) ou (6.5) ne produise d'estimations non biaisées de q et N_0 que s'il n'y a aucune erreur en K_t . Autrement dit, les statistiques de prise devront être tout à fait fiables pour être fonctionnelles. Lorsque c'est le cas, toute la variabilité se situe au niveau de C_t/f_t , et la droite de régression prévisionnelle est également la droite fonctionnelle. Dans bien des cas, les choses en sont ainsi. Toutefois, en situation contraire, une estimation du potentiel de capture aura tendance à être trop basse et celle de la population initiale, trop élevée.

EXEMPLE 6.1 POPULATION D'ACHIGANS À PETITE BOUCHE DU PETIT LAC SILVER ESTIMÉE PAR MÉTHODE DE LESLIE (extrait avec modification de Ricker 1958a d'après Omand 1951).

Le Petit lac Silver, dans le comté de Lanark en Ontario, couvre de 100 à 125 acres. Il fit l'objet d'une pêche intensive à l'aide de trappes pendant 10 jours en septembre 1949, et on estima les populations de poissons qu'il abritait selon la méthode de Leslie. Comme le même nombre de trappes (7) fut employé durant les 10 jours de pêche, on peut les considérer collectivement comme une seule unité d'effort, de façon que la capture quotidienne soit également la capture par unité d'effort — ce qui évitera de diviser chaque prise par 7. Le tableau 6.1 montre les données sur les achigans à petite bouche (*Micropterus dolomieu*).

TABLEAU 6.1 Captures et efforts de pêche pour l'expérience des exemples 6.1 et 6.2; explications dans le texte (d'après les données de Omand 1951).

1	2	3	4	5	6	7	8
Jour	C_t	$C_t/2$	K_t	f_t	E_t	C_t/f_t	$\log_e(C_t/f_t)$
1	131	65,5	65,5	7	3,5	18,71	2,929
2	69	34,5	165,5	7	10,5	9,86	2,288
3	99	49,5	249,5	7	17,5	14,14	2,649
4	78	39,0	338,0	7	24,5	11,14	2,410
5	56	28,0	405,0	7	31,5	8,00	2,079
6	76	38,0	471,0	7	38,5	10,86	2,385
7	49	24,5	533,5	7	45,5	7,00	1,946
8	42	21,0	579,0	7	52,5	6,00	1,792
9	63	31,5	631,5	7	59,5	9,00	2,197
10	47	23,5	686,5	7	66,5	6,71	1,904
Totaux	710	355,0	4 125,0	70

Représentant les valeurs de K_t de l'expression (6.5) par X et les valeurs de C_t par Y , et représentant par x et y les mêmes quantités *mesurées par leurs moyennes*, on obtient les formules des carrés, des produits et des statistiques de régression de base comme dans les équations ci-après, utilisant les symboles de Snedecor (1946, sections 6.5 à 6.9; n = nombre des observations) :

$$\begin{aligned}
 \Sigma xy &= \Sigma(XY) - (\Sigma X)(\Sigma Y)/n \\
 \Sigma y^2 &= \Sigma(Y^2) - (\Sigma Y)^2/n \\
 \Sigma x^2 &= \Sigma(X^2) - (\Sigma X)^2/n
 \end{aligned}
 \tag{6.8}$$

$$\text{Pente} = b = \frac{\sum xy}{\sum x^2} \quad (6.9)$$

$$\text{Point d'intersection sur l'axe des Y} = a = \frac{\sum Y - b\sum X}{n} \quad (6.10)$$

Variance des points par rapport à la droite de régression

$$= s_{yx}^2 = \frac{\sum y^2 - b\sum(xy)}{n - 2} \quad (6.11)$$

$$\text{Variance du coefficient de régression } b = s_b^2 = \frac{s_{yx}^2}{\sum(x^2)} \quad (6.12)$$

Un ordinateur de table affichera toutes ces données en une opération. D'après les données des colonnes 2 et 4 du tableau 6.1, nous obtenons :

$$\begin{aligned} \sum x^2 &= 382\,416 \\ \sum y^2 &= 6\,652 \\ \sum xy &= -40\,825 \\ b &= -0,10676 \\ a &= 115,04 \\ s_{yx}^2 &= 286,71 & s_{yx} &= 16,93 \\ s_b^2 &= 0,0007497 & s_b &= 0,02738 \end{aligned}$$

L'équation de régression, dans les symboles originaux, devient :

$$C_t = 115,04 - 0,10676K_t$$

Comparant avec (6.5), nous obtenons $q = 0,10676$ et $N_0 = 115,04/0,10676 = 1\,078$, ce qui correspond à la population initiale estimée. Le taux instantané de retrait des achigans est estimé à 0,10676 par jour de pêche, ce qui équivaut au prélèvement réel de 10,13% de la population (d'après colonnes 1 et 3 de l'appendice I).

L'erreur type de b et donc de q est de 0,02738. Pour obtenir limites de confiance à 95% de l'estimation de N_0 , on cherchera la valeur t pour $P = 0,05$ et 8 degrés de liberté : $t_p = 2,306$. Les multiplicateurs de l'équation (6.4) sont les suivants :

$$\begin{aligned} c_{11} &= 2\,083\,978/10 \times 382\,416 = 0,54495 \\ c_{12} &= 4\,125/10 \times 382\,416 = 1,0787 \times 10^{-3} \\ c_{22} &= 1/382\,416 = 2,6150 \times 10^{-6} \end{aligned}$$

Insérant ces chiffres dans l'expression (6.4) et déterminant N , les limites de confiance dans l'estimation $N_0 = 1\,078$ sont 814 et 2 507. Ces limites ne sont pas du tout symétriques par rapport à la meilleure estimation.

6.3 ESTIMATIONS DE POPULATION D'APRÈS RELATION ENTRE SUCCÈS DE PÊCHE ET EFFORT DE PÊCHE CUMULATIF — MÉTHODE DE DELURY

6.3.1 CAS GÉNÉRAL. L'équation (6.1) peut prendre la forme suivante :

$$\frac{C_t}{f_t} = qN_0 \left(\frac{N_t}{N_0} \right) \quad (6.14)$$

ou
$$\log_e(C_t/f_t) = \log_e(qN_0) + \log_e(N_t/N_0) \quad (6.15)$$

Lorsque la fraction de stock prélevée par une unité d'effort est petite — par exemple 0,02 ou moins — elle peut servir d'indice exponentiel pour dégager la fraction de stock persistant après que E_t unités aient été utilisées :

$$\frac{N_t}{N_0} = e^{-qE_t} \quad (6.16)$$

Substituant (6.16) dans (6.15) :

$$\log_e(C_t/f_t) = \log_e(qN_0) - qE_t \quad (6.17)$$

Et avec les logarithmes décimaux, (6.17) devient :

$$\log_{10}(C_t/f_t) = \log_{10}(qN_0) - 0,4343qE_t \quad (6.18)$$

Par conséquent, un tracé du logarithme décimal de capture par unité d'effort durant chaque intervalle contre l'effort cumulé jusqu'au milieu de l'intervalle produira une droite dont la pente sera de $0,4343q$, et dont le point d'intersection sur l'axe des Y sera le logarithme de qN_0 . À partir de ces deux données, on pourra estimer q et N_0 .

6.3.2 CAS PARTICULIER. Lorsque l'effort est mesuré par unités plus importantes, de sorte que chaque unité prélève une fraction appréciable du stock, on ne peut utiliser q dans l'équation exponentielle (6.16). Dans ce cas, la pente de la droite de régression du $\log(C_t/f_t)$ contre E_t pourra être transformée en antilogarithme pour donner la survie fractionnelle du stock S après l'action d'une unité d'effort. Comme f unités d'effort sont utilisées en même temps, l'estimation de survie jusqu'à la fin de l'expérience est S^f , et la fraction de stock enlevée est $1 - S^f$. On peut diviser par le retrait total C , ce qui donnera une estimation de la population initiale :

$$N_0 = \frac{C}{1 - S^f} \quad (6.19)$$

L'expression (6.19) s'applique à toutes les valeurs de S et q , mais si q est vraiment petit, la méthode décrite en 6.3.1. convient mieux. Un exemple en a été donné par Ricker (1949a, 1958a).

6.3.3 EFFETS DE LA VARIABILITÉ. Dans les équations qui précèdent, la régression en est une de succès de pêche par rapport à effort de pêche, de sorte que ce dernier constitue l'élément droit de l'équation. Les mesures de l'effort

de pêche effectif tendent à être moins précises que les statistiques de capture ; aussi, dans la plupart des cas, y aura-t-il erreur en E_t , et la droite de régression prévisionnelle sous-estimera-t-elle q et surestimera-t-elle N_0 (appendice IV). Il n'est pas non plus facile d'obtenir une estimation non biaisée de la régression fonctionnelle puisque l'erreur relative de $\log(C_t/f_t)$ et E_t n'est ordinairement pas connue. *Pour cette raison, la méthode de Leslie, section 6.2, est-elle habituellement préférable.* Dans l'exemple qui suit, on connaît exactement l'effort physique appliqué, mais on ignore ses fluctuations d'efficacité selon les changements de température ou autres facteurs.

EXEMPLE 6.2 POPULATION D'ACHIGANS À PETITE BOUCHE DU PETIT LAC SILVER ESTIMÉE PAR MÉTHODE DE DELURY.

Le tableau 6.1 montre l'effort de pêche en jours-trappes (f_t), l'effort cumulatif au moment médian de chaque jour (E_t), la capture quotidienne par unité d'effort (C_t/f_t) et le logarithme naturel de cette dernière. Se référant à l'équation (6.17), on fait la régression de $\log_e(C_t/f_t)$ sur E_t pour obtenir l'équation qui suit :

$$\log_e(C_t/f_t) = 2,7195 - 0,013189E_t$$

Le potentiel de capture du poisson est donc estimé à 1,32% par jour-trappe et la population initiale est $N_0 = (\text{antilog}_e 2,7195)/0,013189 = 15,173/0,013189 = 1\ 150$.

La régression ordinaire utilisée ci-dessus tend à sous-estimer q et à surestimer N_0 , et les deux estimations qui précèdent diffèrent de celles de l'exemple 6.1 dans la direction attendue. Voici la comparaison :

	Méthode de DeLury (exemple 6.2)	Méthode de Leslie (exemple 6.1)
Potentiel de capture q	0,0132	0,10676/7 = 0,0153
Population initiale N_0	1 150	1 078

6.4 ERREURS SYSTÉMATIQUES DES MÉTHODES FONDÉES SUR SUCCÈS DE PÊCHE

Un potentiel de capture irrégulier est certes la plus grande source de perturbation d'une méthode d'estimation où la variation de la capture par unité d'effort est censée être à très long terme ou séculaire. On a donc découvert que plusieurs populations ne se prêtaient pas à ce traitement, soit que leur potentiel de capture varie selon les changements saisonniers du milieu ou les réactions du poisson, soit que chaque poisson diffère de vulnérabilité, et que les plus vulnérables sont plus rapidement éliminés. L'un ou l'autre de ces effets peut exercer sur la capture par unité d'effort des changements que l'on ne saurait distinguer de ceux d'une fluctuation de population.

Moins grave, mais bien fréquente, est la variation quotidienne, ou autre variation à court terme du potentiel de capture. Dans l'ensemble, cela ne fait qu'augmenter la dispersion des points le long des droites de graphes, comme à la figure 6.2. On peut parfois relier cette variation à d'autres facteurs mesurables, et faire les

ajustements qui s'imposent. Ainsi, en pêche sportive, le potentiel de capture peut baisser les jours de congé lorsque l'effort total est grand, et ce, par suite de l'interférence entre pêcheurs ou de l'épuisement de certaines fosses plus accessibles. Par contre, l'effort peut augmenter toutes les fois que le résultat est bon et parce qu'il l'est. Pour rectifier ce dernier cas, Mottley (1949) utilisa dans un exemple la racine carré de la prise divisée par l'effort comme variable de l'élément gauche de l'équation (6.3); toutefois, l'ajustement de l'effort de pêche en fonction d'une base normalisée serait plus compatible avec le principe de cette méthode.

Certes, recrutement et mortalité naturelle ou immigration et émigration peuvent introduire de graves erreurs dans les calculs de Leslie ou de DeLury, sauf si des tendances opposées rétablissent l'équilibre. Il est sans doute peu vraisemblable que l'incidence recrutement ou mortalité coïncide exactement dans le temps avec l'application de l'effort de pêche; il faut donc généralement s'attendre que ces deux facteurs produisent des lignes comme celles observées figure 6.2 : courbes ou de forme tout à fait irrégulière. L'expérience démontre cependant que les points servant à fixer ces droites leur sont rarement voisins, de sorte qu'il est habituellement impossible de déceler recrutement ou mortalité naturelle à partir du degré de courbure que l'un et l'autre peuvent produire. Bien entendu, il y a avantage à concentrer l'effort de pêche sur une période de temps plutôt brève, de façon à minimiser ces effets perturbateurs.

6.5 EMPLOI DE MÉTHODES FONDÉES SUR SUCCÈS DE PÊCHE AUPRÈS DE POPULATIONS MARQUÉES

Ordinairement, il y a dérogation suffisante aux conditions d'estimation d'après le succès de pêche pour qu'une vérification s'impose. DeLury (1951) note qu'une telle vérification procède de l'étude simultanée d'un groupe de poissons *marqués* semblables à tout autre égard à la population soumise à l'estimation. On compare alors la population estimée de poissons marqués au nombre réel des poissons marqués. Une bonne variété de causes peuvent être à l'origine de l'écart entre nombre réel et nombre estimé. Citons entre autres :

1° La modification du potentiel de capture q au cours de l'expérience en raison (a) du changement saisonnier d'habitudes ou d'habitat affectant l'ensemble de la population, (b) de l'élimination sélective des sujets temporairement plus vulnérables, (c) du potentiel de capture fonction de la densité du stock et s'abaissant à mesure que le stock s'éclaircit.

2° La mortalité naturelle durant l'expérience.

3° La mortalité causée par l'engin de pêche au cours de l'expérience (le poisson retenu au filet peut être enlevé par des prédateurs).

4° La mortalité due au mode de marquage, étiquette ou marque même.

5° L'émigration des poissons d'une population des lieux sous étude.

Toutes ces causes tendent à produire une déviation dans la même direction — vers une sous-estimation de la population et surestimation du potentiel de capture — sauf que le point 1°(a) ci-dessus *peut* agir en sens inverse. Par conséquent, à moins de raisons de soupçonner un accroissement progressif de vulnérabilité, l'accord

entre nombre réel et estimé des poissons marqués peut servir de preuve suffisante du peu de conséquence des sources d'erreur citées plus haut, de 1°b à 5°. Par ailleurs, si le nombre estimé est trop faible, il y a plusieurs causes possibles à cet état de choses. Cependant, d'habitude, une de ces causes ou plus peuvent être éliminées comme improbables et, assez souvent, une seule ressort comme source probable de l'écart noté. Alors, la différence entre population calculée ou estimée et population observée ou réelle procure le moyen d'obtenir une estimation numérique de l'effet en question.

Ketchen (1953) a mis au point des calculs à cette fin pour une population où immigration et émigration étaient toutes deux possibles. Pour un calcul simple, il faut supposer qu'immigration et émigration se produisent à un taux instantané uniforme, proportionnel au nombre des poissons présents sur les lieux de pêche. Supposons que F , y et z soient les taux instantanés respectifs de pêche, d'émigration et d'immigration fondés sur l'entière saison de pêche comme unité de temps. (Notons que l'immigration *ajoute* à la population et est affectée du signe opposé à F et y .) Basés sur une unité d'effort de pêche, ces taux instantanés deviennent F/f , y/f et z/f ; F/f est le potentiel de capture q , tandis que les deux autres sont des quantités analogues peu faciles à dénommer.

Dans la figure 6.1, la population marquée comptant initialement M_1 sujets est affectée par l'émigration et la pêche, de sorte que la pente de la droite BC^3 est égale à :

$$F/f + y/f = (F + y)/f \quad (6.20)$$

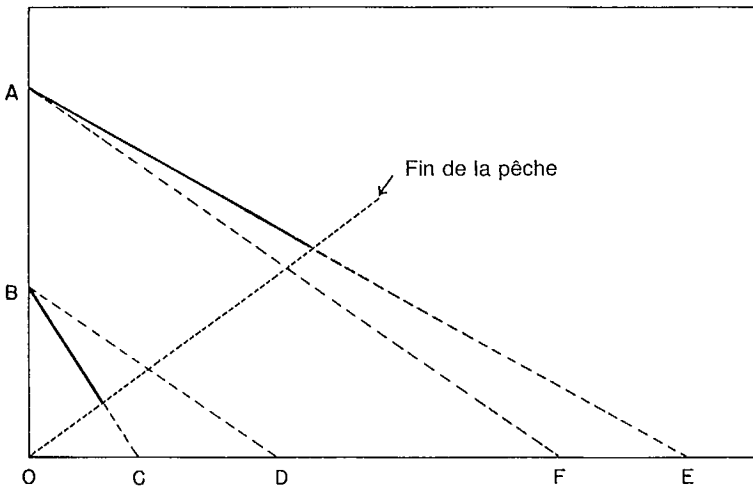


FIG. 6.1 Diagramme montrant la relation entre estimations de Leslie de la population entière (en haut) et de la population marquée (en bas). Ordonnée — capture par unité d'effort; abscisse — capture cumulative (d'après Ketchen 1953 modifié).

³ Ketchen utilise les symboles suivants pour les pentes des deux régressions notées : pour poissons non étiquetés (droite AE), la pente = k = notre $(F + y - z)/f$; pour poissons étiquetés (droite BC), la pente = k' = notre $(F + y)/f$; alors que k désigne le potentiel de capture (notre F/f).

dont $F + y$ peut être calculé. L'estimation du nombre initial *apparent* M_{1a} est le point d'intersection OC sur l'axe des X. S'il n'y avait pas eu d'émigration, C/f pour la population marquée aurait décrû le long de la ligne BD offrant la pente F/f , et l'ordonnée à l'origine OD aurait représenté une estimation sans biais du nombre des poissons marqués M_1 . Nous observons que :

$$\frac{F/f}{(F + y)/f} = \frac{\text{pente de BD}}{\text{pente de BC}} = \frac{OB/OD}{OB/OC} = \frac{OC}{OD} = \frac{M_{1a}}{M_1} \quad (6.21)$$

Par conséquent, F peut être estimé à partir de :

$$F = \frac{M_{1a}}{M_1}(F + y) \quad (6.22)$$

On peut maintenant calculer la population non étiquetée de la même manière. Elle est affectée par la pêche, l'émigration et l'immigration, de sorte que la pente de AE est égale à :

$$F/f + y/f - z/f \quad (6.23)$$

d'où l'on peut calculer z puisque f est connu et que nous avons trouvé F et y plus haut. S'il n'y avait eu ni immigration ni émigration, le succès de pêche aurait décrû le long de la droite AF parallèle à BD. La population initiale apparente estimée $N_a (= OE)$ est, par rapport à la population initiale vraie $N (= OF)$, ce que la pente de AF est à la pente de AE, ou ce que F/f est par rapport à $(F + y - z)/f$; d'où l'estimation de N :

$$N = N_a(F + y - z)/F \quad (6.24)$$

Utilisant \bar{N} comme population moyenne réelle et \bar{B} pour sa biomasse moyenne, nous pouvons énoncer comme dans les expressions (1.17) et (1.40) au chapitre 1 :

$$F\bar{N} = C = \text{capture}; F\bar{B} = Y = \text{poids de la capture (rendement)} \quad (6.25)$$

$$y\bar{N} = \text{nombre des émigrants}; y\bar{B} = \text{poids des émigrants} \quad (6.26)$$

$$z\bar{N} = \text{nombre des immigrants}; z\bar{B} = \text{poids des immigrants} \quad (6.27)$$

On pourra évaluer \bar{N} ou \bar{B} d'après (6.25) et obtenir le nombre ou la biomasse des émigrants et immigrants d'après (6.26) et (6.27).

EXEMPLE 6.3 TAUX DE PÊCHE, D'IMMIGRATION ET D'ÉMIGRATION DANS UNE POPULATION MIGRATRICE DE LIMANDES SOLES (extrait de Ricker 1958a d'après Ketchen 1953).

Ketchen étudia une population de limandes soles (*Parophrys vetulus*) durant sa migration, de sorte que les sujets pénétraient ou quittaient les lieux de pêche. Bref, l'expérience consista à marquer 2 190 poissons (= M_1) juste avant le 29 avril, à l'approche du début de la pêche. On consigna chaque jour l'effort de pêche de même que le nombre des poissons capturés et des étiquettes récupérées. Le tracé de la capture par unité d'effort contre la capture cumulative apparaît pour

l'ensemble du stock dans la partie supérieure de la figure 6.2 et pour les poissons étiquetés à la partie inférieure; et les droites de moindre carré ordinaires donnent les statistiques suivantes :

$$\text{Pente de BC} = (F + y)/f = 0,000695$$

$$M_{1a} = 958 \text{ pièces}$$

$$\text{Pente de AE} = (F + y - z)/f = 0,000246$$

$$N_a = 5,83 \text{ millions de lb}$$

Nous connaissons également :

$$f = 2\,285 \text{ heures-bateaux}$$

$$M_1 = 2\,190 \text{ pièces}$$

$$Y = 2,54 \text{ millions de lb}$$

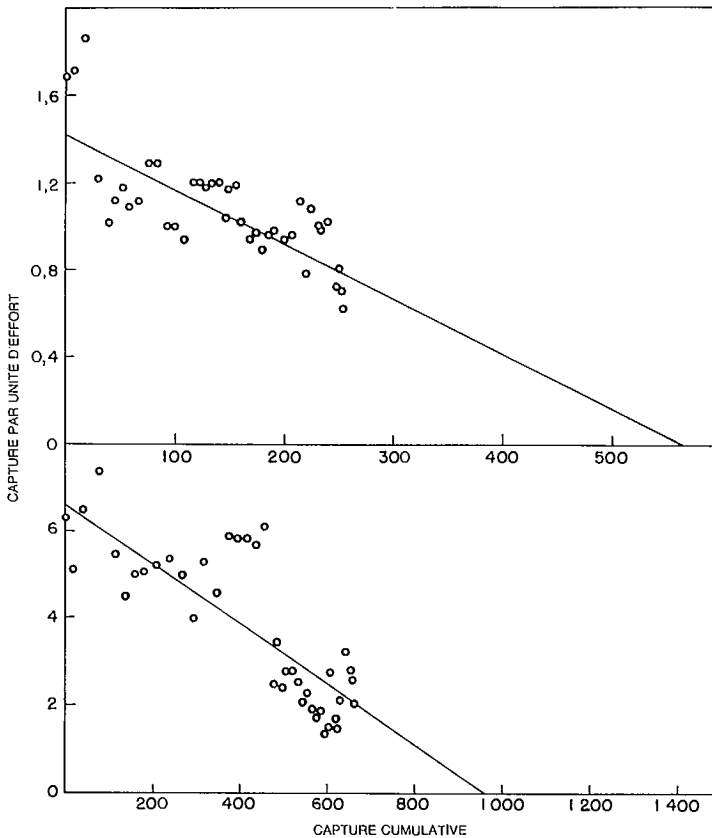


FIG. 6.2 Graphes de Leslie indiquant les captures de limande sole, en 10 000 livres (en haut), et de poissons étiquetés, en 10 000 poissons (en bas), dans le détroit d'Hécate, C.-B. (d'après Ketchen 1953).

Ce qui nous permet de calculer :

$$F + y = 0,000695 \times 2\,285 = 1,588$$

Selon (6.22), $F = 958 \times 1,588/2\,190 = 0,695$

D'où $y = 1,588 - 0,695 = 0,893$

D'après (6.23), $F + y - z = 2\,285 \times 0,000246 = 0,562$

et $z = 1,588 - 0,562 = 1,026$

D'après (6.24), $B = 5,83 \times 0,562/0,695 = 4,72$ millions de lb

D'après (6.25), $\bar{B} = 2,54/0,695 = 3,65$ millions de lb

D'après (6.26), le poids des émigrants = $0,893 \times 3,65 = 3,26$ millions de lb

D'après (6.27), le poids des immigrants = $1,026 \times 3,65 = 3,74$ millions de lb

La quantité totale de poissons concernés durant la période d'expérience est leur nombre initial, plus les immigrants, ou $4,72 + 3,74 = 8,46$ millions de lb.

On devrait se référer au calcul originel de M. Ketchen pour les estimations du stock total durant la saison ainsi que pour certaines conséquences de la variation possible du taux d'immigration ou d'émigration. Dans l'exemple 3.5, on obtint à partir des retours d'étiquettes une estimation de B donnant 4,4 millions de lb ; c'est là une estimation indépendante pour la même quantité que les 4,72 millions de lb obtenus au paragraphe précédent.

6.6 MÉTHODES FONDÉES SUR SUCCÈS DE PÊCHE QUAND ON UTILISE PLUS QU'UNE SORTE D'EFFORT DE PÊCHE OU N'A DE DONNÉES QUE POUR UNE PARTIE DE L'EFFORT.

Il arrive souvent que les statistiques prise-effort ne couvrent qu'une partie de l'effort de pêche exercé sur une population, ou que deux genres d'effort adoptés ne puissent s'additionner directement. DeLury (1951) offre pour ce genre de données une formule générale appliquée par Dickie (1955) au cas qui nous occupe ici. Supposons donc :

f_i, f'_i, f''_i etc. — quantités de divers genres d'effort appliqués chaque jour (ou pour tout autre court laps de temps)

q, q', q'' etc. — potentiel de capture du stock par les genres d'effort ci-dessus

Donc, pour tout genre d'effort choisi f , la prise par unité d'effort C_i/f_i s'exprime de la façon suivante :

$$C_i/f_i = qN_0 - \left(q + \frac{q'f'_i}{f_i} + \frac{q''f''_i}{f_i} + \dots \right) K_i \quad (6.28)$$

$$= qN_0 - \bar{q}K_i \quad (6.29)$$

où \bar{q} est la pente du graphe de Leslie (= \hat{k} de Dickie).

Le plus souvent, nous nous intéressons plus particulièrement à un type d'engin, ou ne disposons de données sur la capture par unité d'effort que pour un

engin : convenons qu'il s'agit de f , et que tous les autres sont f' . D'après la définition de \bar{q} en (6.28) et (6.29), nous avons :

$$q = \frac{\bar{q}}{1 + \frac{q'f'_i}{qf_i}} \quad (6.30)$$

De plus, puisque $C_i/f_i = qN_i$, alors $qf_i = C_i/N_i$ et ainsi $q'f'_i = C'_i/N_i$. Par conséquent, le dénominateur $q'f'_i/qf_i$, est simplement égal à C'_i/C_i , rapport des captures fournies par deux genres d'effort à des intervalles de pêche successifs. Il s'ensuit que (6.30) devient :

$$q = \frac{\bar{q}}{1 + C'_i/C_i} \quad (6.31)$$

Si le rapport C'_i/C_i demeure raisonnablement constant durant la saison de pêche, il sera également vrai que :

$$q = \frac{\bar{q}}{1 + C'/C} \quad (6.32)$$

De sorte qu'à partir de la prise totale par les deux sortes d'engins, plus la pente du graphe de Leslie, nous obtenons le coefficient de capture réel q .

La condition exigeant que les deux sortes d'engins fonctionnent au même rythme au moins approximatif durant la saison peut se vérifier par l'examen de la répartition saisonnière de la prise de chacun. En outre, devant toute déviation sérieuse de cette condition, le graphe de Leslie n'offrira pas une droite, surtout si C' est supérieur à C .

S'il y a mortalité naturelle au sein de la population durant l'expérience, elle contribuera également à la valeur de q . Un ajustement est possible si cet apport peut s'estimer indépendamment. Toujours suivant Dickie, supposons que le taux instantané de mortalité naturelle pendant la durée de l'expérience soit M ; en termes d'unité d'effort effectif de pêche, on aura donc M/f . Par conséquent :

$$q = \frac{\bar{q} - M/f}{1 + C'/C} \quad (6.33)$$

EXEMPLE 6.4 ABONDANCE ET MORTALITÉ DES PÉTONCLES GÉANTS (*Placopecten magellanicus*) DE LA BAIE DE FUNDY D'APRÈS LA MÉTHODE DE LESLIE À L'AIDE DE DONNÉES SUR LA CAPTURE ET L'EFFORT D'UNE PARTIE DE LA FLOTTILLE (extrait de Ricker 1958a d'après Dickie 1955).

Afin de réduire la variabilité des données de capture par unité d'effort, Dickie utilisa les statistiques de capture et de pêche d'une partie de la flottille de dragueurs de pétoncles tenant de bons registres, et n'utilisa que les données se rapportant aux jours de calme, quand le dragueage approchait en quelque sorte une efficacité stan-

dard ou maximale. De ses onze années de données (fig. 6 et tableaux III et IV de Dickie) nous citons celles pour 1944–1945. Les captures étant exprimées en poids, nous remplaçons C et C' par Y et Y' dans les formules suivantes :

Capture pour la partie de flottille étudiée	$Y = 130\ 447\ \text{lb}$
Capture pour le reste de la flottille	$Y' = 563\ 783\ \text{lb}$
Effort de pêche pour la partie de flottille étudiée	$f = 320\ \text{jours-bateaux}$
Pente de la courbe de Leslie	$\bar{q} = 0,001399$
Point d'intersection sur l'axe des Y (succès de pêche initial)	$qB_0 = 589,6\ \text{lb/jour-bateau}$
Taux instantané de mortalité naturelle pour la saison	$M = 0,06$
Mortalité naturelle instantanée par unité de l'effort de pêche échantillonné	$M/f = 0,0001875$

D'après (6.33) :

$$q = \frac{0,001399 - 0,0001875}{1 + 563\ 783/130\ 447} = 0,0002276$$

La population initiale est estimée à :

$$B_0 = \frac{589,6}{0,0002276} = 2\ 591\ 000\ \text{lb}$$

CHAPITRE 7. — ESTIMATION DE SURVIE ET DE TAUX DE PÊCHE D'APRÈS CAPTURE ET EFFORT DE PÊCHE AU COURS D'ANNÉES CONSÉCUTIVES

7.1 COMPARAISON DIRECTE ENTRE CAPTURE ET EFFORT DE PÊCHE

Si l'effort de pêche, sur un stock, est assez grand pour éliminer au moins une fraction appréciable de ce stock en l'espace d'une année et qu'il varie beaucoup selon les années, les changements de mortalité et de survie du stock qui s'ensuivent peuvent servir de base à l'estimation du taux de pêche en cause.

Dans presque tous les cas, le premier pas sera de porter la capture C contre l'effort f touchant des années successives, et de noter s'il y a régression ou corrélation entre les deux. La capture ne peut augmenter avec l'augmentation de l'effort que dans la mesure où les réserves de stock sont suffisantes. Par conséquent, s'il existe une assez bonne corrélation entre C et f , cela suggère que le taux d'exploitation n'a pas été vraiment intense et fut inférieur à 70-75% sur la plus grande partie ou toute la gamme d'efforts représentés.

Si l'on trouve corrélation, des circonstances favorables pourront permettre une estimation du taux de pêche d'après la courbure de la ligne reliant capture à effort (Ricker 1940). Cette méthode vaut avant tout pour les pêcheries de type 1, où l'action combinée du recrutement et de la mortalité naturelle n'a qu'un effet négligeable sur le stock pendant la poursuite de la pêche, de sorte que tout le changement subi par la population est dû à la pêche. On peut faire appel à cette méthode en deux situations quelque peu différentes :

1° On dispose de la capture C et de l'effort f pour toute la saison de pêche sur au moins deux années et aussi d'un indice de l'abondance initiale relative du stock N durant les mêmes années, comme on peut parfois en obtenir à partir d'une mesure de C/f exécutée tôt chaque saison de pêche.

2° On dispose de la capture C et de l'effort f pour une assez longue série d'années durant lesquelles il n'y a eu aucune tendance d'abondance de durée comparable à la longueur de la série disponible.

Dans l'une ou l'autre situation, on suppose que les données sur l'effort mesurent l'effort *réel* : autrement dit, que le taux instantané de mortalité F est considéré proportionnel à l'effort de pêche f .

Comme toute mortalité provient de la pêche pendant que celle-ci se pratique, la capture est égale à la population multipliée par le taux d'exploitation ($C = Nu$). Pour chaque deux années non nécessairement consécutives, nous avons :

$$\frac{u_2}{u_1} = \frac{C_2/N_2}{C_1/N_1} = \frac{C_2N_1}{C_1N_2} \quad (7.1)$$

Comme F varie de la même façon que f et que $F = -\log_e(1 - u)$ en l'absence de mortalité naturelle :

$$\frac{\log(1 - u_2)}{\log(1 - u_1)} = \frac{F_2}{F_1} = \frac{f_2}{f_1} \quad (7.2)$$

Dans la situation 1° ci-dessus, le rapport entre N_1 et N_2 est connu ainsi que celui entre C_1 , C_2 , f_1 et f_2 ; par conséquent, les éléments droits de (7.1) et (7.2) sont également connus, et les deux équations peuvent être résolues simultanément pour u_1 et u_2 par approximation. La figure 7.1 présente un graphe dont on peut ordinairement extraire une solution à deux décimales.

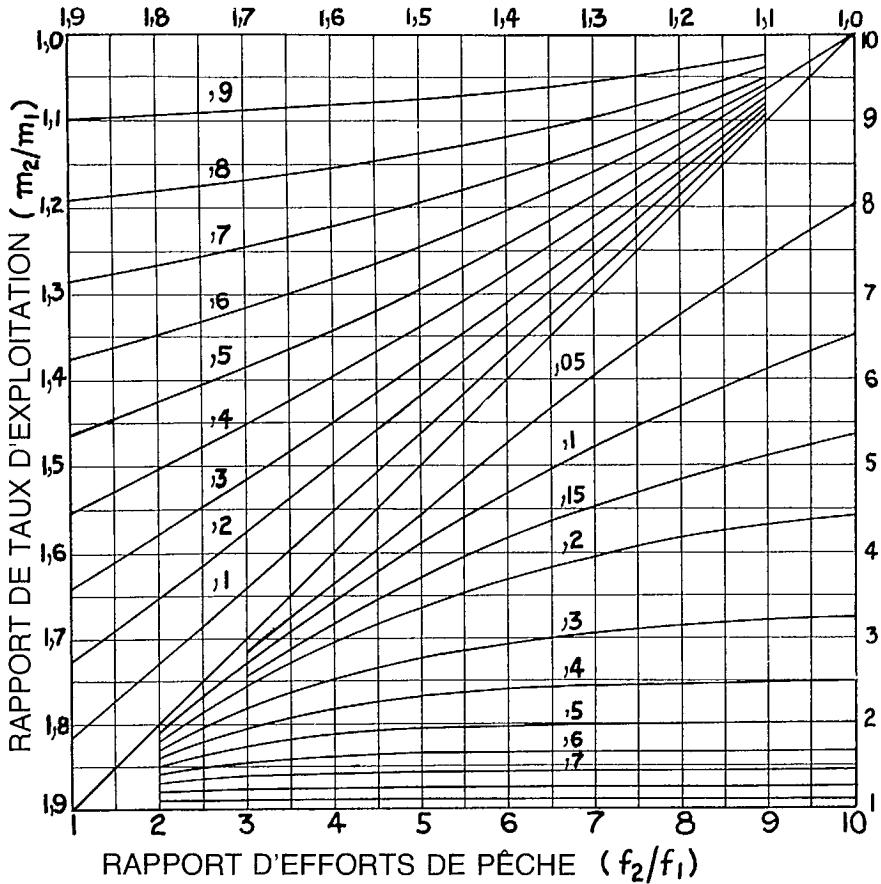


FIG. 7.1 Relation entre rapport d'efforts de pêche (f_2/f_1) et rapport de taux d'exploitation (m_2/m_1) pour des populations de type I (chez lesquelles $m = u$). Les lignes courbes indiquent des valeurs identiques de m_1 , le taux d'exploitation durant l'année de moindre effort (d'après Ricker 1940).

Dans la situation 2°, la meilleure méthode est d'adapter une ligne à la courbe de capture par rapport à l'effort. Le fait que la ligne doive passer par l'origine

donne idée du degré prévisible de la courbure (fig. 7.2). Utilisant les captures ajustées C' correspondant aux efforts maximaux et minimaux f dans la série, on obtient les valeurs convenant aux équations (7.1) et (7.2) :

$$\frac{u_2}{u_1} = \frac{C'_2}{C'_1}; \text{ et } \frac{f_2}{f_1}$$

On résoudra alors ces équations par approximation ou en se servant de la figure 7.1.

EXEMPLE 7.1 TAUX D'EXPLOITATION D'APRÈS FIGURE 7.1 (extrait de Ricker 1958a d'après Ricker 1940, p. 56).

La figure 7.2 montre captures et efforts modelés sur les données d'une pêcherie à la cuiller de saumon chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) décrite à l'auteur par M. A. L. Tester. La capture tend à augmenter en fonction de l'engin, mais non de façon proportionnelle : en d'autres termes, la capture par unité d'effort est moindre quand l'effort est plus grand. La comparaison d'années où l'effort était à peu près identique ne fournit nul indice de changement progressif de C/f avec le temps; donc, le stock non plus n'aura de tendance soutenue d'abondance, bien qu'il y ait certes variation d'année en année. Nous avons tracé une ligne à la figure 7.2 et trouvé que les captures moyennes pour effort maximal et minimal se situent respectivement à 4 000 et 2 830 poissons. Leur rapport est de 1.41 comparé à un rapport d'effort de 660 à 300 ou 2,20.

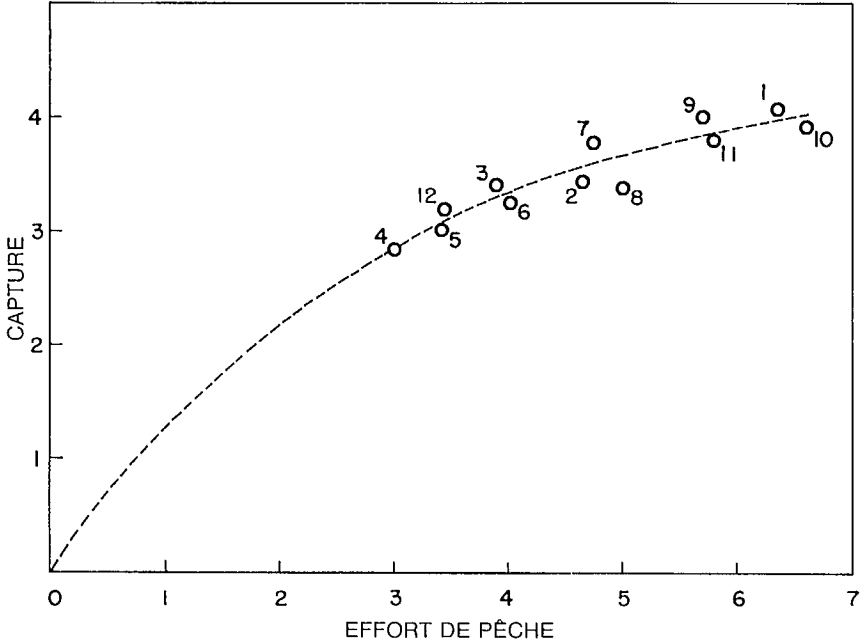


FIG. 7.2 Graphe de capture (en 1 000 poissons) contre effort de pêche (en 100 lignes) dans la pêcherie de saumon de l'exemple 7.1.

D'après la figure 7.1, on peut lire une valeur préliminaire de $u_1 = 0,6$, ce qui peut être amélioré jusqu'à 0,63 par approches successives dans les équations (7.1) et (7.2). Les autres valeurs de u seront ensuite calculées d'après (7.2), comme on le voit à la colonne 4 du tableau 7.1.

TABLEAU 7.1 Effort et capture dans une pêcherie à la cuiller, taux d'exploitation et populations initiales calculés (exemple 7.1).

Année	Effort (lignes)	Capture (pièces)	Exploitation (u)	Population (pièces)
1	636	4080	0,88	4 600
2	465	3 430	0,79	4 300
3	390	3 390	0,72	4 700
4	300	2 830	0,63	4 500
5	342	3 000	0,68	4 400
6	402	3 240	0,74	4 400
7	474	3 780	0,79	4 800
8	501	3 370	0,81	4 200
9	570	4 000	0,85	4 700
10	660	3 919	0,89	4 400
11	579	3 780	0,85	4 400
12	345	3 190	0,68	4 700

7.2 TAUX D'EXPLOITATION ESTIMÉ PAR ÉGALISATION DE L'EFFORT DE PÊCHE — MÉTHODE DE SETTE

Considérant toujours les pêcheries de type I (section 1.5), si l'on dispose d'un relevé des chiffres respectifs de capture et de pêche par jour ou par semaine, il est possible de totaliser pour chaque deux années ou davantage les captures effectuées durant le temps où se déployait un niveau standard d'effort de pêche (O.E. Sette, dans Ricker 1940, p. 53). L'effort d'efficacité maximale à utiliser est celui effectivement déployé durant l'année où la pêche fut minimale. Supposant ce constant effort proportionnel au taux de pêche au moment où celle-ci se pratique, les taux de pêche doivent être égaux *pour les périodes de temps indiquées*. En l'absence de mortalité naturelle, taux égaux de pêche signifient taux égaux d'exploitation; et puisque $C = uN$, les captures de ces périodes sont proportionnelles aux populations initiales. Ceci donne le rapport $N_1 : N_2$ nécessaire en (7.1), et l'importance réelle de la population peut s'obtenir comme à la section 7.1.

EXEMPLE 7.2 TAUX DE PÊCHE ET IMPORTANCE DU STOCK CALCULÉS D'APRÈS MÉTHODE DE SETTE (d'après Ricker 1958a).

Les statistiques générales, pour trois ans, d'une pêcherie exploitant une population circonscrite (à recrutement absent durant la saison de pêche) se sont révélées comme suit :

Année	Effort	Capture (en tonnes)	Capture réduite
1923	2 268	248	186
1924	1 549	200	200
1925	1 684	283	265

La colonne « capture réduite » représente la prise jusqu'au temps où 1 549 unités d'effort se déploient chaque année, avec légère interpolation à l'intérieur d'une période statistique de capture afin de dégager la capture correspondant exactement aux 1 549 unités d'effort déployées. Les populations initiales durant les trois années étaient en proportion des captures réduites, soit 186:200:265.

Appliquant (7.1) aux deux premières années, 1923 étant l'année 2 puisqu'elle accuse le plus grand effort de pêche, nous avons :

$$\frac{u_2}{u_1} = \frac{248}{200} \times \frac{200}{186} = 1,333$$

$$\frac{f_2}{f_1} = \frac{2\ 268}{1\ 549} = 1,464$$

Si en partie supérieure de la figure 7.1 on inscrit 1,464 en abscisse et 1,333 en ordonnée, on obtient $m_1 = u_1 = 0,36$; d'où $F_1 = 0,446$ (appendice I) et $F_2 = 1,464 \times 0,446 = 0,653$, et $u_2 = 0,48$. De même, la population originelle de 1924 est estimée à $200/0,36 = 560$ tonnes et celle de 1923 à $248/0,48 = 520$ tonnes.

Les années 1924 et 1925 diffèrent si peu en effort qu'un pareil calcul à leur égard serait sans doute inutile; cependant, 1925 peut se comparer à 1923. Mieux encore, les trois années pourraient faire l'objet d'une analyse unique, comme décrit à la « situation 2° », section 7.1.

7.3 TAUX DE PÊCHE ET DE MORTALITÉ NATURELLE D'APRÈS COMPARAISON DES TAUX DE SURVIE À DEUX NIVEAUX D'EFFORT DE PÊCHE — MÉTHODE DE SILLIMAN

7.3.1 FORMULES DE BASE. Une méthode proposée par Silliman (1943) peut s'appliquer aux pêcheries de type 1 ou 2 — c'est-à-dire que mortalité naturelle et recrutement peuvent se manifester durant ou hors la saison de pêche. Il faut dans les annales des pêches avoir pu relever deux niveaux différents d'effort relativement constant, chacun d'une durée suffisante pour donner une estimation sûre du taux de survie prédominant S . On doit supposer un taux instantané de mortalité naturelle M identique sous les deux régimes et, comme d'habitude, un taux de pêche F proportionnel à la mesure physique dont on dispose sur l'effort de pêche f . On peut simplifier les calculs (Ricker 1945c) en utilisant les taux instantanés suivants :

$$F_1 + M = Z_1 = -\log_e S_1 \quad (7.3)$$

$$F_2 + M = Z_2 = -\log_e S_2 \quad (7.4)$$

$$F_1/F_2 = f_1/f_2 \quad (7.5)$$

Les éléments droits étant connus, on pourra résoudre directement les équations pour F_1 , F_2 et M ; on obtient aussi $q = F_1/f_1 = F_2/f_2$.

7.3.2 COMPARAISON D'ANNÉES CONSÉCUTIVES. Dans l'application de cette méthode par Silliman, l'effort de pêche s'est maintenu assez longtemps à chacun des deux niveaux pour que le taux de survie de chacun se dégage de la courbe de capture. La méthode peut cependant être aussi employée dans des conditions moins rigoureuses. Si l'on dispose de deux années adjacentes à chacun de deux niveaux stables d'effort, les captures d'une même classe d'âge ou groupe de classes d'âge peuvent être comparées au cours d'années consécutives, n'utilisant que les âges entièrement recrutés au cours de chaque année. Ceci peut être représenté par l'expression :

$$S = \frac{(C_b + C_c + \dots + C_j)_2}{(C_a + C_b + \dots + C_i)_1} \quad (7.6)$$

Les indices inférieurs a, b , etc., se rapportent à l'âge, alors que les chiffres 1 et 2 intéressent les deux années successives que l'on compare.

Bien entendu, on peut disposer de plus de deux paires (ou brèves séquences) d'années pour estimations du taux de survie — chaque paire se caractérisant par la constance de l'effort de pêche. La meilleure méthode est alors d'estimer S à partir de chaque paire d'années adjacentes, de convertir chacun des S en taux de mortalité instantané correspondant Z et de calculer F_1, F_2, M et q pour chaque combinaison de deux paires d'années, selon la méthode de la section 7.3.1. On peut alors faire la moyenne de M et de q pour obtenir une valeur commune, si nécessaire. Widrig (1954b, p. 143) suggère le calcul d'une estimation unique en régressant Z sur f pour toutes les paires d'années dont on dispose; mais comme il y aura sûrement erreur d'échantillonnage en f , une régression ordinaire donnera une estimation trop basse de q et trop élevée de M (comparer avec section 7.4.2).

EXEMPLE 7.3 TAUX DE PÊCHE ET DE MORTALITÉ NATURELLE DES SARDINES DU PACIFIQUE (*Sardinops sagax*) D'APRÈS COMPARAISON DE DEUX NIVEAUX D'EFFORT DE PÊCHE ET DES TAUX DE SURVIE CORRESPONDANTS (extrait de Ricker 1958a d'après Silliman 1943 modifié).

On a calculé de la manière suivante les taux de survie à partir des courbes de capture pour deux périodes de pêche à la sardine :

Période	Effort de pêche relatif	Taux de survie	Taux instantané de mortalité (= $-\log_e S$)
1927-1933	$f_1 = 1$	$S_1 = 0.90$	$Z_1 = 0.511$
1937-1942	$f_2 = 4$	$S_2 = 0.20$	$Z_2 = 1.609$

Les équations (7.3) à (7.5) correspondent à :

$$\begin{aligned} F_1 + M &= 0,511 \\ F_2 + M &= 1,609 \\ F_1/F_2 &= 1/4 \end{aligned}$$

En les résolvant, on obtient $F_1 = 0,366$, $F_2 = 1,464$ et $M = 0,145$.

Une étude subséquente laisse à penser que ces résultats préliminaires donnaient des chiffres trop bas de mortalité naturelle et trop élevés de mortalité due à la pêche (Clark et Marr 1956). Diverses raisons peuvent expliquer cet écart, dont (1) une élévation progressive temporaire du recrutement au sein des classes d'âge dont fut tiré le taux de survie 1937-1942, donnant un S_2 trop bas, et (2) la possibilité que l'unité d'engin utilisé soit devenue plus efficace durant le temps de comparaison, peut-être par suite d'une meilleure collaboration dans le repérage des bancs de sardines.

7.4 TAUX DE PÊCHE ET DE MORTALITÉ NATURELLE D'APRÈS STATISTIQUES DE CAPTURE ET D'EFFORT QUAND CET EFFORT VARIE SANS CESSÉ — MÉTHODE DE BEVERTON ET HOLT

7.4.1 MÉTHODE. Beverton et Holt (1956, 1957) ont proposé une méthode que l'on peut considérer comme une extension de celle de Silliman (section 7.3) dans les cas où l'effort de pêche varie d'une année à l'autre. Les conditions requises à l'application de cette méthode sont : (1) capture par unité d'effort (C/f) proportionnelle à la population moyenne présente (N) durant la saison de pêche; (2) taux de mortalité naturelle (M) et potentiel de capture (q) ne variant pas avec l'âge une fois atteint l'âge de plein recrutement (complète vulnérabilité); et (3) taux de mortalité naturelle ne variant pas d'une année à l'autre. Autre condition moins rigoureuse pouvant remplacer (3), M n'accusant pas de tendance unidirectionnelle qui dure plus que le tiers environ du nombre d'années que couvrent les données.

Les informations de base nécessaires sont l'effort de pêche (f), la capture (C) et la composition par âge de la capture pour une suite d'au moins trois ans. La composition par âge doit être assez détaillée pour permettre : (1) de cerner et de détacher tous les âges incomplètement recrutés et (2) d'identifier, l'année suivante, le nombre des poissons de la plus jeune classe d'âge complètement recrutée d'une année donnée. Il n'est pas nécessaire de distinguer les uns des autres les âges plus avancés. On suppose enfin qu'il s'agit d'une pêcherie de type 2, autrement dit, que pêche et mortalité naturelle agissent concurremment durant toute l'année¹.

Pour des paires d'années successives, il convient de formuler la série d'expressions suivantes :

$$\left. \begin{aligned} \frac{(C_b + C_c + \dots + C_j)_2 / f_2}{(C_a + C_b + \dots + C_i)_1 / f_1} &= \frac{(C/f)_2}{(C/f)_1} \\ \frac{(C_b + C_c + \dots + C_j)_3 / f_3}{(C_a + C_b + \dots + C_i)_2 / f_2} &= \frac{(C/f)_3}{(C/f)_2} \\ &\text{etc.} \end{aligned} \right\} \quad (7.7)$$

1. Si la mortalité due à la pêche précède la mortalité naturelle (pêcherie de type 1), le procédé est identique, mais $m = 1 - e^{-F}$ remplace A et F remplace Z dans les expressions 7.8 à 7.10 ci-dessous.

Les indices inférieurs $a, b, \text{etc.}$, se rapportent à l'âge, et les chiffres 1, 2, etc., aux années successives de pêche. L'âge a est le premier âge totalement recruté présent dans la première année de chaque paire, et l'âge b , l'âge supérieur voisin, etc. L'âge i est l'âge le plus avancé présent dans la première année de chaque paire, et l'âge j , l'âge supérieur voisin l'année suivante, où capture sera généralement égale à zéro. Par conséquent, les expressions en (7.7) représentent le rapport de la capture par unité d'effort *des mêmes classes d'âge pendant deux années successives*.

Chaque ligne de l'expression (7.7) serait une estimation du taux de survie S , si l'effort était le même au cours des deux années considérées; mais comme l'effort change, (7.7) n'est simple fonction de survie ni durant l'année qui précède ni durant celle qui suit. Puisque la population moyenne de tout groupe d'âge totalement recruté durant une saison est égale à la population initiale multipliée par A/Z (équation 1.15), nous pouvons formuler :

$$\frac{(C/f)_2}{(C/f)_1} = \frac{\bar{N}_2}{\bar{N}_1} = \frac{N_2 A_2 / Z_2}{N_1 A_1 / Z_1}$$

$$S_1 = \frac{N_2}{N_1} = \frac{(C/f)_2}{(C/f)_1} \times \frac{A_1 Z_2}{A_2 Z_1} \quad (7.8)$$

Le « terme correctif » $A_1 Z_2 / A_2 Z_1$ est le même que celui présenté dans les situations exactement comparables comportant recaptures d'étiquettes (équations 5.7, 5.30). En recourant aux logarithmes, cela donne :

$$\log_e S_1 = \log_e [(C/f)_2 / (C/f)_1] + \log_e (A_1 Z_2 / A_2 Z_1) \quad (7.9)$$

Comme $-\log_e S_1 = Z_1 = F_1 + M$ et $F_1 = qf_1$, nous obtenons, avec quelque transposition :

$$Z_1 = -\log_e [(C/f)_2 / (C/f)_1] - \log_e (A_1 Z_2 / A_2 Z_1) = M + qf_1$$

Des équations similaires peuvent être formulées pour chaque paire d'années représentées dans les données et donneront la série :

$$\left. \begin{aligned} -\log_e [(C/f)_2 / (C/f)_1] - \log_e (A_1 Z_2 / A_2 Z_1) &= M + qf_1 \\ -\log_e [(C/f)_3 / (C/f)_2] - \log_e (A_2 Z_3 / A_3 Z_2) &= M + qf_2 \\ \text{etc.} \end{aligned} \right\} \quad (7.10)$$

Nous obtenons ainsi une suite d'équations linéaires en f dont les pentes représentent une estimation du potentiel de capture q , et dont les points d'intersection sur l'axe des Y représentent l'estimation du taux de mortalité naturelle M .

Pour l'estimation de q et de M , il faut les données d'au moins 3 ans, c'est-à-dire l'équivalent de deux équations. Pour une première estimation, on igno-

re les termes correctifs en (7.10) — c'est-à-dire que l'on prend comme estimation d'essai de Z dans l'année 1 : $-\log_e[(C/f)_2/(C/f)_1]$; dans l'année 2 : $-\log_e[(C/f)_3/(C/f)_2]$ et ainsi de suite. Ces valeurs de Z sont portées contre f_1, f_2, \dots , et l'on trace une droite de régression. La pente de cette droite sert de première estimation de q , et son point d'intersection sur l'axe des Y , de première estimation de M . À partir de là, on estime une valeur de Z pour chaque année d'après $Z = M + qf$, d'où l'on calcule les séries de valeurs d'essai pour les termes correctifs de logarithme, puis les valeurs ajustées pour les éléments gauches de (7.10). Ces dernières sont portées sur graphique contre les valeurs successives de F , on trace une nouvelle droite, et à partir des valeurs ajustées de M et de q , on obtient une relation encore meilleure. Le troisième ou quatrième tracé sera probablement le dernier à être concluant^{2,3}.

7.4.2 CHOIX D'UNE LIGNE DE RÉGRESSION. L'une des difficultés inhérentes à cette méthode est le choix d'une ligne de régression. Jusqu'à maintenant on a toujours employé la régression prévisionnelle de Z par rapport à f , ce qui est correct avec f mesuré sans erreur. Si cependant f était sujet à erreur, alors que Z ne l'était pas, la régression de f par rapport à Z serait appropriée. Bien que la mesure physique de l'effort de pêche puisse être assez précise, son efficacité peut grandement varier en raison d'une température changeante ou de modifications dans les bancs de poissons; c'est pourquoi on doit la considérer comme sujette à grande variation d'une année à l'autre. Les estimations de Z aussi peuvent être assez incertaines. Donc avec la plupart des données réelles, Z et f seront tous deux sujets à erreur, mais l'ampleur relative de ces erreurs restera inconnue. L'une des « régressions par MA » (appendice IV) est en principe correcte en la situation, si calculée symétriquement, mais les limites de confiance de ces régressions tendent à être trop larges.

7.4.3 EXEMPLES. On trouvera des applications de la méthode de Beverton-Holt (utilisant régression ordinaire de Z sur f) dans leurs publications, de même que dans l'exemple 7D de Ricker (1958a). Dans la mesure où l'effort de pêche exercé peut être sujet à erreur, ces estimations de q s'avéreront inférieures à la meilleure estimation, alors que les estimations de M seront trop élevées.

2. Beverton et Holt (1956, p. 72) ont mis au point des équations décrivant la complication supplémentaire d'un taux de pêche variant en fonction de la taille des poissons.

3. Schuck (1949) fit une intéressante analyse qui, à prime abord, ressemble à la méthode de Beverton-Holt et se rapporte aussi aux méthodes fondées sur le succès de pêche du chapitre 6. Il porta la diminution absolue de la capture par unité d'effort depuis le début jusqu'à la fin d'une année (de classes d'âge totalement vulnérables durant toute l'année) contre la prise absolue sur une série de 15 années d'une pêcherie d'aiglefin en Nouvelle-Angleterre. La droite, lorsque tracée, passait presque exactement par l'origine, alors que Schuck s'attendait naturellement qu'elle ait un point d'intersection positif reflétant l'existence de mortalité naturelle, encore que l'erreur aléatoire dans les données aurait reflété un faible taux de mortalité naturelle. Le défaut de cette méthode est que taille de population initiale et intensité de pêche contribuent toutes deux à la diminution absolue de C/f dans quelque année que ce soit. Dans la pêcherie d'aiglefin, les populations initiales variaient selon un coefficient de 3 ou 4, alors que la variation de diminution en pourcentage de C/f (en raison de différents taux de pêche) n'était que de 2:1; donc, la majeure partie de la pente du tracé reflétait différentes grandeurs de population, et les effets de la pêche en étaient masqués. Les mêmes données peuvent aisément être traitées par les méthodes évoquées aux sections 7.4 ou 7.5.

7.5 TAUX DE PÊCHE ET DE MORTALITÉ NATURELLE D'APRÈS DONNÉES DE CAPTURE ET D'EFFORT DE PÊCHE — MÉTHODE DE PALOHEIMO

Paloheimo (1961) démontre que la méthode décrite section 7.4 peut être simplifiée en fondant le calcul sur des intervalles de temps comprenant la moitié d'une année et la moitié de l'année suivante. Il emploie :

$$\bar{Z} = -\log_e [C/f)_2 / (C/f)_1] \quad (7.11)$$

où $(C/f)_1$ représente la capture par unité d'effort pour l'année 1 de chaque paire et $(C/f)_2$ la capture par unité d'effort chez *les mêmes classes d'âge* durant l'année 2. \bar{Z} approche donc la moyenne des taux instantanés de mortalité pour les années 1 et 2. Paloheimo énonce aussi :

$$\bar{f} = \frac{f_1 + f_2}{2} \quad (7.12)$$

Puis, la régression prévisionnelle de \bar{Z} sur \bar{f} fut calculée (expression 16 de Paloheimo) pour donner les estimations de q et M sans itération. Dans les approches au moyen de modèles numériques, cette méthode donne des estimations de beaucoup moins de variance par rapport à la valeur réelle que ne le fait la méthode de Beverton-Holt. Toutefois, subsiste le problème du choix de la meilleure ligne de régression dont il est parlé section 7.4.2 (voir également exemple 7.4).

7.6 TAUX DE PÊCHE D'APRÈS DONNÉES DE CAPTURE ET D'EFFORT AVEC TAUX DE MORTALITÉ NATURELLE CONNU OU SUPPOSÉ

7.6.1 MÉTHODE. L'usage des méthodes des sections 7.4 et 7.5 révèle que souvent l'estimation de mortalité naturelle (M) obtenue par leur entremise dépasse les limites d'une prévision raisonnable ; elle est parfois négative. Même quand elle paraît raisonnable, ses limites d'erreur peuvent être si grandes qu'elle n'ajoute rien à ce que l'on connaît déjà du taux de mortalité naturelle de la population. Dans un cas comme dans l'autre, il est mieux d'utiliser la meilleure estimation disponible de M afin d'obtenir la meilleure valeur possible de q . Cette estimation de M pourra découler par exemple de la structure par âge de la population à un stade de début d'exploitation, ou l'on pourra utiliser la valeur de M obtenue d'un stock de la même espèce dans une zone autre (mais similaire). En l'absence de données de ce genre, on pourra essayer plusieurs valeurs de M susceptibles de couvrir la gamme probable. Lorsque M est connu, il suffit de données sur deux années, mais d'habitude on dispose de données sur une série d'années. Par la méthode de Paloheimo (section 7.5) on porte sur graphique \bar{Z} contre \bar{f} et trace une ligne passant par le point ($\bar{f} = 0$ et $\bar{Z} = M$). L'estimation fonctionnelle de la pente de cette ligne représente une estimation du potentiel de capture :

$$q = \frac{\sum(\bar{Z} - M)}{\sum\bar{f}} \quad (7.13)$$

7.6.2 ILLUSTRATION. Le tableau 7.3 présente les données de trois ans d'un modèle de pêcherie où $M = 0,3$ et $q = 0,04$, et où les efforts de pêche sont respectivement de 10, 20 et 30. Durant la première année, 4 372 poissons sont capturés et durant la deuxième année, on capture $0,497 \times 7\ 304 = 3\ 630$ des pois-

sons d'âges et « pelotons » pleinement recrutés de la première année. De même, les 7 304 poissons capturés durant l'année 2 sont représentés dans l'année 3 par $0,397 \times 7\,750 = 3\,077$ sujets. Utilisant l'équation (7.11) nous pouvons formuler :

$$Z_{1-2} = -\log_e \left[\frac{3\,630}{20} / \frac{4\,372}{10} \right] = 0,879$$

$$Z_{2-3} = -\log_e \left[\frac{3\,077}{30} / \frac{7\,304}{20} \right] = 1,270$$

Les efforts moyens sont de $f_{1-2} = 15$ et $f_{2-3} = 25$. D'après (7.13) :

$$q = \frac{(0,879 - 0,3) + (1,270 - 0,3)}{15 + 25} = 0,0387$$

Cette estimation de q est voisine de la valeur réelle 0,04. Les valeurs estimées de F sont 0,387, 0,774 et 1,161 respectivement. Comme il s'agit d'une pêcherie de type I, les taux d'exploitation sont égaux à $1 - e^{-F}$ ou 0,321, 0,539 et 0,687. Si nous les divisons entre les captures (tableau 7.3), les populations initiales entièrement vulnérables étaient de 13 620, 13 550 et 11 280 respectivement.

EXEMPLE 7.4 COEFFICIENT DE POTENTIEL DE CAPTURE ET TAUX DE MORTALITÉ NATURELLE DE LA MORUE FRANCHE ARCTIQUE.

Garrod (1967) calcula les efforts de pêche et les taux de mortalité totale par âge de la morue arctico-norvégienne, combinant ingénieusement les données de trois pêcheries différentes. L'effort fut totalisé d'une mi-année à la mi-année suivante, ce qui correspondait très exactement à la situation de Paloheimo décrite section 7.5. Les valeurs moyennes pour les âges 6-7 à 9-10 apparaissent au tableau 7.2 et à la figure 7.3.

TABLEAU 7.2 Valeurs moyennes d'effort de pêche (\bar{f} , en 10⁸ heures-tonnes de bateau) et taux de mortalité totale (\bar{Z}) des âges 6-7 à 9-10 incl. dans la pêcherie de morue arctico-norvégienne (données de Garrod 1967, tableau 3).

Année	\bar{f}	\bar{Z}
1950-51	2,959	0,734
1951-52	3,551	0,773
1952-53	3,226	0,735
1953-54	3,327	0,759
1954-55	4,127	0,583
1955-56	5,306	1,125
1956-57	5,347	0,745
1957-58	4,577	0,859
1958-59	4,461	0,942
1959-60	4,939	1,028
1960-61	6,348	0,635
1961-62	5,843	1,114
1962-63	6,489	1,492
Totaux	60,500	11,524
Moyennes	4,6538	0,8865

Garrod calcula la régression prévisionnelle de \bar{Z} sur \bar{f} et obtint l'équation :

$$\bar{Z} = 0,341 + 0,1172\bar{f}$$

Bien que la majeure partie de la variabilité de position des points de la figure puisse provenir d'une erreur en \bar{Z} , il est sûr qu'il y a aussi quelque erreur en \bar{f} (fautes réelles dans l'ampleur notée de la pêche, ou fluctuations d'une année à l'autre de l'efficacité de l'engin de pêche). Ainsi, l'estimation $M = 0,341$ aura tendance à être trop élevée et l'est en réalité beaucoup trop pour un poisson à forte longévité comme la morue arctique.

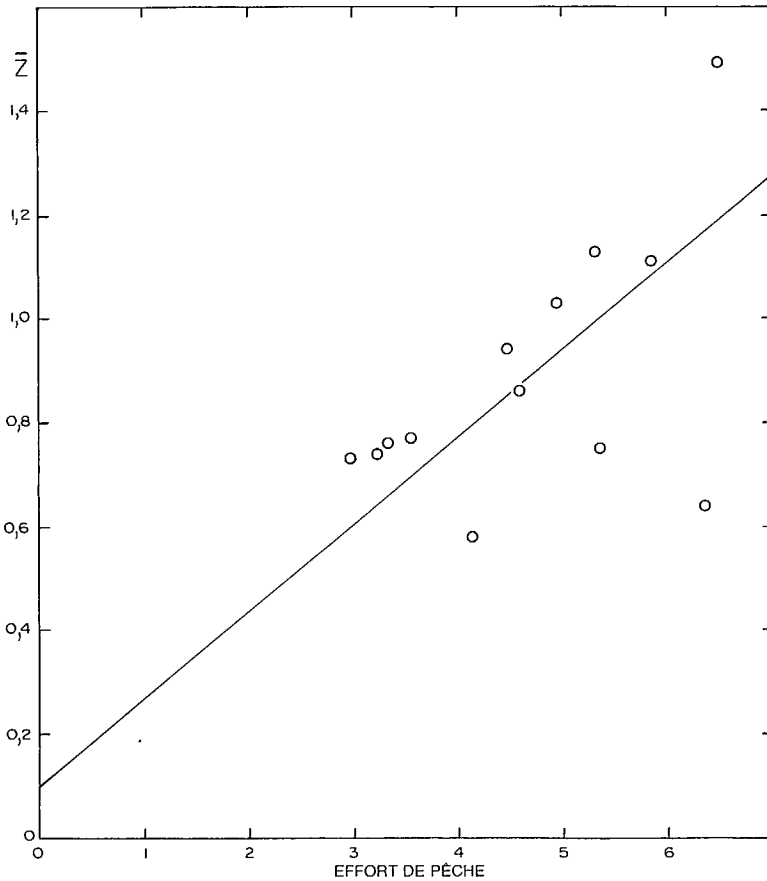


FIG. 7.3 Estimations de mortalité totale (\bar{Z}) portées contre effort de pêche de la morue arctico-norvégienne et ligne de régression adaptée de façon à passer par $M = 0,1$.

On pourrait s'attendre qu'une régression fonctionnelle par MG (appendice IV) donne une valeur trop basse pour M (si Z est plus variable que f), et en fait c'est une estimation négative que nous observons ($q = 0,2110$ et $M = -0,085$). L'es-

timation de Wald est également impossible ($q = 0,2106$ et $M = 0,094$), mais l'estimation de Nair-Bartlett donne $q = 0,1811$ et $M = +0,044$. Cette valeur de M est probablement raisonnable, mais seulement par accident puisque ses limites d'erreur d'échantillonnage sont très larges.

Certes, il sera préférable d'adopter le procédé section 7.6. La valeur de M pour une population de morues septentrionales devrait se situer entre 0,05 et 0,15 car tout chiffre plus élevé ne permettrait pas l'accumulation de grands poissons âgés (20 ans et plus) originellement présents en grand nombre. Si $M = 0,1$, la valeur de q peut être obtenue de (7.3) en utilisant les totaux du tableau 7.2 :

$$q = \frac{11,524 - 13 \times 0,1}{60,5} = 0,169$$

Partant de cette équation et des efforts indiqués tableau 7.2, il est possible d'estimer un taux arrondi de pêche pour chaque année. Ces taux accusent un accroissement constant, depuis 0,50 en 1950-1951 jusqu'à 1,10 en 1962-1963.

7.7 ESTIMATIONS DU POTENTIEL DE CAPTURE AVEC CONNAISSANCE INCOMPLÈTE DE LA CAPTURE ET DE L'EFFORT

On trouve souvent des situations où une part de l'effort de capture d'un stock et la prise y répondant ne sauraient être mesurées. Ainsi, pour un stock exploité à la fois par pêche commerciale et pêche sportive, on ne connaîtra les détails de capture et d'effort que sur la pêche commerciale. Une analyse de Beverton-Holt ou de Paloheimo des données de la pêche commerciale reflétera l'action des deux types de pêche, même si les deux ne se déroulent pas simultanément; en effet, la diminution de C/f observée dans une classe d'âge d'une année à l'autre reflétera les pertes par mortalité de toute source. Il faudra donc interpréter les données avec beaucoup de prudence.

Considérons un stock soumis à deux sortes d'effort de pêche, X et Y ; il n'y a données de capture et d'effort que pour X , et l'on tente l'estimation de Z chaque année selon la méthode décrite sections 7.4, 7.5 ou 7.6. La figure 7.4 montre quelques-uns des résultats possibles en l'absence de mortalité naturelle ($M = 0$). Supposons que la pente de la droite dans chaque cas soit b et le point d'intersection sur l'axe des Y , a ; supposons en outre que F_x et F_y soient les taux de pêche engendrés par les deux engins et que $F = F_x + F_y$.

1° Si $Y = 0$, nous obtenons la droite A passant par l'origine; sa pente mesure le potentiel de capture réel q_x du poisson par l'engin X ($b = q_x$).

2° Si Y est appréciable et qu'il existe parfaite corrélation ($r = 1$) entre les efforts X et Y d'année en année, nous obtenons la droite B qui passe par l'origine et accuse une pente plus accentuée que A; l'angle entre les lignes A et B dépend de l'ampleur relative des efforts X et Y . Dans ce cas, le potentiel de capture estimé à partir de b comprend les effets à la fois de X et Y et devient trop élevé s'il ne se rapporte qu'aux seules données de l'effort X ($b = q_x + q_y$ si X et Y sont mesurés par les mêmes unités).

3° S'il n'y a pas corrélation entre les efforts X et Y ($r = 0$), nous obtenons la droite C parallèle à A. La pente b estime q_x sans biais systématique, tandis que le point d'intersection a est une estimation du taux instantané moyen de mortalité engendré par l'effort Y durant la période concernée, c'est-à-dire F_y .

4° Si r est positif et inférieur à 1, nous obtenons une droite du genre de D où l'effet de l'effort Y apparaît partiellement dans la pente et partiellement dans le point d'intersection; la pente est donc trop forte pour représenter une estimation de q_x .

5° Si r est négatif et supérieur à -1 , nous obtenons une droite du genre de E à pente moins accentuée que A ou C, ce qui est trop faible pour une estimation de q_x . La position du point d'intersection dépend de la valeur de r et de l'ampleur relative de X et de Y mais *peut* se situer au-delà pour la ligne C (tel qu'indiqué).

6° Dans un cas limite où $\bar{Y} > \bar{X}$ et r est négatif, on pourra même peut-être observer une pente inverse et une valeur négative de b (ligne F).

Dans la pratique, il y aura mortalité naturelle (M) en plus de mortalité due à la pêche. Si M est invariable d'une année à l'autre ou varie mais indépendamment de X ou Y, toutes les droites de la figure 7.4 se déplaceront vers le haut selon la grandeur moyenne de M, mais auront mêmes pentes et positions relatives.

Généralement, l'effet de l'effort de pêche Y se manifeste plus ou moins dans la pente b et le point d'intersection a . Pour toutes ces droites, nous pouvons citer :

$$F = F_x + F_y = a - M + bf_x \quad (7.14)$$

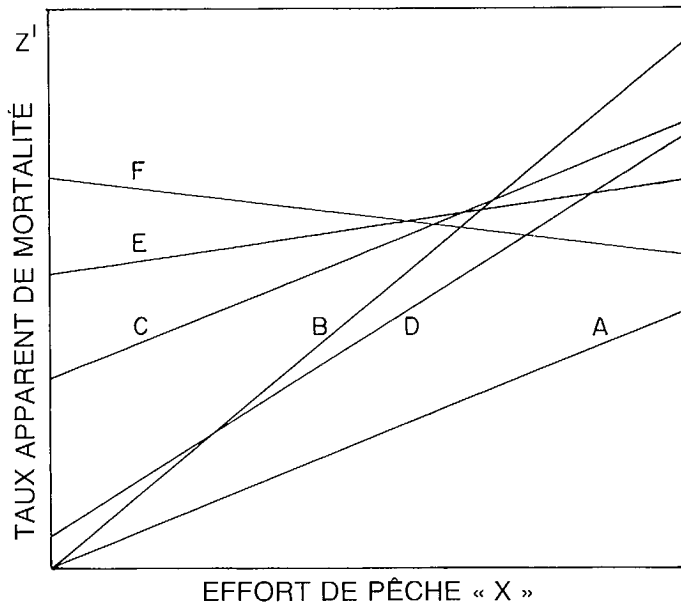


Fig. 7.4 Types de lignes de régression obtenues quand deux genres d'efforts de pêche, X et Y, sont appliqués à un stock, Y étant inconnu. Mortalité naturelle = 0 (voir texte).

Certes, nulle analyse n'est possible s'il existe une partie de la capture et de l'effort dont l'ampleur demeure entièrement inconnue mais peut présenter quelque importance et dont l'effort peut être relié (de façon positive ou négative) à l'effort connu X. Toutefois, si la capture effectuée par Y est connue mais non l'effort, on pourra faire une analyse selon le principe que les taux de pêche engendrés par les efforts X et Y chaque année sont proportionnels à leurs captures totales respectives (section 6.6). Cela ne sera vrai que si la répartition saisonnière des deux sortes d'effort est similaire.

7.8 TAUX DE PÊCHE D'APRÈS DONNÉES DE CAPTURE ET D'EFFORT, RECRUTEMENT ET TAUX DE MORTALITÉ NATURELLE — MÉTHODE DE ALLEN

La méthode d'analyse de Allen (1966b, p. 1562), comme celle de la section 7.6, exige une estimation indépendante du taux de mortalité naturelle, que l'on suppose uniforme pour tout poisson vulnérable, quelle que soit l'année en cause. Le modèle de Allen suppose une population de type I où trois événements de l'année biologique se manifestent séparément et dans l'ordre suivant : recrutement de poissons antérieurement non vulnérables, mortalité due à la pêche, mortalité naturelle. En pareilles circonstances, $1 - e^{-F} = m = u$, et la population moyenne présente durant la saison de pêche est égale à u/F fois la population initiale ; dans le modèle, cela est déterminé approximativement par la population initiale moins la moitié de la capture.

7.8.1 ON DISPOSE DE DONNÉES SUR DEUX ANNÉES. On suppose taux de mortalité naturelle (M) et potentiel de capture (q) identiques pour les deux années en cause. Les symboles sont les suivants :

	Année 1	Année 2
Fraction de nouvelles recrues dans la capture	...	W_2
Population initiale	N_1	$N_2 = \frac{(N_1 - C_1)e^{-M}}{1 - W_2}$
Population une fois la pêche terminée	$N_1 - C_1$	$N_2 - C_2$
Population moyenne durant la pêche	$N_1 - C_1/2$	$N_2 - C_2/2$
Capture	$C_1 = qf_1(N_1 - C_1/2)$	$C_2 = qf_2(N_2 - C_2/2)$
Population finale	$(N_1 - C_1)e^{-M}$	$(N_2 - C_2)e^{-M}$

De ce qui précède, nous possédons les données sur les captures C_1 et C_2 et les efforts f_1 et f_2 . La fraction de nouvelles recrues W_2 est estimée par n'importe quelle méthode, par exemple celle de la section 11.3. Pour le taux de mortalité naturelle M, on peut adopter une valeur estimée ou approximative, comme à la section 7.6.

Il ne reste donc que N_1 , N_2 et q à obtenir en résolvant C_1 , C_2 et N_2 dans les expressions ci-dessus.

7.8.2 ON DISPOSE DE DONNÉES SUR PLUSIEURS ANNÉES. Dans ce cas, Allen (1966, p. 1564) montre comment obtenir la meilleure estimation générale de q par l'emploi d'équations normales. Le critère de meilleure estimation est celui minimisant la somme des carrés des différences entre capture réelle et anticipée. À partir d'une telle estimation de q , on peut obtenir d'autres statistiques de population pour chaque année. Ces calculs sont assez ardues et mieux traités par ordinateur. Un programme approprié est le THPOP de Allen, que l'on trouve dans Fortran IV à la station biologique du Pacifique de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada à Nanaïmo en C.-B. ou bien au CSIRO de Cronulla en Australie.

Sans accès à l'ordinateur, on peut toujours calculer les données d'années successives par paires comme à la section 7.8.1 pour obtenir une série de valeurs de q . Cela mettra en lumière toute tendance de q pouvant découler de subtiles améliorations de technique de pêche ou d'habileté du pêcheur, valeurs difficiles à traduire quantitativement dans l'estimation effective de l'effort de pêche. Si aucune tendance ne se manifeste, les valeurs de q dégagées peuvent fournir une moyenne. Cette moyenne devra être voisine de celle obtenue par les équations normales et le programme d'ordinateur de Allen, sans être d'habitude exactement la même.

7.8.3 ILLUSTRATION DE LA MÉTHODE DE ALLEN. Le tableau 7.3 montre trois années successives chez la population hypothétique des tableaux 11.1 et 11.2. Le programme d'ordinateur THPOP y donne les estimations suivantes : $N_1 = 12\ 987$, $N_2 = 12\ 841$, $N_3 = 10\ 332$ et $q = 0,0400$.

TABLEAU 7.3 Données servant à estimer les populations d'après la méthode de Allen, à partir des tableaux 11.1 et 11.2. Potentiel de capture = $q = 0,04$ toutes les années.

	Année de pêche		
	1	2	3
Effort de pêche	10	20	30
Capture, C	4 372	7 304	7 750
Fraction de nouvelles recrues, W	...	0,503	0,603
Mortalité naturelle, M	0,3	0,3	0,3
e^{-M}	0,7408	0,7408	0,7408
$C/2$	2 186	3 652	3 875
N	13 259	13 259	11 090

Comparées aux chiffres réels de la dernière ligne du tableau 7.3, ces estimations de population sont de 2 à 7% trop faibles, sans doute à cause de l'utilisation de $N - C/2$ comme population moyenne durant la pêche au lieu de Nu/F utilisé

pour le calcul des chiffres réels. Toutefois, l'estimation du potentiel de capture est exacte et cela permet des estimations de population correctes. Dans une pêcherie de type I, le taux d'exploitation u est égal à $1 - e^{-qf}$ et la capture divisée par u représente la population initiale ainsi qu'indiqué ci-après :

Année	$F = qf$	u	C	N
1	0.4	0.3297	4 372	13 260
2	0.8	0.5507	7 304	13 260
3	1.2	0.6988	7 750	11 090

Dans tout exemple réel, on trouverait évidemment une erreur d'échantillonnage pouvant s'estimer approximativement d'après le nombre des poissons disponibles dans les échantillons d'âge utilisés pour l'estimation de W .

La valeur de q tirée des mêmes données par la méthode de Paloheimo était de 0,0387 (section 7.6.2).

7.8.4 ILLUSTRATION DU CALCUL ANNÉE PAR ANNÉE. Si l'on n'a pas accès à l'ordinateur, on pourra estimer les paramètres de population à partir du tableau 7.3 d'après la méthode de la section 7.8.1. Pour les années 1 et 2, on a besoin des trois équations suivantes :

$$\begin{aligned}
 4\,372 &= 10q(N_1 - 2\,186) \\
 7\,304 &= 20q(N_2 - 3\,652) \\
 N_2 &= \frac{0,7408(N_1 - 4\,372)}{1 - 0,503}
 \end{aligned}$$

La résolution de ces équations donne $N_1 = 12\,720$, $N_2 = 12\,460$ et $q = 0,0414$.

Pour les années 2 et 3, voici les équations qui conviennent :

$$\begin{aligned}
 7\,304 &= 20q(N_2 - 3\,652) \\
 7\,750 &= 30q(N_3 - 3\,875) \\
 N_3 &= \frac{0,7408(N_2 - 7\,304)}{1 - 0,603}
 \end{aligned}$$

La résolution de ces équations donne : $N_2 = 12\,880$, $N_3 = 10\,400$ et $q = 0,0396$.

Ces estimations calculées, réduites si possible à la moyenne, donneront : $N_1 = 12\,720$, $N_2 = 12\,670$, $N_3 = 10\,400$ et $q = 0,405$. Toutes ces estimations, sauf N_3 , ne sont pas aussi bonnes que celles obtenues par ordinateur : l'erreur négative de N n'y est jamais moindre que 4%. Toutefois, l'erreur en q n'est qu'une surestimation de 1,2%, de sorte que là encore on pourra obtenir des estimations améliorées de N en calculant les taux d'exploitation et en les divisant entre les captures comme décrit section précédente. Les valeurs obtenues sont alors $N_1 = 12\,130$, $N_2 = 12\,160$ et $N_3 = 11\,020$.



CHAPITRE 8. — ESTIMATION DE STOCK ET DE MORTALITÉ D'APRÈS STATISTIQUES ET COMPOSITION QUALITATIVE DE LA CAPTURE

8.1 MÉTHODE BIOSTATISTIQUE DE DERZHAVIN D'ANALYSE DE POPULATION

Si la pêche est la principale cause de mortalité, on obtiendra beaucoup d'information sur la dynamique d'une population par un recensement de l'âge de capture et la répartition des poissons selon leur classe d'âge. La somme des captures d'une classe d'âge particulière au cours des années où elle contribue à la pêche représente une estimation minimale de son abondance au moment où elle pénètre le seuil de la phase de vulnérabilité. De même, des sommes partielles donneront le nombre minimal de poissons de chaque classe d'âge pour toute année astronomique donnée. Le total de ces sommes, pour une année particulière, représente le nombre minimal des poissons vulnérables présents cette année-là. Ce chiffre a été appelé *stock utilisé* (*izpolzuemyi zapas*) par Voevodin (1938) et *population virtuelle* par Fry (1949) : c'est la population présente à un moment donné, déduction faite de tous les poissons qui mourront ultérieurement de causes naturelles.

On appelle souvent ce procédé *méthode biostatistique* d'analyse de population et l'associe tout particulièrement à A. N. Derzhavin. Un procédé précurseur décrit dans un article de Tereshchenko (1917) touchant les brèmes de la Volga (*Abramis brama*) fait mention de la collaboration de Baranov. On y suppose entre autres : (1) un échantillonnage représentatif du stock de brèmes durant la saison de pêche automne-printemps ; (2) le plein recrutement de toutes les brèmes d'âge 2 et plus (c'est-à-dire celles ayant complété trois saisons de croissance) ; (3) le même taux d'exploitation pour tous les âges ; (4) une mortalité naturelle négligeable à tous les âges ultérieurs à l'âge 1 ; et (5) un recrutement égal d'année en année à partir de l'âge 2. Dans ces conditions, la capture d'une année doit correspondre au nombre des recrues d'âge 2 ; donc le stock commercial total est égal à la capture divisée par le rapport entre sujets d'âge 2 ou plus et échantillon total. Dans l'exemple de Tereshchenko, la capture fut considérée égale à 20 millions de pièces dont 66% étaient d'âge 2 +. Ainsi le stock total fut estimé à $20/0,66 = 30$ millions de pièces (*voir aussi* pour ce calcul Baranov 1918, p. 100).

Derzhavin (1922) débarrassa cette méthode de certaines des restrictions ci-dessus et développa effectivement une approche nouvelle. Il y arriva : (1) en utilisant une composition par âge fondée sur les données d'âge et de longueur calculées sur une période d'années, ce qui efface toute variabilité à court terme de l'abondance des classes d'âge ; (2) en utilisant les relevés de capture sur plusieurs années et en calculant pour chaque année respective l'abondance absolue par âge ; et (3) en calculant un taux d'exploitation séparé pour chaque classe d'âge d'après la composition par âge moyenne. Il retint donc le postulat d'une absence de tendances à long terme en pourcentage de composition par âge, tout en soulignant que ceci ne cadrait pas tout à fait avec le fait observé de tendances modérées dans la capture. Là encore, l'élimination de poissons par mortalité naturelle ne fut pas prise en considération, mais les mortalités naturelles ont dû être relativement moindres parmi ses esturgeons à potentiel de longue vie que chez les brèmes de Tereshchenko à vie courte. Hors URSS, la méthode de Derzhavin paraît d'abord avoir été utilisée par Bajkok (1933) sur le grand corégone du lac Winnipegosis, mais les résultats ne furent pas concluants parce que la composition par âge de cette population était loin d'être stable (*voir* exemple 2.9).

La population totale considérée par Derzhavin comprenait tous les sujets présents au début d'une année astronomique, y compris ceux nés l'année précédente, étant donné que pour ces derniers « la forte mortalité 'infantile' chez les

nouveau-nés ne jouait plus grand rôle et que les alevins survivants avaient suffisamment . . . grandi pour ne servir de proie qu'aux grands poissons ». À compter du 1^{er} janvier dans leur première année de vie, etc., désignons donc les poissons comme « d'âge 1 » ; cela donnera :

$C_1, C_2, \text{ etc.}$, captures les années 1, 2, etc.
 $x_1, x_2 \text{ etc.}$, représentation fractionnaire de chaque âge t dans la capture d'une année donnée ($x_0 = 0$)
 r le plus grand âge considéré

Si l'on ignore les poissons qui meurent naturellement à partir de l'âge 1 en montant, le stock total au début de l'année est la somme des données suivantes : capture de cette année-là, capture de l'année suivante, moins sujets d'âge 1 qu'elle renferme (ces derniers n'étant pas éclos au début de l'année de base), capture de l'année suivante n'incluant pas les poissons d'âge 1 et 2 et ainsi de suite.

Utilisant la composition par âge moyenne pour l'estimation de la fraction des âges 1 et 2, etc., l'équation représentant la population au début de l'âge 1 s'énonce ainsi (cf. Derzhavin, p. 15) :

$$\begin{aligned} N &= C_1 + C_2(1 - x_1) + C_3(1 - x_1 - x_2) \\ &\quad + \dots + C_r(1 - x_1 - x_2 - \dots - x_{r-1}) \\ &\quad t = r \\ &= \sum_{t=1}^r C_t(1 - x_1 - x_2 - \dots - x_{t-1}) \end{aligned} \quad (8.1)$$

Si les poissons ne commencent pas à apparaître dans la pêcherie avant un certain nombre d'années (par exemple à l'âge 5), x_1, x_2, x_3 et x_4 seront égaux à zéro, et toute la prise des quatre premières années sera comprise dans la totalité du stock. Toutefois, si l'on n'avait besoin que du stock *d'âge commercial*, les quatre premiers termes de (8.1) seraient alors omis du total.

Le rapport entre capture d'une année donnée et stock utilisé présent au début de la même année peut s'appeler *taux biostatistique d'exploitation* (Ricker 1970, 1971b). Il est toujours plus élevé que le taux réel d'exploitation.

EXEMPLE 8.1 — STOCK UTILISÉ ET EXPLOITATION DE L'ESTURGEON DU FLEUVE KURA (extrait de Ricker 1958a d'après Derzhavin 1922).

D'après les données de composition par longueur et de détermination d'âge recueillies entre 1912 et 1919 et évoquées dans l'exemple 2.9, Derzhavin (p. 229) dressa un tableau de la structure probable par âge absolu des sevrugas (*Acipenser stellatus*) capturés dans le fleuve Kura entre 1881 et 1915. Les classes d'âge de 1854 à 1906 y étaient représentées aux âges 9 à 27. Beaucoup trop volumineuses pour être reproduites ici, les colonnes de ce tableau, lorsque totalisées verticalement, fournissent les estimations de la contribution totale des classes d'âge de 1872 à 1888 à la capture; et aussi les contributions de parties substantielles de plusieurs générations voisines.

Derzhavin, cependant, était surtout intéressé à l'estimation du stock total présent dans la mer au cours d'années successives. La composition par âge en

pourcentage fut additionnée cumulativement depuis les plus anciens jusqu'aux plus jeunes, quelques rares groupes étant laissés de côté aux extrémités de la gamme (tableau 8.1, colonne 3). Ces sommes incluent les termes $(1 - x_1)$, $(1 - x_1 - x_2)$, etc., de l'équation (8.1). Chacune est ensuite multipliée par la capture de l'année correspondante. Par exemple, le stock de 1881 est calculé à la colonne 5 du tableau 8.1. Le total est de 9 383 000 esturgeons dont 5 024 000 sont d'âge 9 et plus. La capture en 1881 de 427 000 individus représente 8,5% de cet âge 9 +, et constitue le taux biostatistique général d'exploitation. Le taux biostatistique d'exploitation des poissons totalement vulnérables est naturellement plus élevé : il peut être calculé pour âges individuels à partir du tableau complet de Derzhavin. Ainsi, 22 200 poissons d'âge 20 furent capturés en 1881, et 50 400 de cette classe d'âge furent capturés les années suivantes. Le taux biostatistique d'exploitation des poissons d'âge 20 en 1881 était donc de $C/V = 22\ 200 / (22\ 200 + 50\ 400) = 31\%$.

TABLEAU 8.1 Calcul du stock d'esturgeons de 1881 du fleuve Kura d'après Derzhavin (1922); les prises sont en milliers.

1	2	3	4	5
Âge	Composition moyenne de la capture par âge	Composition cumulative par âge	Captures 1881-1907	Contribution à la population début 1881
1	0	1,000	427(1881)	427
2	0	1,000	405	405
3	0	1,000	437	437
4	0	1,000	539	539
5	0	1,000	591	591
6	0	1,000	589	589
7	0	1,000	720	720
8	0	1,000	651	651
9	0,006	1,000	699	699
10	0,027	0,994	738	734
11	0,061	0,967	814	787
12	0,107	0,906	694	629
13	0,118	0,799	544	435
14	0,110	0,681	540	368
15	0,093	0,571	451	258
16	0,080	0,478	573	274
17	0,076	0,398	702	279
18	0,090	0,322	621	200
19	0,076	0,232	564	131
20	0,052	0,156	583	91
21	0,042	0,104	745	77
22	0,030	0,062	548	34
23	0,018	0,032	517	17
24	0,007	0,014	503	7
25	0,004	0,007	490	3
26	0,002	0,003	403	1
27	0,001	0,001	292(1907)	0
Total				9 383

Section 8.2, on voit que dans les conditions d'équilibre supposées par Derzhavin, ces 31% constituent réellement une estimation du taux de mortalité annuelle *totale* A. Le taux biostatistique général d'exploitation 8,5% est une statistique plus complexe dont l'interprétation n'est pas facile parce que plusieurs âges non totalement recrutés y figurent.

8.2 STOCK UTILISÉ ET TAUX BIOSTATISTIQUE D'EXPLOITATION QUAND LA COMPOSITION PAR ÂGE VARIE — MÉTHODE DE BOIKO

Boiko (1934, 1964), Monastyrsky (1935), Chugunov (1935) et Fry (1949), chacun indépendamment, ont beaucoup amélioré la méthode de Derzhavin. Ils prirent des échantillons d'âges représentatifs de la prise *chaque année* et purent ainsi additionner une série beaucoup plus précise des populations utilisées.

Des analyses du genre fournissent une estimation minimale de la taille V de la population et une estimation du taux biostatistique d'exploitation C/V ou u (max), lequel est supérieur au taux réel. C/V peut être calculé pour le stock entier ou chaque âge séparément. La capture de poissons d'un âge donné t dans une année donnée, divisée par le stock utilisé du même âge au début de l'année est :

$$u(\max)_t = \frac{C_t}{V} \quad (8.2)$$

De là peut s'estimer le *taux biostatistique de pêche* :

$$F(\max)_t = -\log_e[1 - u(\max)_t] \quad (8.3)$$

Et l'estimation du *potentiel biostatistique de capture* des sujets d'âge t est :

$$q(\max)_t = \frac{F(\max)_t}{f_t} \quad (8.4)$$

On peut recourir à des modèles pour comparer taux biostatistique à taux réel d'exploitation et à d'autres statistiques de la population. Trois apparaissent aux tableaux 8.2 à 8.4, et (Ricker (1970, 1971b) en publia d'autres. Ces modèles et différents autres menèrent aux conclusions suivantes, ne s'appliquant néanmoins qu'à des cas où ni F ni M, pour un âge donné, ne changent avec le temps (bien qu'ils puissent être différents à des âges différents) :

1° Le taux biostatistique d'exploitation C/V pour le plus vieil âge représenté sera par définition toujours égal à 100% et donc supérieur au taux réel d'exploitation u. L'âge qui le précédera immédiatement sera également affecté d'un biais marqué de même source.

2° Lorsque ni taux de mortalité naturelle ni taux de mortalité due à la pêche ne varient avec l'âge, C/V sera supérieur à u d'un facteur constant, outre la fluctuation de l'échantillonnage. Le rapport de C/V à u sera égal à Z:F ou A:u; autrement dit, le taux biostatistique d'exploitation est égal au taux réel de mortalité annuelle totale A (tableau 8.2, âges 8 à 13).

TABLEAU 8.2 Comparaison des taux biostatistiques et réels d'exploitation (C/V et C/N) chez une population dans laquelle le taux de pêche augmente des âges 3 à 8 et demeure constant par la suite; le taux instantané de mortalité naturelle M demeure constant durant toute la période. (La population, colonne 7, est arrondie à l'unité la plus proche, sauf dans le rétrocalcul à partir d'un poisson d'âge 16, où l'on a retenu la fraction.)

Âge	F	M	Z	A	S	Population N	Mortalités totales	Capture C	Stock utilisé V	C/V = u (max)	C/N = u
3	,005	,2	,205	,185	,815	4 210	780	19	1 723	,011	,0045
4	,03	,2	,23	,206	,794	3 430	707	93	1 704	,055	,027
5	,1	,2	,3	,259	,741	2 720	706	235	1 611	,146	,086
6	,3	,2	,5	,394	,606	2 020	794	478	1 376	,35	,236
7	,5	,2	,7	,503	,497	1 223	615	440	898	,49	,359
8	,6	,2	,8	,551	,449	608	335	252	458	,55	,413
9	,6	,2	,8	,551	,449	273	151	113	206	,55	,413
10	,6	,2	,8	,551	,449	123	68	51	93	,55	,413
11	,6	,2	,8	,551	,449	55	30	23	42	,55	,413
12	,6	,2	,8	,551	,449	25	14	10	19	,53	,413
13	,6	,2	,8	,551	,449	11	6	5	9	,56	,413
14	,6	,2	,8	,551	,449	5	3	2	4	,50	,413
15	,6	,2	,8	,551	,449	2	1	1	2	,50	,413
16	,6	,2	,8	,551	,449	0	1	1	0	1,00	,413

TABLEAU 8.3 Comparaison des taux biostatistiques et réels d'exploitation (C/V et C/N) chez une population dans laquelle le taux de pêche diminue après âge 7. (Dans le rétrocalcul de population, 20 poissons d'âge 18 ont été utilisés afin de réduire l'erreur dans l'arrondissement à l'unité la plus proche.)

Âge	F	M	Z	A	S	Population N	Mortalités totales	Capture C	Stock utilisé V	C/V = u (max)	C/N = u
5	,6	,2	,8	,551	,449	42 100	23 200	17 360	31 360	,55	,413
6	,6	,2	,8	,551	,449	18 860	10 400	7 800	14 000	,56	,413
7	,6	,2	,8	,551	,449	8 470	4 670	3 500	6 200	,56	,413
8	,55	,2	,75	,528	,472	3 810	2 010	1 473	2 700	,54	,387
9	,50	,2	,70	,503	,497	1 796	905	645	1 227	,53	,359
10	,45	,2	,65	,478	,522	894	427	296	582	,51	,331
11	,40	,2	,60	,451	,549	467	210	141	286	,49	,301
12	,35	,2	,55	,423	,577	257	108	69	145	,48	,269
13	,30	,2	,50	,394	,606	148	58	35	76	,46	,236
14	,25	,2	,45	,362	,638	90	32	18	41	,44	,201
15	,20	,2	,40	,330	,670	57	19	9	23	,39	,165
16	,15	,2	,35	,295	,705	38	11	5	14	,36	,126
17	,10	,2	,30	,259	,741	27	7	2	9	,22	,086
18+	,10	,2	,30	,259	,741	20	13	7	7

TABLEAU 8.4 Comparaison des taux biostatistiques et réels d'exploitation (C/V et C/N) chez une population dans laquelle le taux de mortalité naturelle augmente après âge 7. (Dans le rétrocalcul de population, 10 poissons d'âge 16 ont été utilisés afin de réduire l'erreur dans l'arrondissement à l'unité la plus proche.)

Âge	F	M	Z	A	S	Population N	Mortalités totales	Capture C	Stock utilisé V	C/V = u (max)	C/N = u
3	,03	,2	,23	,206	,794	68 380	14 090	1 838	31 623	,06	,027
4	,1	,2	,3	,259	,741	54 290	14 058	4 686	29 785	,16	,086
5	,3	,2	,5	,394	,606	40 232	15 852	9 511	25 099	,38	,236
6	,4	,2	,6	,451	,549	24 380	10 995	7 330	15 588	,47	,301
7	,4	,2	,6	,451	,549	13 385	6 037	4 025	8 258	,49	,301
8	,4	,25	,65	,478	,522	7 348	3 512	2 162	4 233	,51	,294
9	,4	,3	,7	,503	,497	3 836	1 930	1 103	2 071	,53	,287
10	,4	,35	,75	,528	,472	1 906	1 006	537	968	,55	,282
11	,4	,4	,8	,551	,449	900	496	248	431	,58	,276
12	,4	,45	,85	,573	,427	404	232	109	183	,59	,270
13	,4	,5	,9	,593	,407	172	102	45	74	,61	,264
14	,4	,55	,95	,613	,387	70	43	18	29	,62	,258
15	,4	,6	1,0	,632	,368	27	17	7	11	,64	,253
16+	,4	,65	1,05	,650	,350	10	10	4	4		

3° Lorsque la mortalité naturelle M augmente avec l'âge et que le taux de pêche est constant, C/V a tendance à augmenter avec l'âge pendant que u diminue (tableau 8.4). Le résultat net en est une différence qui va s'accroissant entre C/V et u au point que le premier peut devenir 2 ou 3 fois le second. Toutefois, C/V est proche de A dans de telles circonstances, ne lui étant que légèrement supérieur.

4° Dans les groupes d'âge où il y a recrutement, c'est-à-dire lorsque F augmente avec l'âge, C/V dépasse u de beaucoup plus que durant une série d'années où F ne varie pas avec l'âge, années pendant lesquelles C/V est toutefois inférieur à A (tableau 8.2, âges 3 à 7).

5° Si le taux de pêche (F) et par conséquent le taux d'exploitation (u) diminuent avec l'âge après avoir atteint un certain maximum tandis que M est constant, C/V diminue avec l'âge, mais pas aussi rapidement que u ; ainsi, C/V dépasse de beaucoup le taux de mortalité totale A durant les années en question (tableau 8.3, âges 8 à 17).

6° Si l'échantillon d'âge prélevé à même la capture (et appliqué proportionnellement à la prise totale afin de représenter sa fréquence relative d'âge) est biaisé de façon que les poissons âgés tendent à y apparaître plus fréquemment que leur abondance réelle ne le réclame, C/V est légèrement inférieur à ce qu'il devrait être, mais non très sérieusement modifié. Cependant, si les poissons âgés ne se manifestent en nombre disproportionné que certaines années, il se glisse un biais important de calcul (exemple 8.2).

7° Il est possible d'utiliser C/V pour un stock entier (recrues comprises) comme indice « arbitraire » de la tendance et de l'importance des changements d'intensité de pêche sur une période d'années. *Toutefois il est important d'utiliser le même âge minimal pour toutes les années considérées.*

8° Se penchant sur une population utilisée pour deux âges successifs V_1 et V_2 , la relation du paragraphe 2 ci-dessus peut s'énoncer ainsi :

$$\frac{C_1}{V_1} = \frac{V_1 - V_2}{V_1} = A_1 = 1 - S_1; \text{ donc } S_1 = \frac{V_2}{V_1}$$

Cette estimation de S comme celle de A n'est logique que si M et F ne varient pas avec l'âge, ou plus exactement quand F/Z ne change pas durant le reste de vie d'une classe d'âge. Dans le cas contraire, le biais en S sera l'inverse de celui démontré pour A dans les paragraphes 3° à 5° ci-dessus.

9° L'espace ne permet pas d'évaluer les effets de tendances persistantes de F ou M sur les statistiques calculées à partir de stocks utilisés (comme ce fut le cas pour les courbes de capture, chapitre 2), mais ces effets devraient être examinés dans les expériences où ils peuvent être importants. Le tableau 2 de Ricker (1971 b) a été dressé dans ce but. Il montre que les changements d'importance moyenne chez F d'année en année ont peu d'effet sur C/V , si seuls les âges totalement recrutés sont inclus dans V .

EXEMPLE 8.2 STOCKS UTILISÉS (POPULATIONS VIRTUELLES) ET TAUX BIO-STATISTIQUE D'EXPLOITATION DU TOULADI DU LAC OPEONGO (extrait de Ricker 1958a d'après Fry 1949).

L'estimation de la composition par âge de la capture de touladi du lac Opeongo (*Salvelinus namaycush*) de 1936 à 1947 est donnée au tableau 2.8 de l'exemple 2.7. Le nombre minimal des survivants de chaque portée à chaque âge est obtenu en additionnant le tableau en diagonale, de la partie supérieure gauche à la partie inférieure droite; les résultats apparaissent au tableau 8.5. (Les chiffres entre parenthèses dans le coin inférieur droit sont la moyenne des entrées précédentes puisque l'on a besoin des captures d'années subséquentes à 1947 pour les données réelles.)

On connaît les contributions de tous les âges à la pêche pour les classes d'âge de 1934 à 1937; elles comprennent pour ces classes la population utilisée à l'âge 3. (Fry souligne que la contribution moyenne d'une classe d'âge est inférieure à 1 poisson pour 4 hectares de lac, ce qui démontre l'éparpillement de cette population.)

On trouve le total du stock utilisé de tous les âges en additionnant les chiffres du tableau 8.5 diagonalement de la partie inférieure gauche à la partie supérieure droite; cela donne un résultat correspondant à la somme de la colonne 5 du tableau 8.1 ci-dessus (exemple des esturgeons). Par conséquent, au début de la saison de pêche 1936 il y avait *au moins* 10 129 poissons d'âge 3 et plus dans le lac; il y en avait au moins 8 640 en 1937, 7 210 en 1938, 6 959 en 1939 et 6 599 en 1940.

Le taux biostatistique d'exploitation à chaque âge et à chaque année est maintenant estimé comme rapport entre capture et population utilisée. Un exemple au hasard: 104 touladis d'âge 9 furent capturés en 1941 sur un total d'au moins 205 présents, d'où $C/V = 51\%$.

Les valeurs moyennes de C/V apparaissent figure 2 de Fry. Elles semblent indiquer qu'après l'augmentation de vulnérabilité durant la phase de recrutement, il y a diminution de C/V aux âges plus avancés, depuis 0,53 à l'âge 8 jusqu'à 0,26 à l'âge 13. Selon le tableau 8.3 ci-dessus, dans une pêche équilibrée, cela refléterait, avec l'âge, une diminution encore plus grande du taux réel d'exploitation u . Toutefois, cette diminution apparente devrait être au moins partiellement négligée. Elle dépend très fortement d'une estimation de capture extrêmement élevée des poissons dépassant l'âge 13 lors d'une année, 1945, qui en retour ne semble s'appuyer que sur 7 individus. Ne considérant que les quatre premières années de cette pêche, la série de taux biostatistiques d'exploitation est la suivante :

Âge	C/V	Âge	C/V	Âge	C/V
7	0,37	10	0,68	13	0,52
8	0,60	11	0,52	14	0,60
9	0,66	12	0,55	15	0,61

Ici la vulnérabilité maximale apparente se manifeste à l'âge 10 plutôt que 8. La légère diminution de C/V au-delà de l'âge 10 soulignée par cette série peut fort bien refléter une diminution effective du taux réel d'exploitation, bien qu'une

complète analyse exige l'étude des effets éventuels des changements à cycles séculaires de F.

8.3 ESTIMATION DE POPULATION RÉELLE D'APRÈS POPULATION UTILISÉE ET RECAPTURE DE POISSONS MARQUÉS — MÉTHODE DE FRASER

Fraser (1955, p. 172) montre une estimation de population (virtuelle) utilisée pouvant se transformer en estimation de population effective lorsque combinée avec les résultats d'une expérience de marquage. La population utilisée V au début d'une certaine année (appelons-la année 1) représente la portion du nombre des poissons recrutés à ce moment-là et qui seront capturés au cours de toutes les années futures. Sur M poissons marqués au début de l'année 1, les recaptures totales les années successives de présence dans la pêcherie sont $R_1 + R_2 + R_3 + \dots = R$. Le rapport R/M est une estimation du rapport d'exploitation $E = F/Z$, à condition qu'il n'y ait aucune perte d'étiquette du poisson et qu'on fasse part de toutes les étiquettes de capture. Mais le rapport d'exploitation est le rapport entre poissons capturés d'une classe d'âge (V) et nombre total au recrutement (N); d'où $V/N = E = R/M$ et l'estimation de N devient :

$$N = \frac{VM}{R} \quad (8.5)$$

Cette estimation est analogue à une estimation de Petersen (équation 3.5) mais présente quelques avantages. L'un d'eux est l'absence du biais qui peut apparaître dans les estimés de Petersen en raison de différences de vulnérabilité chez différentes tailles de poisson (section 3.7). En outre, l'estimation de Fraser est moins affectée par l'erreur systématique que peut causer une anomalie de comportement ou de vulnérabilité du poisson immédiatement après marquage. Si le marquage rend un poisson relativement invulnérable durant quelques semaines ou mois, les recaptures réduites durant cette saison seront amplement compensées par des recaptures plus nombreuses la saison suivante (à moins de mortalité naturelle élevée). De même, si le marquage augmente temporairement la vulnérabilité, les recaptures en excédent de la première année sont presque entièrement compensées par les recaptures plus rares qui suivent. Pour semblable raison, dans la méthode de Fraser, il n'est pas tellement important d'effectuer le marquage exactement en début d'année 1 : la période de marquage peut s'étaler sur quelques jours et même semaines durant la saison de pêche de l'année 1 sans trop modifier l'estimation de N .

Par contre, une estimation de population d'après (8.5) suppose le retard et (généralement) l'erreur d'échantillonnage inhérents à tout calcul de population utilisée. Elle exige également l'utilisation d'une étiquette ou marque qui, plutôt que de risquer de se perdre avec le temps ou de s'estomper progressivement, reste en place ou demeure visible *pour toute la durée de pleine vulnérabilité* du poisson et non pour un an ou deux seulement.

TABLEAU 8.5 Stocks utilisés de touladis du lac Opeongo, par âge et portée (adapté de Fry 1949).

Classe d'âge	Âge															Stock utilisé total	Année	
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17			
1919																11	10 129	(1936)
1920															15	0	8 640	(1937)
1921														10	0	0	7 210	(1938)
1922												29	4	4	4		6 959	(1939)
1923											34	15	7	4	0		6 599	(1940)
1924										69	12	4	4	0	0			
1925									140	22	18	15	0	0	0			
1926								326	66	28	19	6	0	0	0			
1927							685	207	31	28	4	4	4	4	4			
1928						1 396	731	176	86	39	33	22	20	20	16			
1929					1 861	1 387	362	167	77	63	52	50	50	41	4			
1930				1 665	1 432	782	343	120	74	63	54	48	26	10	3			
1931			1 371	1 243	1 045	625	232	112	90	82	58	49	6	6	(3)			
1932		1 294	1 199	1 165	890	569	205	101	73	73	42	21	14	(8)	(3)			
1933	1 223	1 193	1 189	1 062	841	407	207	154	112	68	31	20	(11)	(8)	(3)			
1934	1 129	1 122	1 059	939	715	480	359	226	133	49	23	(20)	(11)	(8)	(3)			
1935	1 277	1 265	1 229	1 147	872	655	444	246	87	40	(28)	(20)	(11)	(8)	(3)			
1936	1 388	1 349	1 265	1 121	1 004	732	530	157	64	(46)	(28)	(20)	(11)	(8)	(3)			
1937	1 194	1 174	1 095	1 049	928	731	379	162	(86)	(46)	(28)	(20)	(11)	(8)	(3)			

8.4 COMBINAISON D'ESTIMATIONS DE STOCKS UTILISÉS D'APRÈS MÉTHODE ITÉRATIVE DE BEVERTON-HOLT

À la conférence de Lisbonne de 1957 sur la pêche, de nombreux participants auraient proposé l'utilisation de populations virtuelles pour dégager des estimations séparées du taux de pêche et de mortalité naturelle selon des méthodes analogues à celle de Beverton-Holt décrite section 7.4 ci-dessus. La plupart de ces propositions semblent n'avoir jamais été publiées, mais peu après, Paloheimo (1958) et Bishop (1959) décrivent la méthode, et Bishop fit une analyse poussée de la portée d'erreur des statistiques estimées dans différentes conditions. Elle découvrit que les estimations de mortalité naturelle (M) seraient trop basses et celles du potentiel de capture (q) trop élevées quand l'effort de pêche avait tendance à augmenter sur une période d'années, ou quand il fluctuait sans aucune tendance; des biais opposés se manifestaient quand l'effort avait tendance à diminuer.

La méthode paraît d'une utilité limitée et n'est donc pas décrite ici. Paloheimo et Bishop employèrent tous deux des droites de régression prévisionnelle ordinaires pour leurs estimations, de sorte que ces dernières sont touchées d'un biais supplémentaire et généralement inconnu (M trop fort, q trop faible) en autant que les mesures de l'effort de pêche réel ne sont pas sûres.

8.5 TAUX DE MORTALITÉ NATURELLE ET DE MORTALITÉ DUE À LA PÊCHE, AVEC RECRUTEMENT ET MORTALITÉ NATURELLE CONSTANTS ET DEUX NIVEAUX OU PLUS DE CAPTURE STABLE — MÉTHODE DE TESTER-GULLAND

Lorsque le déroulement d'une pêcherie révèle deux périodes ou plus de capture stable (différente) C , accusant même taux de mortalité naturelle M et même niveau absolu de recrutement R , l'estimation de M et R peut s'établir ainsi que l'a démontré Tester (1955). Ce genre de calcul dépendra de la chronologie relative de mortalité naturelle, mortalité due à la pêche et recrutement (section 1.5). Les cas qui s'y prêtent le mieux sont les suivants :

- 1° Populations de type 1A à recrutement juste avant la saison de pêche.
- 2° Populations de type 2A à recrutement « instantané » en début d'année.
- 3° Populations de type 2B à recrutement tout au long de l'année parallèlement à pêche et mortalité naturelle.

Les données nécessaires sont les statistiques de capture (C) en nombre et, pour chaque période, une estimation du taux instantané de mortalité (Z) fondée sur la structure par âge (chapitre 2).

8.5.1 POPULATIONS DE TYPE 2A. Se basant sur des arguments semblables à ceux qui conduisirent aux équations (1.13) et (1.18) du chapitre 1, Tester formula la relation :

$$Z = M + \frac{ZC}{R}$$

Gulland (1957) démontra que, dans le but de dégager des estimations de M et R, il était préférable de ne faire apparaître Z qu'une fois. Comme situation d'équilibre, nous pouvons poser :

$$C = Nu = \frac{NAF}{Z} = \frac{RF}{Z} = \frac{R(Z - M)}{Z} = R - \frac{MR}{Z}$$

Transposant et divisant par MR :

$$\frac{1}{Z} = \frac{1}{M} - \frac{C}{MR} \quad (8.6)$$

Ainsi, la régression de $1/Z$ contre C est une estimation de $-1/MR$, et son point d'intersection sur l'axe des Y est une estimation de $1/M$ (Gulland mentionna par erreur les réciproques de ces quantités) dont on peut dégager M et R. Comme les données sur la capture sont d'habitude beaucoup plus exactes que les estimations du taux de mortalité, la régression prévisionnelle ordinaire est la mieux appropriée dans ce cas.

Si l'on ne dispose que de deux périodes de capture stable, on peut adapter (8.6) en fonction explicite de R :

$$R = \frac{C_1 Z_1 - C_2 Z_2}{Z_1 - Z_2} \quad (8.7)$$

Certes, il est sans doute préférable de résoudre les inconnues par paires de périodes, même si l'on dispose de plus.

8.5.2 POPULATIONS DE TYPE 2B. Lorsque le recrutement est continu et compensé par la mortalité, nous avons d'après (1.17) et (1.25) :

$$C = F\bar{N} = NAF/Z = RF/Z$$

de sorte que les expressions (8.6) et (8.7) et la méthode mise au point pour le type 2A sont applicables.

8.5.3 POPULATIONS DE TYPE 1A. Sur N poissons présents au début de l'année, Nu sont capturés; de plus $u = m$, étant donné qu'aucune mortalité naturelle ne se manifeste durant la pêche. Le recrutement R est cependant toujours égal à NA : population initiale multipliant le taux de mortalité annuelle totale. D'où :

$$C = Nu = Nm = Rm/A; \quad \text{ou } m = CA/R$$

Si nous combinons (1.6) et (1.3) avec ce qui précède et recourons aux logarithmes :

$$Z = M - \log_e(1 - CA/R) \quad (8.8)$$

Pour appliquer la meilleure droite possible à (8.8), il faudra utiliser des valeurs d'essai de R et poursuivre les essais jusqu'à obtention du meilleur tracé. Toutefois, la spécification des caractéristiques constituant le meilleur tracé présente difficulté, de sorte qu'il est mieux de comparer les situations par paires, modifiant (8.8) comme suit :

$$R = \frac{C_1 A_1 e^{Z_1 - Z_2} - C_2 A_2}{e^{Z_1 - Z_2} - 1} \quad (8.9)$$

Dans les applications de la méthode de Tester-Gulland, le principal point sera de savoir si le niveau moyen de recrutement peut être considéré constant durant les périodes concernées. Le rapport de Tester (1955) devrait être consulté à ce sujet de même que sa méthode de calcul des taux de mortalité de la courbe de capture afin qu'ils se rapportent aux captures de la période d'années appropriée.

8.6 CALCUL SÉQUENTIEL DU TAUX DE PÊCHE ET DE L'IMPORTANCE DU STOCK (ANALYSE PAR COHORTES)

8.6.1 GÉNÉRALITÉS ET HISTORIQUE.

Si le ou les taux de mortalité naturelle dans un stock sont connus ou supposés, il est possible de calculer le taux de mortalité due à la pêche subie par une classe d'âge en ses âges successifs, au moyen de la capture de chaque âge obtenue des statistiques de capture et des données annuelles sur la composition par âge. Il faut également connaître ou supposer une valeur du taux de pêche F (ou u ou Z ou S) pour un âge servant de point de départ au calcul. L'âge choisi devra être le plus élevé ou l'un des plus élevés auxquels s'applique le calcul car les estimations de F calculées pour les âges plus jeunes convergeront asymptotiquement vers leurs valeurs réelles pour le M donné, alors que les estimations pour les âges plus avancés divergeront progressivement (à moins d'une valeur d'essai initiale correcte de F).

La mécanique d'un calcul séquentiel à partir de l'équation de capture de Baranov fut décrite par Ricker (1948) qui l'appliquait aux âges non entièrement vulnérables d'un stock de flétans (exemple 5.6 ci-dessus). Jones (1961) donne un exemple artificiel de calcul séquentiel des âges successifs d'une classe d'âge à partir des plus avancés et fut le premier à démontrer la convergence et divergence précitées. Il utilisa la formule approximative de Paloheimo (1958) pour estimer l'effort de pêche, ce qui ne semble pas dans ce contexte offrir d'avantage sur la relation originale de Baranov. Murphy (1965), proposant des calculs comparables à ceux de Ricker, c'est-à-dire fondés sur l'équation de Baranov, mit au point un programme machine. Lui et Tomlinson (1970) comparèrent calculs « progressifs » et « rétrogrades » et confirmèrent la supériorité des seconds. Gulland (1965) employa également l'équation de Baranov, mais eut recours, à titre de données témoins, aux populations utilisées ou virtuelles dégagées par l'addition des captures (section 8.1). La méthode repose sur le principe que $V = FN/Z$ ou que $C/V = A$ pour chaque âge, ce qui n'est vrai que si F/Z demeure constant le reste de la vie d'une classe d'âge (voir section 8.2 quant à l'effet de la variation de F sur le rapport C/V). Il semble donc que l'emploi de populations virtuelles ne fasse qu'infirmier l'exactitude des calculs et les rendre un peu plus compliqués. Jones (1968) revint à la méthode de Ricker et Murphy, organisant les calculs de manière légèrement différente (voir ci-après). Schumacher (1970) fut le premier à publier un « tableau utilitaire » des valeurs de $SZ/FA = S/u$ contre F (pour $M = 0.2$). Pope (1972) proposa une approximation plus facile d'application; il la nomma « analyse par cohortes » mais ce terme avait déjà servi à désigner les calculs séquentiels en général, sens de son acception ici.

8.6.2 RELATIONS.

Dans le cas d'une pêcherie de type 2A (section 1.5.1), l'équation de Baranov pour la prise numérique (expression 1.17) peut être présentée ainsi :

$$C = \frac{FAN}{Z} = uN \quad (8.10)$$

où N est la population au début d'une année. Considérons au choix deux âges successifs dans une cohorte, désignés simplement par 1 et 2. D'après (8.10) :

$$N_2 = \frac{C_2}{u_2} \quad (8.11)$$

Par définition :

$$N_2 = N_1 S_1 \quad (8.12)$$

D'après (8.10) et (8.12) :

$$\frac{C_1}{N_2} = \frac{u_1 N_1}{N_1 S_1} = \frac{u_1}{S_1} = \frac{F_1 A_1}{S_1 Z_1} \quad (8.13)$$

L'expression (8.13) est identique à (5.37) et peut être résolue par approximation comme décrit section 5.7.3, bien que pour une longue série d'âges cela puisse devenir fastidieux. Des programmes machine ont souvent été élaborés à ce propos, dont deux particulièrement recommandés : MURPHY de P.K. Tomlinson (Abramson 1971) et COHORT de K.R. Allen (Office des recherches sur les pêcheries du Canada, Nanaimo, C.-B.). Le second permet l'utilisation de différentes valeurs de M aux différents âges.

On devra choisir avec soin la valeur d'essai initiale de F . Nous avons observé précédemment que les valeurs calculées de F convergent vers la valeur réelle à mesure qu'un calcul séquentiel progresse vers des jeunes âges, mais en divergent en s'approchant des vieux âges. Néanmoins, il est parfois non souhaitable d'utiliser l'âge le plus élevé comme point de départ, soit parce que l'estimation de sa capture est sujette à grande erreur d'échantillonnage, soit parce qu'il se peut que le taux de mortalité naturelle s'élève rapidement chez les sujets les plus âgés, de sorte que l'hypothèse habituelle d'un M constant ne tienne plus. Lorsque l'on dispose d'informations semi-quantitatives sur l'effort de pêche, un excellent point de départ si possible est deux âges successifs (élevés) où l'effort de pêche est le même ou presque. Alors C_2/C_1 sera une estimation à la fois de S_1 et 2_2 à partir de laquelle (plus M) F_2 pourra facilement être dégagé et utilisé pour entreprendre le calcul séquentiel. Si les efforts des deux années se ressemblent sans être exactement les mêmes, une bonne approximation de S_1 peut être obtenue à partir de :

$$S_1 \sim \frac{C_2 f_1}{C_1 f_2} \quad (8.14)$$

Lorsque le F_2 utilisé pour entreprendre la série séquentielle se rapporte à un âge autre que celui de la capture la plus âgée disponible, le calcul peut encore progresser jusqu'au dernier âge représenté.

8.6.3 MÉTHODE DE POPE. Poursuivant l'étude des pêcheries de type 2A, Pope (1972) mit au point une équation d'approximation de N_1 permettant une analyse plus directe. Pour tout choix de deux âges successifs, 1 et 2, il écrit :

$$N_1 \sim N_2 e^{M_1} + C_1 e^{M_1/2} \quad (8.15)$$

La logique de cette équation est évidente. L'approche ne touche que le second terme, qui serait exact si la totalité de la capture C_1 était prélevée au point médian de la période de temps considérée (en général une année). Si le taux de mortalité due à la pêche F est réparti uniformément tout au long de l'année, plus de poissons de tout âge totalement recruté sont capturés durant la première moitié de l'année que durant la seconde ; par conséquent, (8.15) tend à surestimer quelque peu N_1 , mais seulement d'un faible pourcentage pour les valeurs ordinaires de F et M . De toute

façon, la plupart des pêcheries sont concentrées de manière saisonnière, de sorte que l'emploi de (8.15) ne sera pas forcément plus approximatif que celui de (8.13) et souvent moins. De plus, durant les années de recrutement, (8.15) est susceptible d'être supérieur à (8.13) si les poissons croissent et deviennent plus vulnérables durant la saison de pêche.

Le grand avantage de (8.15) est de faciliter le calcul sans ordinateur. N_1 est calculé sans itération; $S_1 = N_2/N_1$, ce qui permet le calcul de Z_1 et F_1 . L'équation (8.15) facilite également la détermination des effets d'erreurs systématiques et aléatoires dans un calcul séquentiel; Pope (1972) a étudié ces effets en détail.

EXEMPLE 8.3 CALCULS SÉQUENTIELS DES TAUX DE PÊCHE D'ANCHOIS DU PÉROU (d'après Burd et Valdivia 1970).

Burd et Valdivia réalisèrent une analyse séquentielle, à intervalles mensuels, d'une série de cohortes d'anchois du Pérou (*Engraulis ringens*) d'après l'équation de capture et à l'aide d'un programme machine. Le tableau 8.6 reproduit ici leurs données de capture pour la cohorte de 1969-1 dans la région centrale (c'est-à-dire les premiers poissons qui devinrent vulnérables en grandes quantités aux premiers mois de 1969), groupées par intervalles de 2 mois. L'analyse du tableau 8.6 est faite selon la méthode de Pope (équation 8.15) avec $M = 0,2$ par période de 2 mois. La colonne 2 donne la capture en sujets/10⁷. La colonne 3 représente la capture multipliée par 1,1052 (= $e^{M/2}$). La colonne 5 montre les populations *initiales* pour la période indiquée; donc le quotient de toute paire d'entrées successives (plus vieux / plus jeune) est le taux de survie durant l'intervalle de temps représenté par le dénominateur. C'est ce que l'on voit à la colonne 6. Les chiffres de la colonne 4 représentent 1,2214 (= $e^{M/2}$) fois le chiffre de la colonne 5 pour l'intervalle plus âgé suivant.

Pour entreprendre ce calcul, il faut supposer un chiffre comme taux de pêche pour le dernier intervalle de capture — ici $F = 0,1$. Ajoutant $M = 0,2$ nous avons $Z = 0,3$, et l'expression correspondante $S = 0,741$ provient de l'appendice I et s'insère dans la colonne 6. Par approximation nous déterminons le nombre des survivants de la période 3 de 1972. Ce nombre multiplié par $e^{M/2}$ et ajouté à la capture de la période 2 fournit une estimation de S aussi proche que possible de 0,741. Dans ce cas, 94 est correct : $94 \times 1,2214 = 115$, $115 + 12 = 127$ et $94/127 = 0,740$, valeur disponible la plus voisine de 0,741. Dans l'étape suivante on multiplie 127 par 1,2214 pour obtenir 157 que l'on porte à la colonne 4 de l'intervalle le plus jeune qui suit; et comme il n'y a pas de capture, 157 est également inscrit colonne 5. On multiplie ensuite 157 par 1,2214 pour obtenir 192 auquel on ajoute 128 de la colonne 3 pour obtenir 320, estimation de la population initiale dans la période 1971-6. Pour la même période le quotient $157/320 = 0,491 = S$; $Z = -\log_e S = 0,71$ et $F = 0,71 - 0,2 = 0,51$. On répète l'opération pour chaque paire d'intervalles en remontant jusqu'à la première.

Dans la colonne 9 les taux de pêche sont additionnés par année; le grand total est de 3,38. On peut lui ajouter le taux de mortalité naturelle totale $M = 21 \times 0,2 = 4,20$, de sorte que la mortalité totale soit $Z = 7,58$. On vérifie en calculant

lant la valeur générale de $Z = -\log_e(94/189\ 244) = 7,61$, ce qui concorde dans les limites de l'arrondissement d'erreur utilisé.

Les valeurs de F trouvées au tableau 8.6 sont influencées par le taux de mortalité naturelle utilisé et par la valeur initiale de F. Le tableau 8.7 compare les estimations obtenues en recourant à plusieurs valeurs différentes de ces paramètres. (1) Pour tout M donné, plus sera grande la valeur initiale de F, plus sera élevé le F total. Cependant, la plus grande partie de cette différence se manifeste surtout dans la dernière étape de vie quand les poissons d'une classe d'âge deviennent rares; la différence par ailleurs n'est pas grande durant la principale période de capture. (2)

TABLEAU 8.6 Calcul séquentiel du taux de pêche, d'après la méthode de Pope, d'une cohorte d'anchois du Pérou. La mortalité naturelle maintenue constante à $M = 0,2/2$ mois et F initial = 0,1. C — prise ($\times 10^{-7}$); N — population initiale; S — taux de survie; Z — taux de mortalité totale; F — taux de pêche. La colonne 1 indique les six périodes de 2 mois en lesquelles chaque année est divisée.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
		C	$Ce^{M/2}$	Nc^M	N	S	Z	F	F
1968									Totaux
6		823	910	188 334	189 244	,815	0,20	0,00	0,00
1969									
1		12 006	13 269	140 926	154 195	,748	0,29	0,09	
2		16 858	18 631	96 750	115 381	,687	0,38	0,18	
3		2 138	2 363	76 850	79 213	,794	0,23	0,03	
4		0	0	62 919	62 919	,819	0,20	0,00	
5		2 186	2 416	49 098	51 514	,780	0,25	0,05	
6		741	819	39 379	40 198	,802	0,22	0,02	0,37
1970									
1		739	817	31 424	32 241	,798	0,23	0,03	
2		1 556	1 720	24 008	25 728	,764	0,27	0,07	
3		642	710	18 946	19 656	,789	0,24	0,04	
4		0	0	15 512	15 512	,819	0,20	0,00	
5		4 331	4 787	7 913	12 700	,510	0,67	0,47	
6		2 722	3 008	3 471	6 479	,439	0,82	0,62	1,23
1971									
1		0	0	2 842	2 842	,819	0,20	0,00	
2		1 116	1 233	1 094	2 327	,385	0,95	0,75	
3		129	143	753	896	,688	0,37	0,17	
4		0	0	616	616	,818	0,20	0,00	
5		102	113	391	504	,635	0,45	0,25	
6		116	128	192	320	,491	0,71	0,51	1,68
1972									
1		0	0	157	157	,809	0,20	0,00	
2		11	12	115	127	,741	0,30	0,10	0,10
3		0	0		94				
Totaux		46 216					7,58	3,38	3,38

Pour tout F initial donné, le taux de mortalité naturelle utilisé affecte grandement le niveau absolu de l'effort de pêche calculé. Plus M est élevé, plus bas sera le F calculé pour tout intervalle, cela s'accroissant même (relativement) chez les jeunes poissons. Cependant, plus M est élevé, plus sera élevée la mortalité totale estimée sur la vie entière. En fait, il est vraisemblable que M varie avec l'âge. La mortalité naturelle peut augmenter quand le poisson devient âgé et, à l'autre extrémité de la gamme de tailles, les petits poissons peuvent être plus vulnérables aux prédateurs. En outre, les plus petits poissons souffrent sans doute de graves dommages des opérations de capture, ce qui apparaît sous mortalité « naturelle » : plusieurs échappent au filet en mauvaise condition et d'autres sont tout simplement déchetés lors des deux opérations de pompage qui interviennent entre boursage de la senne et arrivée des anchois à l'usine.

Burd et Valdivia (1970) poursuivirent leur analyse séquentielle sur un certain nombre d'années. Comparant les estimations successives de F avec l'effort de pêche, ils découvrirent qu'un potentiel calculé de capture tendait à augmenter d'environ 15% par an. Cela supposait une augmentation plutôt rapide de l'efficacité des opérations de pêche, augmentation non reflétée dans l'unité d'effort de pêche adoptée (d'après tonnage du navire et temps consacré à la pêche).

TABLEAU 8.7 Résultats des calculs séquentiels des données du tableau 8.6, avec différentes valeurs de M et F initial. L'unité de temps est 2 mois pour M et F en tête et de 1 an pour les valeurs de F apparaissant vis-à-vis des années astronomiques à gauche.

M	0,1	0,1	0,2	0,2	0,2
F initial	0,1	0,2	0,1	0,2	1,0
Valeurs de F					
1968-9	0,79	0,82	0,37	0,37	0,37
1970	1,49	1,64	1,23	1,30	1,36
1971	2,15	2,69	1,68	2,25	3,45
1972	0,10	0,20	0,10	0,20	1,00
F total	4,53	5,35	3,38	4,12	6,18
M total	2,10	2,10	4,20	4,20	4,20
Z total	6,63	7,45	7,58	8,32	10,38
Z calculé	6,73	7,46	7,61	8,33	10,33
Stock initial ($\times 10^{-9}$)	82,5	83,8	1 892	1 859	1 832

8.6.4 MORTALITÉ NATURELLE. À moins que le taux de mortalité naturelle utilisé dans un calcul séquentiel ne soit fondé sur des informations objectives, on recommande l'essai de plusieurs valeurs (ou séries de valeurs) de M pour évaluer les effets des différences dans ce paramètre.

Lassen (1972) proposa l'utilisation des statistiques de capture mêmes pour dégager une estimation de M (la même pour tous les âges) par approches successives, choisissant celle minimisant la somme des carrés des différences entre capture calculée et capture observée. Le programme machine nécessaire est le FMESTIM du *Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser*, Charlottenlund. Toutefois, cette somme minimale des carrés n'est pas très sensible aux changements de M , et il est facile d'obtenir sur M les « meilleures » estimations qui soient néanmoins en contradiction avec d'autres caractéristiques connues du stock.

8.7 CALCULS SÉQUENTIELS QUAND LA PÊCHE PRÉCÈDE LA MORTALITÉ NATURELLE

Dans les pêcheries de type I, la pêche précède la mortalité naturelle et il est donc bien évident que :

$$N_2 = (N_1 - C_1)e^{-M} \quad (8.16)$$

Ceci peut se présenter sous une forme semblable à l'équation de base de Pope (8.15 ci-dessus) :

$$N_1 = N_2e^M + C_1 \quad (8.17)$$

On peut donc faire une analyse par cohortes pour pêcheries de type I, se servant de la même suite d'opérations que Pope, sauf que nulle approximation n'est ici impliquée.

8.8 ESTIMATIONS DE POPULATION PAR MÉTHODES DE « CHANGEMENT DE COMPOSITION » OU « DICHOTOMIE »

S'il est possible de classer une population de deux façons ou plus et de faire la récolte sélectivement en fonction de cette classification, on pourra établir une estimation de population d'après la connaissance de sa composition initiale, de sa composition finale et de la composition de la capture récoltée. Cette classification peut s'établir selon l'âge, la taille, la couleur, le sexe, etc. Jusqu'ici cette procédure a surtout été utilisée pour le gibier — oiseaux ou mammifères — qu'il est souvent facile de classer selon le sexe et dont la mort est fréquemment très sélective, soit à cause de restrictions légales ou par suite des mœurs de ces animaux. Chapman (1955) eut du mal à situer l'origine de cette méthode dans l'espace ou le temps, mais lui a consacré lui-même l'étude la plus complète à ce jour.

S'appliquant à deux classes de sujets X et Y, on a les données suivantes :

n_1, n_2	taille des échantillons prélevés début et fin de la période de « récolte » (périodes 1 et 2)
x_1, x_2	nombre des sujets X dans échantillons n_1 et n_2
y_1, y_2	nombre des sujets Y dans échantillons n_1 et n_2

$$p_1 = x_1/n_1; p_2 = x_2/n_2$$

C_1 nombre des sujets X capturés durant la période de récolte (intervalle entre périodes 1 et 2)

C_2 nombre des sujets Y capturés

$C = C_1 + C_2$ capture totale

Nous désirons connaître :

N_1 nombre des sujets X à la période 1

N_2 nombre des sujets Y à la période 1

$N = N_1 + N_2$

Les estimations de probabilité maximale de N_1 et N sont, d'après Chapman :

$$N_x = \frac{p_1(C_x - p_2 C)}{p_1 - p_2} \quad (8.18)$$

$$N = \frac{C_x - p_2 C}{p_1 - p_2} \quad (8.19)$$

On obtient N_y par différence. Ces équations supposent l'absence de mortalité naturelle ou autre mortalité inexplicquée durant le temps de chasse ou récolte. Durant la récolte, les deux types de sujets de la population doivent être *inégalement* vulnérables ; cependant, pendant l'échantillonnage en période 1 pour déterminer p_1 , les sujets de type X et Y devraient dans l'ensemble avoir même vulnérabilité vis-à-vis l'appareil d'échantillonnage, et de même pour l'échantillonnage en période 2.

On peut faire exception à cette dernière condition quand le type Y (par exemple) n'est nullement capturé durant la période de récolte ($C_y = 0$). Il suffira alors que les types X et Y accusent même vulnérabilité *relative* aux périodes 1 et 2, afin de dégager de l'équation (8.18) une estimation de N_x (i.e. le rapport entre vulnérabilité de X et de Y pour la période 1 devra être identique à celui pour la période 2). Toutefois, (8.19) ne peut s'appliquer dans ce cas ; donc, aucune estimation de population de type Y n'est alors possible. Dans ces circonstances on pourrait, ainsi que le souligne Chapman, utiliser un poisson de sport de type X et un poisson de rebut de type Y, encore que si les périodes 1 et 2 sont très écartées, le postulat de vulnérabilité relative inchangée des deux espèces risque de s'avérer faux.

On pourra consulter l'exposé de Chapman pour appréciation des variances asymptotiques de ces évaluations dans différentes conditions et pour autres informations utiles. En pratique, la taille de C_x devra peut-être s'estimer par échantillonnage de la capture, augmentant ainsi la variabilité, mais ceci n'est pas grave en autant que l'on aura un échantillon représentatif et de taille convenable.

Comme il faut un échantillon prérecolte pour satisfaire à la méthode dichotomique, il sera souvent facile de marquer les poissons en cause et de tenter d'ob-

tenir, parallèlement à l'estimation dichotomique, des estimations de Petersen ou Schnabel (sur les poissons de type X et Y séparément). Ceci fournirait la vérification toujours si souhaitable en l'estimation de population.

Un avantage de la méthode par dichotomie sur les méthodes par marquage est d'éviter mortalité virtuelle ou distorsion de vulnérabilité souvent liées à la manipulation et au marquage des poissons. Toutefois, les conditions convenant à l'emploi de cette méthode ne semblent pas se rencontrer très souvent.

8.9 ESTIMATION DE SURVIE D'APRÈS DIFFÉRENCES SEXUELLES D'ÂGES DE MATURITÉ — MÉTHODE DE MURPHY

8.9.1 RELATIONS. Murphy (1952) utilisa la composition par âge chez les classes d'âge individuelles de saumons coho (*Oncorhynchus kisutch*) revenant à une passe migratoire, pour estimation de survie durant la dernière année de vie en mer. Dans la partie méridionale de leur aire de distribution, les saumons coho atteignent maturité aux âges 2 et 3; parmi les poissons matures d'âge 2, les mâles prédominent, tandis que chez ceux d'âge 3 ce sont généralement les femelles. Considérons donc M' mâles et F' femelles approchant la fin de leur deuxième année d'existence. Nommons x la fraction de mâles d'âge 2 en voie de maturation, y celle des femelles d'âge 2 qui le sont aussi, et S le taux de survie des sujets des deux sexes non mûrissant d'âge 2 jusqu'au moment où ils approchent la maturité à l'âge 3. Le nombre prévu dans chaque catégorie s'établit alors comme ci-dessous et peut se comparer avec les nombres A, B, C et D observés :

	Âge 2			Âge 3
	Total	En voie de maturation	Ne mûrissant pas	En voie de maturation
Mâles	M'	M' x = A	M'(1 - x)	M'S(1 - x) = C
Femelles	F'	F' y = B	F'(1 - y)	F'S(1 - y) = D

Chez les poissons matures d'âge 2, les mâles dépassent les femelles d'une différence de $A - B = M'x - F'y$. Pour les poissons matures d'âge 3, les femelles dépassent généralement les mâles d'une différence de $D - C = S(M'x - F'y + F' - M')$. Si nous connaissons le rapport entre les deux sexes juste avant l'apparition de tout poisson mature d'âge 2, quand $M'/F' = a$ par exemple, ces formules pourront se développer algébriquement en estimations de S et de F' (donc aussi de M') :

$$S = \frac{aD - C}{A - aB} \quad (8.20)$$

$$F' = \frac{AD - BC}{aD - C} \quad (8.21)$$

Si une pêcherie attaque des sujets d'âge 3 près de la fin de leur période de vie, la méthode peut quand même s'utiliser si les deux sexes sont d'égale vulnérabilité

ou si la capture de chaque sexe peut s'ajouter à C et D. Alors la mortalité due à la pêche est comprise dans l'estimation du taux de mortalité totale ($1 - S$). Si un nombre significatif de poissons d'âge 2 sont capturés en eau salée, comme cela se fait aujourd'hui dans les régions de pêche sportive, la méthode faillira, à moins d'obtenir des estimations connues du nombre et sexe des poissons prélevés et de les réintroduire dans les équations.

Les formules de Murphy étaient plus simples que celles qui précèdent, parce que l'auteur supposait que $F'/M' = 1$ et qu'il pouvait considérer $B = 0$ puisque les femelles matures d'âge 2 sont pratiquement inconnues chez les saumons coho (il n'en découvrit aucune). Toutefois, la méthode est sensible aux très légères déviations de la proportion 50:50 des sexes parmi un stock d'âge 2, et l'hypothèse d'égalité n'est pas forcément valide. On possède certaines données sur le rapport des sexes chez d'autres smolts de saumon au temps de la migration vers la mer, mais pas, semble-t-il, sur le saumon coho. Jensen et Hyde (1971) trouvèrent 490 mâles et 480 femelles parmi des fingerlings de saumon chinook de pisciculture en 1968, différence qui n'a d'intérêt que par comparaison avec d'autres données de même ordre. Des déviations intéressantes et dans un cas significatives de la proportion 50:50 des sexes furent observées sur des smolts de saumon nerka du lac Cultus certaines années (Foerster 1954b), révélant un léger excédant de mâles parmi les saumons d'un an qui prédominaient dans les remontées. Foerster signala également que les femelles tendent à prédominer durant la première partie de la remontée et les mâles dans la dernière, de sorte que des échantillons uniques tels certains de ceux notés par Clutter et Whitesel (1956, tableau 63) ne sont pas forcément représentatifs de toute une remontée. Cependant, les plus grands échantillons de saumons nerka d'un an signalés au tableau de Clutter et Whitesel révèlent tous un excédent appréciable de mâles (Rivers Inlet 1915 et 1916, Chiko 1954). De plus, pour la seule année (1953) où Dombroski (1964) prélève proportionnellement des échantillons de smolts de saumon nerka au lac Babine durant toute la saison, il y a excédent de mâles, comme parmi l'ensemble de smolts capturés pendant les 4 années de l'expérience. Il y a donc indications à l'effet que chez le saumon du Pacifique comme chez la plupart des autres vertébrés où le cas fut étudié, il y a léger excédent de mâles tôt dans la période de vie. Peut-être cet excédent est-il légèrement réduit après la première saison de croissance en mer, mais l'absence d'informations directes sur la proportion des sexes à ce moment-là constitue évidemment une faille dans les estimations obtenues par la méthode de Murphy.

Même mise à part l'incertitude sur la proportion des sexes, toute tentative d'application de la méthode de Murphy à des espèces au cycle biologique plus varié semble hors de question présentement. Par exemple, en Colombie-Britannique, chez les saumons nerka, les âges 3, 4 et 5 sont également représentés par les deux sexes (encore que les femelles d'âge 3 soient rares); de plus, une pêcherie sélective altère sérieusement la proportion des sexes chez les sujets matures d'âges 4 et 5, de sorte qu'il faudrait une information précise sur le nombre et sexe des poissons capturés à chaque âge ainsi d'ailleurs que de ceux échappant à la capture.

8.9.2 ILLUSTRATION. Une expérience de type Murphy fournit les nombres suivants de poissons matures (y compris ceux capturés vers la fin de leur existence) :

Nombre des mâles d'âge 2	A = 100
" " femelles d'âge 2	B = 10
" " mâles d'âge 3	C = 50
" " femelles d'âge 3	D = 75
Rapport mâles-femelles avant toute maturité à l'âge 2	$a = 1,08$

D'après (8.20) et (8.21), nous pouvons calculer :

$$\text{Taux de survie} = S = (81 - 50)/(100 - 11) = 0,348$$

$$\text{Nombre des femelles d'âge 2} = (7\,500 - 500)/(81 - 50) = 226$$

$$\text{Nombre des mâles d'âge 2} = 226 \times 1,08 = 244$$

Si l'on considérait le rapport $a = 1$, l'estimation de S serait de 0,278 et celle de F' serait égale à $M' = 280$.



CHAPITRE 9. — CROISSANCE EN LONGUEUR ET EN POIDS

9.1 ESTIMATION D'ÂGE ET DE TAUX DE CROISSANCE

9.1.1 GÉNÉRALITÉS ET HISTORIQUE. Les diverses techniques servant à déterminer l'âge des poissons ont connu une bonne diffusion. Peu d'espèces de poissons des eaux tempérées peuvent dissimuler leur âge à un chercheur tenace : distribution des fréquences de longueur, expériences de marquage, écailles, otolithes, opercules, vertèbres, rayons des nageoires, etc., tout cela peut ici servir.

Le premier compte rendu connu d'une détermination fiable de l'âge des poissons est l'oeuvre du pasteur suédois Hans Hederström (1959; version originale 1759). En comptant les anneaux des vertèbres il détermina l'âge des grands brochets (*Esox lucius*) et autres espèces, et ses taux de croissance sont similaires aux estimations contemporaines. Cependant, l'art de la détermination de l'âge dut être redécouvert vers la fin du 19^e siècle et l'historique de cette période, Maier (1906), Damas (1909) et d'autres l'ont passé en revue. À l'époque, la première méthode appliquée fut celle des fréquences de longueur par C.G. Petersen (1892) — fig. 9.1 du présent ouvrage. Pour traduire l'âge, les écailles furent pour la première fois utilisées par Hoffbauer (1898), les otolithes par Reibisch (1899) et divers autres os par Heineke (1905). Des travaux anciens effectués par D'Arcy Thompson et d'autres d'après la méthode de Petersen se révélèrent plus tard inappropriés parce qu'une succession de modes avaient été traités comme se rattachant à des classes d'âge successives, alors qu'en fait ils ne s'appliquaient qu'aux classes d'âge *dominantes* que séparaient une ou plusieurs classes d'âge peu abondantes. Plus récemment, l'analyse des fréquences de longueur fut facilitée et rendue plus fiable grâce à plusieurs aides statistiques et mécaniques : Harding (1949), Cassie (1954) et d'autres utilisèrent du papier de probabilité; Tanaka (1956) mit au point la méthode d'application de paraboles aux logarithmes de fréquences; et Hasselblad (1966) adapta diverses courbes d'approche par ordinateur. L'évaluation directe du taux de croissance d'après mesurages successifs des poissons étiquetés a parfois été possible, mais souvent capture ou étiquetage affectent ce taux de croissance. Il peut aussi y avoir différence appréciable entre la longueur du poisson vivant puis quelques heures après sa mort, ce qui expliquerait en partie la nette *diminution* de taille observée chez les poissons d'eau douce ou d'eau salée étiquetés, même après plusieurs mois en liberté (cf. Holland 1957).

Les divers procédés de détermination d'âge ont été passés en revue par Rounsefell et Everhart (1953) ainsi que par Tesch (1971), et quelques études exhaustives justifient leur applicabilité en général, ou leur application à certaines espèces en particulier (e.g. Creaser 1926; Graham 1929a et b; Le Cren 1947; Van Oosten 1929; Chugunova 1959). Cependant, aucun parmi ces auteurs ne prétend *toutes* ses déterminations d'âge infaillibles, et les poissons âgés posent souvent sur ce point beaucoup de difficulté.

En plus de révéler l'âge du poisson, les marques observées sur ses parties dures (ordinairement écailles) servent régulièrement au calcul des longueurs à la fin des saisons antérieures de croissance telles qu'indiquées par les espaces entre « annuli ». Là encore, une vaste documentation signale les méthodes de calcul, la meilleure s'avérant chaque fois différente selon l'espèce en cause. Chez les poissons anadromes, les écailles révèlent le temps passé respectivement en eau douce et dans l'océan. Enfin, chez certaines espèces, écailles, otolithes et rayons des nageoires indiquent l'âge auquel le poisson a frayé pour la première fois (Rollefsen 1935; Monastyrsky 1940) et chez l'esturgeon, l'intervalle d'années entre les fraies (Derzhavin 1922; Roussow 1957).

Aalekvæbber fra Holbæk Fjord den 10de
og 11te Juli 1890.

♀ = Hunner.

♂ = Hanner.

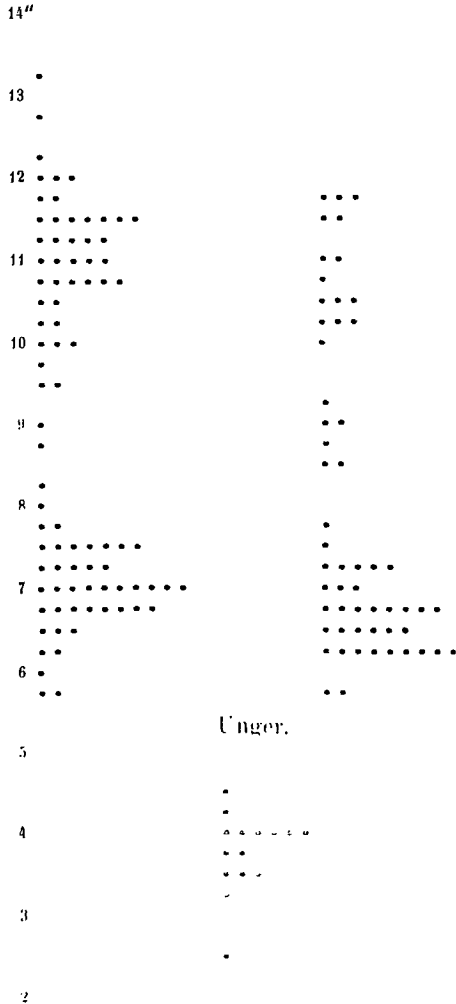


FIG. 9.1 Reproduction de la première table de fréquence de longueur utilisée pour indiquer la composition par âge d'une population de poissons (Petersen 1892, p. 124). Les mensurations sont de *Zoarces viviparus*, en pouces danois (= 26,15 mm).

Supposons un échantillon de population dont l'âge de chaque poisson a été déterminé. On calcule ensuite la taille moyenne pour chaque âge concerné. Un graphique de ces tailles moyennes peut servir directement à l'estimation du taux de croissance en taille d'année en année, à condition (a) qu'il n'y ait entre

classes d'âge aucune différence de taux de croissance à tel âge donné, et (b) que les poissons capturés forment un échantillon prélevé au hasard de chaque classe d'âge respective (non nécessairement de plusieurs classes d'âge simultanées comme souhaitable dans l'estimation du taux de mortalité).

En autant qu'on le sache après des recherches intensives, les poissons semblent tous présenter une période initiale de rapidité croissante d'augmentation absolue de longueur, suivie d'une diminution. La phase initiale de croissance est habituellement complétée en dedans des deux premières années d'existence et dans ce cas n'apparaît peut-être aucunement sur un diagramme de croissance annuelle. Elle apparaît cependant souvent chez les centrarchidés (fig. 9.3A).

Le passage de croissance à décroissance des augmentations de longueur peut être assez lent et prolongé pour rendre la relation âge-longueur effectivement linéaire durant la presque totalité d'existence du poisson ou bien la période couverte par les données. On a utilisé cette approximation avec succès dans certains calculs de production (exemple 10.4). Plus généralement, la diminution de croissance annuelle de longueur est assez nette à mesure que le poisson prend de l'âge.

9.1.2 DIFFÉRENCES ENTRE CLASSES D'ÂGE. Les différences de taux de croissance entre générations successives peuvent aisément se vérifier par échantillons prélevés sur deux années consécutives ou plus, comparant la taille des poissons de même âge. Si l'on ne dispose que d'une seule année de données, ces différences apparaîtront comme des irrégularités sur la courbe des longueurs en fonction de l'âge, ce qui, dans une certaine mesure, peut se corriger par lissage. Bien que les différences de taux de croissance entre générations successives d'une population soient assez fréquentes, surtout quand l'abondance de ces générations offre de grandes variations, elles forment rarement grave obstacle à l'obtention par cette méthode d'une idée du rythme *moyen* de croissance.

9.1.3 REPRÉSENTATIVITÉ LIMITÉE DE L'ÉCHANTILLONNAGE. Si l'on n'a recours qu'à un seul mode d'échantillonnage, il sera difficilement représentatif de tous les âges inclus. Si pour des poissons de taille intermédiaire cette méthode donne de bons résultats, elle tend à sélectionner davantage les grands poissons chez les jeunes groupes d'âge et les petits chez les groupes plus âgés (fig. 9.2, courbe A). Si l'on ne tient pas compte du fait et utilise l'échantillon comme représentatif, le taux de croissance dégagé s'avérera toujours *plus faible* que la réalité, que l'efficacité maximale de l'engin touche petits ou grands poissons (fig. 9.2, courbe B). Le moyen le plus direct d'éviter cette difficulté est d'utiliser plusieurs types d'appareils d'échantillonnage qui exerceront probablement tous jusqu'à un certain point une sélection quant à la taille, mais selon différentes gammes. Dans l'échantillonnage de certains poissons de lac par exemple, le sennage sur le littoral capturera peut-être un échantillon représentatif des sujets d'âge 0 et même 1; les trappes à ménés, des sujets d'âge 1 et 2; les verveux, des âges 4 à 7; et la pêche à la ligne des âges 5 à 10. Ceci laisserait en doute l'âge 3, mais à partir des sujets pris dans les trappes et filets, on pourrait préciser

une valeur moyenne assez fidèle, ou encore l'obtenir par interpolation. Pour analyse plus détaillée de la sélectivité des engins, voir section 2.11.

9.1.4 CLÉS ÂGE-LONGUEUR. Il arrive que plusieurs lieux de pêche puissent fournir chacun les données propres à l'établissement de la composition par longueur des prises d'un stock mais que, pour la détermination des âges, certains seulement de ces lieux soient propices, ou encore que le recours à d'autres sources s'impose. Il est donc souhaitable d'estimer la distribution des âges à travers l'échantillon complet des longueurs. Sous réserve des conditions posées plus loin, on peut y arriver par la mise au point d'une *clé âge-longueur* d'après échantillon représentatif de la population. Il s'agit d'une table à double fréquence, l'âge apparaissant ordinairement dans les colonnes et la longueur sur les rangées. On dresse ensuite une table similaire donnant le pourcentage de chaque âge parmi les poissons d'une longueur donnée, ce qui sert à convertir en âge toute distribution de longueur observée¹.

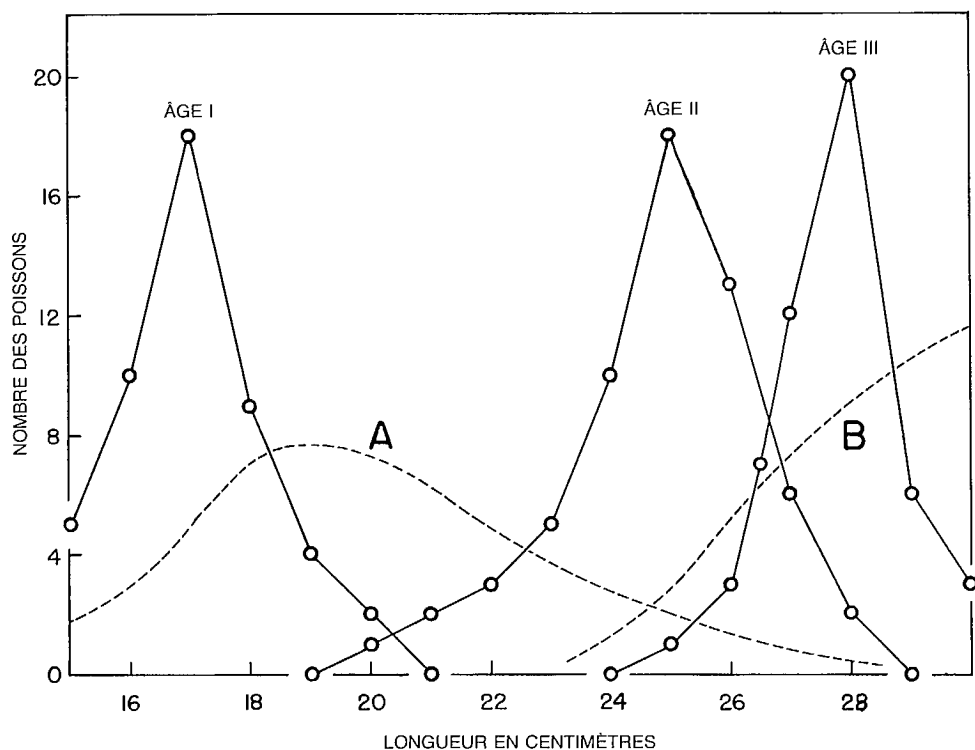


FIG. 9.2 Illustration de l'effet de la sélectivité des engins de pêche. Trois polygones de fréquence d'âge (adaptés de ceux observés chez les ciscos du lac Clear, Hile 1936, tableau 24) sont capturés par deux engins hypothétiques dont la capacité relative de capturer différentes tailles de poisson est celle indiquée par les courbes A et B.

¹ Allen (1966a) mit au point un programme machine effectuant ces calculs et imprimant en chiffres et pourcentages la distribution des âges qui en résulte; on peut se le procurer auprès de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada à Nanaimo, C.-B., ou à St. Andrews, N.-B.

Dans l'utilisation d'une clé âge-longueur, il faut se rappeler que *les poissons servant à déterminer l'âge doivent être prélevés sur un même stock, durant la même saison et à l'aide d'un engin aux mêmes propriétés sélectives que celui servant au prélèvement des échantillons de fréquences de longueur*. Surtout, une clé âge-longueur ne peut s'appliquer qu'aux échantillons de longueur de l'année même ayant permis de la concevoir — sauf si les classes d'âge représentées ont toujours même abondance initiale et sont soumises à même pêche, condition rarement rencontrée.

En définitive, ces restrictions indiquent qu'on n'y gagne pas tellement en précision par la combinaison d'un échantillon de longueurs avec un échantillon plus petit des âges. Ordinairement, il est préférable de tout mettre en oeuvre pour élargir l'échantillon d'âges plutôt que de mettre sur pied un vaste programme d'échantillonnage de longueurs, à moins que ce dernier ne serve aussi à d'autres fins.

9.1.5 STADES DE CROISSANCE. Au début de leur croissance, les poissons, typiquement, passent par plusieurs stades ou *stanzas* distincts de croissance (Vasnetsov 1953) entre lesquels survient un changement plutôt abrupt de structure ou de physiologie. Dans les cas extrêmes, comme celui des anguilles, il peut y avoir métamorphose comparable à ce qui se produit chez les grands insectes; mais le plus souvent, ces stades sont simplement séparés par un changement corporel se manifestant dans le rapport poids:longueur, ou parfois par la seule modification soudaine du rythme de croissance. Généralement, le dernier stade de croissance débute quelque part avant la fin de la première année d'existence: Tesch (1971, p. 117) illustre par exemple un changement subit du rapport poids:longueur chez la truite brune de 42 mm et d'environ 1,1 g. Chez le saumon et autres espèces anadromes, il y a typiquement changement soudain du taux de croissance quand ce poisson va à la mer, ce qui peut se produire aux âges 0+ à 4+ ou davantage.

9.2 TYPES DE TAUX DE CROISSANCE

La croissance peut s'entendre en termes de longueur (l) ou de poids (w), et dans les deux cas nous pouvons distinguer :

- 1) *croissance absolue* (augmentation) telle année : $l_2 - l_1$ ou $w_2 - w_1$;
- 2) *taux relatif de croissance* : $\frac{l_2 - l_1}{l_1}$ ou $\frac{w_2 - w_1}{w_1}$ (souvent en pourcentage);
- 3) *taux instantané de croissance* : $\log_e l_2 - \log_e l_1$ ou $\log_e w_2 - \log_e w_1$.

La figure 9.3 montre sous diverses formes une courbe typique de croissance de population.

Taux relatif et instantané sont surtout utilisés par rapport au poids. Taux instantané d'augmentation de longueur et taux instantané d'augmentation de poids (G) sont des statistiques similaires ne différant que par une constante. Si

nous nous référons tout de suite à l'expression (9.3) de la section suivante, cela devient évident, ainsi qu'on le voit ici :

$$\begin{aligned} G &= \log_e w_2 - \log_e w_1 \\ &= \log_e a + b(\log_e l_2) - \log_e a - b(\log_e l_1) \\ &= b(\log_e l_2 - \log_e l_1) \end{aligned} \quad (9.1)$$

Nous avons là une méthode commode d'estimation de G à partir de données sur la longueur, à condition de connaître b .

9.3 RELATIONS POIDS-LONGUEUR

9.3.1 RELATION DE BASE. On a découvert qu'à tous les stades de vie du poisson, le poids varie en fonction de la longueur :

$$w = al^b \quad (9.2)$$

$$\log w = \log a + b(\log l) \quad (9.3)$$

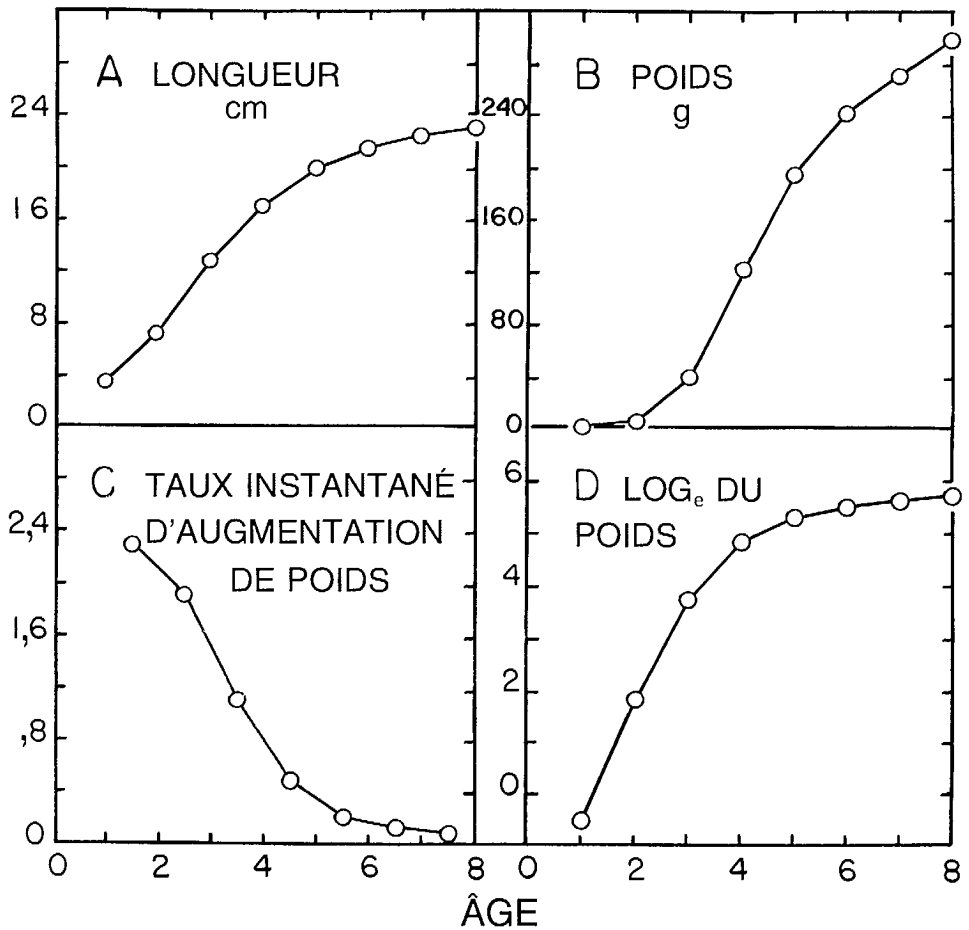


FIG. 9.3 Exemple de différentes mesures de croissance (chez *Lepomis macrochirus* du lac Spear, Ind.). (A) Longueur à la fourche (cm); (B) poids (g); (C) taux instantané d'augmentation de poids; (D) logarithme naturel du poids.

Ces équations conviendraient avant tout à un poisson mesuré et pesé au cours d'années successives de son existence, ce qui, bien sûr, est rarement possible. La valeur de b s'obtient généralement en portant le logarithme du poids contre le logarithme de la longueur pour un grand nombre de poissons de taille variée, la pente de la droite représentant l'estimation de b . On devra utiliser la régression fonctionnelle par MG plutôt que la régression prévisionnelle couramment utilisée par le passé (appendice IV).

9.3.2 GROUPEMENT ET CHOIX DES DONNÉES. Il est arrivé qu'un grand volume de données soient groupées en courtes classes de longueur dont longueur et poids moyens de chacune servaient au calcul de la droite de régression. Il s'agissait d'accélérer ces calculs, mais avec les équipements modernes cela n'est plus nécessaire. En outre, l'utilisation de moyennes rend impossible le calcul d'une erreur type représentative ou l'obtention de la régression fonctionnelle.

Un ordre plus valable de groupage des données serait une distribution plus égale d'observations sur la gamme des tailles présentes pour dégager ainsi une relation mieux représentative. La meilleure façon d'y parvenir est la mesure d'un nombre déterminé de poissons au sein de chacun des courts intervalles de longueur et de poids d'une série. Ces intervalles devraient figurer de préférence en logarithmes. De même, pour dégager une régression fonctionnelle représentative faut-il choisir une moitié de l'échantillon total d'après la longueur et l'autre moitié selon le poids, sans quoi il y aura déviation (Ricker 1973a).

Si l'on souhaite une relation générale poids-longueur de population, on devrait mettre tout en oeuvre pour obtenir une vaste gamme de tailles incluant même l'âge 0 (à moins naturellement que les jeunes poissons n'appartiennent à une autre *stanza* de croissance; voir section 9.1.5). Quand on ne dispose que de poissons âgés, de taille commerciale, les paramètres mesurés peuvent dévier beaucoup de leurs valeurs réelles du simple fait de la variabilité de l'échantillonnage; par contre, une représentation partielle des sujets plus jeunes crée souvent un biais (exemple 9.1).

9.3.3 CROISSANCE ISOMÉTRIQUE ET ALLOMÉTRIQUE, ET COEFFICIENTS DE CONDITION. La valeur de régression fonctionnelle $b = 3$ décrit la *croissance isométrique*, comme celle des poissons dont forme corporelle et densité ne changeraient pas. Plusieurs espèces paraissent se rapprocher de cet « idéal », bien que le poids soit affecté par temps de l'année, contenus stomacaux, conditions de fraie, etc. Par ailleurs, certaines espèces accusent des valeurs b typiquement supérieures ou inférieures à 3, condition qualifiée de *croissance allométrique*. On note parfois à ce sujet des différences marquées entre diverses populations d'une même espèce ou au sein d'une même population selon les années, sans doute en raison des conditions alimentaires. (Le terme allométrie s'applique également aux changements de rapports de mesure linéaire des poissons.)

Pour comparer poids et longueur dans un échantillon particulier ou chez un sujet individuel, on a recours aux coefficients de condition. Le plus commun est le *coefficient de condition de Fulton* égal à w/l^3 , souvent considéré comme le vrai coefficient de condition (Fulton 1911). C'est le paramètre a dans l'équa-

tion (9.2), lorsque b est égal à 3. Plus un poisson est lourd pour une longueur donnée, plus grand sera le coefficient et (par conséquent) meilleure la « condition » qui est sienne. Le coefficient de condition de Fulton convient à la comparaison de différents sujets d'une même espèce; il indique aussi les différences liées au sexe, à la saison, au lieu de capture et s'avère extrêmement utile si, dans des conditions ordinaires ou normales, l'exposant b de (9.2) est effectivement égal à 3 pour l'espèce en cause. On peut également utiliser ce coefficient de Fulton pour comparer des poissons *approximativement de même longueur*, quelle que soit la valeur de b .

Le *coefficient de condition allométrique* est égal à w/l^b là où b reçoit une valeur donnée pour l'espèce, dans des conditions normales. Comme il est généralement difficile de préciser quelles conditions sont normales et qu'habituellement il y a erreurs considérables dans les estimations de b , ce coefficient a été beaucoup moins utilisé que celui de Fulton. Souvent, le coefficient de Fulton sert d'approximation, même quand le coefficient allométrique paraît en principe plus logique.

9.3.4 MESURES DE LONGUEUR ET DE POIDS, ET FACTEURS DE CONVERSION. On a calculé les coefficients de condition en utilisant divers genres de poids et longueurs. Le poisson entre autres peut se mesurer à partir de la tête, soit depuis l'extrémité du museau ou encore de la mâchoire inférieure (si elle pointe au-dessus du museau), soit depuis le milieu de l'orbite de l'oeil ou depuis le bord arrière de cet orbite. Côté queue, la mesure peut se prendre jusqu'au bout de la colonne vertébrale, jusqu'à la marge des rayons médians de la nageoire caudale, jusqu'à l'extrémité des plus longs rayons caudaux en position naturelle, jusqu'au bout des plus longs rayons lorsque l'on presse la nageoire au maximum, jusqu'au plus long rayon du lobe supérieur de la queue maintenue en position d'extension maximale ou de bien d'autres façons. En outre, il y a différence entre longueur mesurée sur le poisson vivant, fraîchement tué, ou encore conservé au froid, ou bien dans la formaline ou l'alcool. Toute longueur peut aussi se mesurer soit d'après « contour » du poisson, c'est-à-dire de bec à queue au moyen d'un ruban flexible, soit selon sa longueur ordinaire à plat sur planche graduée. Quant au poids, il peut se rapporter au poisson entier ou au poisson, moins le contenu stomacal, moins les gonades, moins toutes les viscères ou encore moins viscères et branchies.

Le genre de mesure de longueur et poids adopté demande d'être précisé en détail. La formule la plus souvent utilisée en recherche sur les pêches est le poids du poisson frais entier et sa mesure sur planche depuis l'extrémité la plus avant (bout du museau ou mâchoire saillante à bouche fermée) jusqu'à l'extrémité des rayons médians de la queue (longueur à la fourche, longueur de Smitt ou longueur médiane) quand ces deux points peuvent facilement se repérer. Ce sont là les mensurations normales dans le calcul du coefficient de condition de Fulton. Mais lorsque queue ou museau sont fréquemment endommagés, il faut recourir à d'autres coordonnées. La combinaison poids moins viscères divisée par la longueur à la fourche au cube est connue sous le nom de *coefficient de condition de Clark*.

La diversité des types de longueurs et poids adoptés rend nécessaire l'élaboration de facteurs de conversion en mesurant un même poisson de deux manières différentes ou plus. Portant ensuite sur graphique une longueur contre une autre, on obtiendra une droite déterminant l'équation de conversion. Ceci devrait constituer la droite de régression fonctionnelle par MG (Ricker 1973a). Pour bien des raisons, la droite passant par l'origine sera plus commode et suffisamment précise; en effet, il est rare que le meilleur tracé diffère de manière significative de la droite passant par l'origine. On devrait cependant aussi tracer une ligne de régression fonctionnelle passant par l'origine (appendice IV).

9.3.5 RELATION POIDS-LONGUEUR AU SEIN DE GROUPES D'ÂGE. Il est parfois intéressant d'étudier la nature de la relation poids-longueur au sein de groupes d'âge particuliers. Il s'agit là d'un concept très différent de la relation poids-longueur associée à la croissance. Ainsi au sein d'un groupe d'âge, l'exposant fonctionnel b pourrait fort bien être inférieur à 3, alors que le même exposant pour chaque poisson individuel, mesuré sa vie durant, serait supérieur à 3. Une relation générale poids-longueur calculée à partir de poissons de différents groupes d'âge reflète le changement de forme à mesure que le poisson grandit, plutôt que la relation intragroupe d'âge. Il est cependant essentiel d'utiliser régression fonctionnelle plutôt que régression ordinaire quand on compare un groupe intra-âge avec un exposant général.

9.3.6 RELATION POIDS-LONGUEUR ENTRE GROUPES D'ÂGE. Les coefficients fonctionnels a et b calculés d'après l'équation (9.3) peuvent être appelés « a individuel » et « b individuel ». Il est parfois utile de calculer des coefficients fonctionnels analogues — appelons-les a' et b' — à partir de la relation entre le logarithme du poids moyen (\bar{w}) d'un échantillon au hasard de poissons d'un âge donné et le logarithme de leur longueur moyenne (\bar{l}), c'est-à-dire :

$$\log \bar{w} = a' + b'(\log \bar{l}) \quad (9.4)$$

Des calculs d'approximation montreront que le poids moyen de tous les poissons d'un âge donné (\bar{w}) est supérieur au poids moyen d'un groupe de poissons individuels dont chaque longueur serait exactement égale à la longueur moyenne du groupe d'âge. La différence est habituellement de l'ordre de 5%. Par exemple, Graham (1938b, p. 62) obtint respectivement 531 grammes et 506 grammes pour des morues de la mer du Nord éviscérées d'âge 2. Pienaar et Ricker (1968) donnent une formule permettant le calcul de \bar{w} pour un groupe d'âge à variabilité de longueur et relation poids-longueur (9.2) connues.

Comme \bar{w} dépasse w , quelle que soit la longueur en cause, un ou deux des paramètres a' et b' des groupes inter-âge doivent dépasser les valeurs « individuelles » correspondantes de a et b . La situation réelle dépend de l'ampleur de variabilité de taille chez les poissons d'une même classe d'âge à des âges successifs et de la façon dont cette variabilité change avec l'âge. Des essais démontrent que si l'écart type en longueur d'une classe d'âge augmente de manière exactement proportionnelle à la longueur moyenne, b' sera identique à b mais a' sera supérieur à a . Si l'écart type en longueur demeure constant en

dépît de la croissance en longueur et que l'équation (9.2) s'applique, la relation entre $\log \bar{w}$ et $\log \bar{l}$ ne sera pas strictement linéaire, mais la meilleure droite accusera une pente (b') inférieure au b individuel, et a' deviendra même plus grand. Dans la pratique, l'écart type en longueur d'une classe d'âge tend souvent à augmenter durant les premières années d'existence d'une manière à peu près proportionnelle à la longueur moyenne. Plus tard toutefois, cet écart s'accroît moins rapidement, puis se stabilise et même diminue aux âges plus avancés.

Les coefficients a' et b' ainsi que l'équation (9.4) servent surtout à convertir en poids les longueurs moyennes calculées d'après les annuli d'écaïlles. Ceci élimine, avec peu de perte de précision, le fastidieux calcul de poids aux âges successifs de chaque poisson en particulier, au moyen de a et b .

EXEMPLE 9.1 RELATIONS POIDS-LONGUEUR AU SEIN D'UN ÉCHANTILLON DE HARENGS DE LA COLOMBIE-BRITANNIQUE.

1° La figure 9.4 offre un tracé du logarithme du poids ($\log w$) par rapport au logarithme de la longueur ($\log l$) de harengs prélevés à même un banc devant

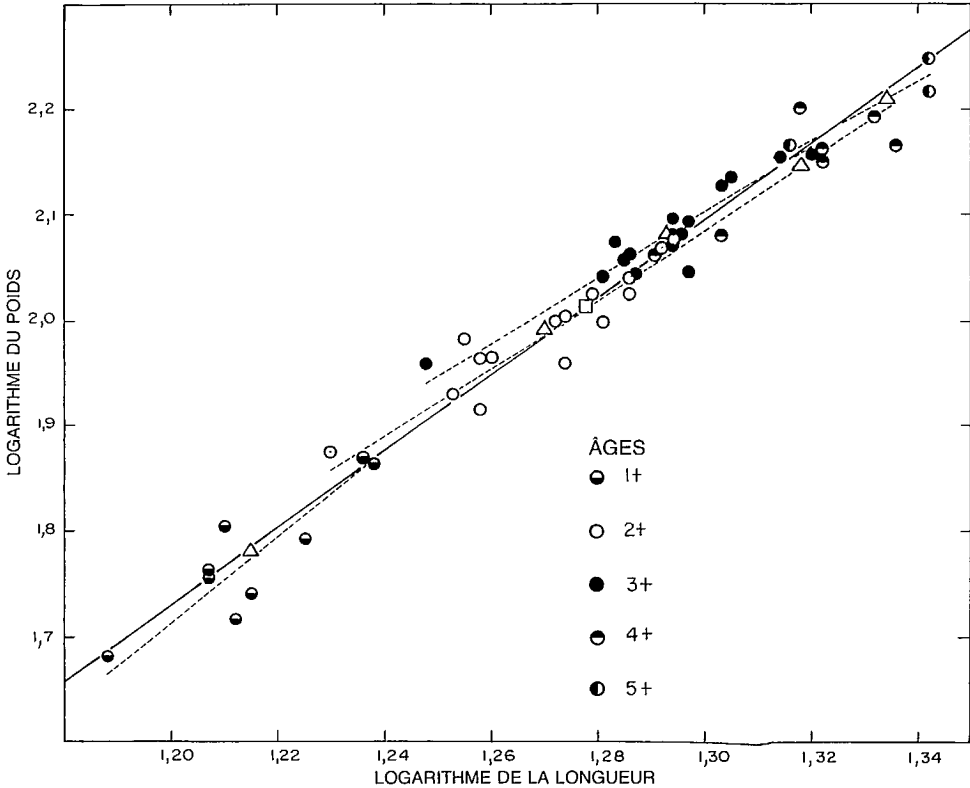


FIG. 9.4 Graphe du logarithme du poids contre logarithme de la longueur des harengs du tableau 9.1. Trait plein — droite de régression fonctionnelle pour tous les points, passant par la grande moyenne (point carré). Traits brisés — régressions fonctionnelles pour âges individuels. (Celles-ci passent près, mais non nécessairement par les points triangulaires, qui représentent les logarithmes de la longueur moyenne et du poids de chaque groupe d'âge.)

TABLEAU 9.1 *En haut* : Longueurs à la fourche (extrémité de la mâchoire inférieure à extrémité de l'écaillure) en centimètres et poids entiers en grammes d'un échantillon de harengs de la Colombie-Britannique prélevé à même une prise de senne coulissante à Porlier Pass, le 22 novembre 1960. *En bas* : Logarithmes décimaux des longueurs et poids ci-dessus (d'après données fournies par M. F.H.C. Taylor).

Âge 1+		Âge 2+		Âge 3+		Âge 4+		Âge 5+		
<i>l</i>	<i>w</i>	<i>l</i>	<i>w</i>	<i>l</i>	<i>w</i>	<i>l</i>	<i>w</i>	<i>l</i>	<i>w</i>	
17,2	74	19,7	119	19,3	115	20,8	159	22,0	177	
16,8	62	19,0	106	19,7	125	20,1	120	22,0	164	
16,2	64	18,8	101	19,2	118	19,5	115	20,7	146	
16,3	52	18,2	92	19,7	118	21,0	145			
16,1	58	18,1	92	19,8	124	21,0	141			
15,4	48	18,8	91	19,3	115	21,5	156			
16,1	57	19,6	117	20,6	142	21,7	146			
16,4	55	18,7	100	19,7	119					
17,3	73	19,3	106	20,2	136					
		18,1	82	19,8	111					
		19,1	100	19,1	110					
		17,0	75	20,9	143					
		18,0	96	19,3	110					
		19,3	110	17,7	91					
		17,9	85	20,1	134					
				19,7	120					
Moyennes	16,422	60,33	18,640	98,13	19,631	120,69	20,800	140,29	21,567	162,33
Log des moyennes	1,215	1,781	1,270	1,992	1,293	2,082	1,318	2,147	1,334	2,210
$\log l$	$\log w$	$\log l$	$\log w$	$\log l$	$\log w$	$\log l$	$\log w$	$\log l$	$\log w$	
1,236	1,869	1,294	2,076	1,286	2,061	1,318	2,201	1,342	2,248	
1,225	1,792	1,279	2,025	1,294	2,097	1,303	2,079	1,342	2,215	
1,210	1,806	1,274	2,004	1,283	2,072	1,291	2,061	1,316	2,164	
1,212	1,716	1,260	1,964	1,294	2,072	1,322	2,161			
1,207	1,763	1,258	1,964	1,297	2,093	1,322	2,149			
1,188	1,681	1,274	1,959	1,286	2,061	1,332	2,193			
1,207	1,756	1,292	2,068	1,314	2,152	1,336	2,164			
1,215	1,740	1,272	2,000	1,294	2,076					
1,238	1,863	1,286	2,025	1,305	2,134					
		1,258	1,914	1,297	2,045					
		1,281	2,000	1,281	2,041					
		1,230	1,875	1,320	2,155					
		1,255	1,982	1,286	2,041					
		1,286	2,041	1,248	1,959					
		1,253	1,929	1,303	2,127					
				1,294	2,079					
Moyennes	1,2153	1,7762	1,2701	1,9884	1,2926	2,0791	1,3177	2,1440	1,3333	2,2090

frayer dans environ quatre mois. La plupart de ces poissons en étaient au stade 3 de maturation. Les données figurent tableau 9.1. Nous décrivons ci-après le mode de calcul par calculatrice ordinaire, mais grâce aux équipements modernes, ces statistiques peuvent s'obtenir rapidement par ordinateur électronique modèle de table.

Sommes et moyennes :

log <i>l</i> : 63,896	moyenne : 1,2779
log <i>w</i> : 100,712	moyenne : 2,0142

Sommes des carrés et produits vectoriels :

log <i>l</i>	81,72599
log <i>w</i>	203,80998
(log <i>l</i>) (log <i>w</i>)	128,95911

Sommes des carrés et produits vectoriels (mesurés à partir des moyennes) :

Longueur	(= 81,72599 - 63,896 ² /50)	0,07201
Poids	(= 203,80998 - 100,712 ² /50)	0,95184
Produits	(= 128,95911 - 63,896 × 100,712/50)	0,25723

Régressions et corrélation :

Régression ordinaire du log <i>w</i> par rapport au log <i>l</i>	3,5721
(= 0,25723/0,07201)	

Écart type de la droite de régression	0,02621
---------------------------------------	---------

$$\left(= \left[\frac{0,95184 - (0,25723)^2/0,07201}{50 - 2} \right]^{\frac{1}{2}} \right)$$

Erreur type de la régression ordinaire	0,0977
(= 0,02621/ [0,07201] ^½)	

Point d'intersection sur l'axe de log <i>w</i>	-2,5506
(= 2,0142 - 3,5721 × 1,2779)	

Coefficient de corrélation	0,9825
(= 0,25723/[0,07201 × 0,95184] ^½)	

Régression par MG du log <i>w</i> par rapport au log <i>l</i>	3,636
(= 3,5721/0,9825)	

Erreur type de la régression fonctionnelle	0,0977
(identique à celle de la régression ordinaire)	

Point d'intersection sur l'axe de log <i>w</i>	-2,634
(= 2,0142 - 3,636 × 1,2779)	

La relation fonctionnelle entre log *w* et log *l* estimée par régression moyenne géométrique est :

$$\log w = -2,634 + 3,636(\log l)$$

$$w = 0,002323l^{3,636}$$

Cette droite fonctionnelle apparaît à la figure 9.4.

La régression ordinaire du log *w* par rapport au log *l* est estimée ci-dessus à 3,572, ne différant que de 0,064 de la régression fonctionnelle 3,636 — soit moins

que l'erreur type de l'un et de l'autre. Il est évident qu'il existe très peu de différence entre les deux régressions dans ce cas; cependant, un léger changement de l'exposant entraîne une différence assez importante dans le poids calculé. Quoiqu'il en soit, il est sage d'éviter toute erreur systématique, si petite soit-elle. À noter que les régressions fonctionnelles ici devraient servir à prédire w à partir de l ou bien l à partir de w (Ricker 1973a).

2° On calcule de la même façon les régressions intergroupes d'âge à partir de la ligne des « log des moyennes », tableau 9.1. On peut effectuer ce calcul soit directement à partir des cinq moyennes, soit en pondérant chaque moyenne selon le nombre des poissons concernés. Les équations impliquant régression fonctionnelle (b' en 9.4) sont les suivantes :

$$\text{Non pondérée : } \log \bar{w} = -2,573 + 3,585(\log \bar{l})$$

$$\text{Pondérée : } \log \bar{w} = -2,647 + 3,651(\log \bar{l})$$

La valeur pondérée de b' est très proche de b : sa ligne s'étend pratiquement parallèle à celle calculée à partir des poissons individuels, mais, bien sûr, un peu au-dessus. La valeur non pondérée de b' est plus petite parce que les moyennes de poids des poissons pour les deux âges mal représentés les plus avancés se trouvent au-dessous de la ligne des poissons individuels et l'abaissent à son extrémité droite.

3° Les régressions pour les groupes d'âge pris individuellement apparaissent au tableau 9.2. Les valeurs de régressions prévisionnelles dans la colonne 5 sont

TABLEAU 9.2 Régressions poids:longueur (1) des groupes d'âge individuels, (2) de tous les âges combinés et (3) entre moyennes de groupes d'âge pour les harengs du tableau 9.1. La colonne 7 indique l'écart type de la ligne de régression prévisionnelle de $\log w$ sur $\log l$. La colonne 8 est le point d'intersection de la relation fonctionnelle sur l'axe de $\log w$.

1	2	3 Moyennes		5 Régression		7	8
	Nombre des poissons	$\log l$	$\log w$	Ordinaire	Fonctionnelle	s	Intersection fonctionnelle $\log a$
					b		
1+	9	1,2153	1,7762	3,557	4,037	0,02802	-3,130
2+	15	1,2701	1,9884	2,963	3,194	0,02021	-2,068
3+	16	1,2926	2,0791	2,872	3,059	0,01636	-1,875
4+	7	1,3177	2,1440	2,890	3,407	0,02649	-2,345
5+	3	1,3333	2,2090	2,596	2,819	0,01442	-1,550
Moyennes (non pondérées)	2,976	3,303
Tous âges	50	1,2779	2,0142	3,572	3,636	0,02569	-2,634
Par groupe d'âge	Nombre des âges	Moyennes		Régression			
		$\log l$	$\log w$	Ordinaire	Fonctionnelle	s'	$\log u'$
					b'		
Non pondérées	5	1,2860	2,0424	3,578	3,585	0,00925	-2,573
Pondérées	5	1,2780	2,0176	3,647	3,651	0,03478	-2,647

toutes inférieures (ordinairement de beaucoup) à la régression prévisionnelle calculée à partir de la combinaison des poissons de tous âges. Toutefois, une partie de cette différence résulte artificiellement de la gamme plus courte des longueurs qui s'offrent pour chaque âge (Ricker 1973a); elle n'indique donc pas nécessairement une relation poids-longueur intragroupe différente de celle des classes prises dans leur ensemble. Les régressions fonctionnelles de la colonne 6 n'ont pas ce biais; la plupart sont inférieures à la valeur d'ensemble 3,636, mais une lui est supérieure. Leur moyenne pondérée est de 3,310; aussi est-il possible que la relation intra-âge y soit différente de la valeur d'ensemble 3,636, mais il faudrait un échantillon beaucoup plus grand pour le confirmer.

9.4 EFFETS DE MORTALITÉ SÉLECTIVE EN FONCTION DE LA TAILLE

9.4.1. LE PHÉNOMÈNE DE LEE. Souvent, les grands poissons d'une classe d'âge manifestent un taux de mortalité différent de celui des petits : supérieur ou inférieur, mais ordinairement plus élevé. On peut s'en rendre compte par rétrocalcul de longueur aux âges plus jeunes d'après écailles ou otolithes, *utilisant des échantillons représentatifs de l'ensemble de chaque groupe d'âge en cause*. Lorsqu'une fraction plus importante des grands poissons meurt, nous assistons au « phénomène de Rosa Lee » (Sund 1911; Lee 1912) : à partir des écailles des vieux poissons, une estimation trop faible de la taille des jeunes poissons par rapport à leur taille moyenne réelle à l'âge en question (voir tableau 9.3). Ricker (1969a) fait la revue et donne une bibliographie de cette question.

1° La sélection *naturelle* par taille peut agir davantage soit sur les grands, soit sur les petits poissons. Les poissons à croissance plus rapide tendent souvent à une maturité plus précoce; ils vieillissent et meurent également plus tôt que les poissons de même génération à croissance lente (Gerking 1957). C'est là la principale, ou peut-être l'unique cause du phénomène naturel de Lee chez les populations non pêchées. Il existe cependant au moins deux situations possibles agissant en sens inverse : (a) On dispose de fortes preuves à l'effet que durant leur première année de vie, les sujets à développement plus lent sont plus vulnérables à la prédation, par exemple chez les dorés jaunes (Chevalier 1973). Ce genre de mortalité sélective durant la première année ne peut affecter différemment les croissances calculées, puisque ce n'est qu'une fois le premier annulus formé qu'on pourra procéder aux rétrocalculs. Toutefois, si la même situation persiste la deuxième année ou plus tard, cela signifie par exemple que la taille à l'annulus 1 calculée sur des poissons d'âge 2 aura tendance à être *supérieure* à celle calculée sur des poissons d'âge 3. (b) La seconde situation se présente lorsque des poissons des deux sexes sont échantillonnés et étudiés ensemble, alors qu'il existe des différences selon le sexe du taux de croissance et du taux de mortalité naturelle. Chez la plupart des poissons plats par exemple, la femelle croît plus vite et vit plus longtemps que le mâle; ceci *accentue* le rythme calculé de la croissance du début, en fonction de l'âge plus avancé des poissons servant à ce calcul, au sein d'échantillons où les sexes ne sont pas séparés. L'action antagoniste entre des situations comme ces deux-là, d'une part, et la sénilité précoce, d'autre part, des poissons à développement rapide peut éliminer toute manifestation du phénomène

de Lee ou même « inverser » ce phénomène au sein de populations naturelles (Deason et Hile 1947).

2° La sélection de taille qu'exerce une *pêcherie* est liée avant tout au processus de recrutement. Les grands membres d'une classe d'âge sont les premiers à devenir vulnérables, et il se passera parfois plusieurs années avant pleine vulnérabilité des petits. Certes, ceci peut être une des causes principales du phénomène de Lee. En outre, les grands poissons d'une population peuvent parfois s'avérer moins vulnérables que ceux de taille intermédiaire, mais dans la pratique cela est beaucoup moins important.

9.4.2 FORME ET VARIABILITÉ DE LA DISTRIBUTION DES LONGUEURS. La mortalité sélective selon la taille ne modifie pas nécessairement la forme de distribution des longueurs dans une classe d'âge. Jones (1958) a montré que lorsque le gradient des taux instantanés de mortalité au sein d'une classe d'âge est linéaire quant à la longueur, une distribution des fréquences de longueur initialement normale demeurera telle, quelle que soit l'importance du gradient de mortalité. Dans la nature, bien sûr, le rapport longueur-mortalité n'a pas à être exactement linéaire, et des essais démontrent qu'il faut une déviation marquée de linéarité pour produire l'asymétrie de distribution des longueurs qui en découle. Jones (1958) a également signalé qu'avec une relation linéaire taille-mortalité, la variabilité de distribution des fréquences était conservée, et des essais ont prouvé que même une sélection non linéaire extrême ne modifiait pas suffisamment la variance pour qu'on puisse déceler de changement (Ricker 1969a).

9.4.3 EFFETS DE L'ÉCHANTILLONNAGE SÉLECTIF. Toute méthode de détection de mortalité sélective des poissons à taux différents de croissance repose sur la collecte d'échantillons représentatifs. C'est là une condition essentielle car des échantillons non représentatifs peuvent produire un phénomène de Lee très marqué, que la capacité maximale de capture des filets vise grands ou petits poissons ou quelque taille intermédiaire (section 9.1.3, ainsi que Ricker 1969a, p. 509). Peu importe non plus que la sélection découle de caractéristiques physiques du filet ou bien de moeurs différentes de poissons de différentes tailles.

En outre, une technique inexacte de rétrocalcul de taille d'après mensuration des annuli peut produire un phénomène de Lee « artificiel ». Par exemple, si l'on considère les annuli d'écaille comme directement proportionnels à la longueur du corps chez une population où en fait ils sont proportionnels à la longueur moins une valeur constante, la croissance calculée pour la première année sera toujours trop faible et d'autant plus que seront plus âgés les poissons d'après lesquels cette croissance se calcule.

9.5 CALCUL DES TAUX MOYENS DE CROISSANCE

9.5.1 TAUX DE CROISSANCE DE POPULATION ET TAUX RÉEL DE CROISSANCE. Lorsque se manifeste une mortalité sélective quant à la taille au sein d'une classe d'âge particulière, le taux moyen réel de croissance des poissons diffère du taux apparent ou *taux de croissance de la population* et il faut distinguer entre les deux.

Le taux de croissance de la population (G_x) s'obtient par simple comparaison de la taille moyenne des survivants aux âges successifs. Mais si, dans une même classe d'âge, les grands poissons meurent en plus grand nombre que les petits, cela affecte la taille moyenne des survivants, la rendant inférieure à ce qu'elle serait autrement. Par conséquent, il faut estimer le *taux réel de croissance* à partir de poissons individuels durant la période considérée. D'habitude, la meilleure estimation possible du taux de croissance des poissons individuels (G) s'obtient par rétrocalcul de longueur à la formation des deux derniers annuli d'écaïlles²; et la différence entre logarithmes naturels de ces longueurs multipliée par l'exposant poids:longueur est le taux instantané de croissance en poids pour l'année (équation 9.1). La figure 9.5 illustre la différence entre taux de croissance de la population (trait en pointillé fin) et taux individuel moyen de croissance des survivants aux âges successifs. Le segment final brisé de chaque ligne constitue la meilleure représentation possible du taux moyen réel de croissance (\bar{G}) des poissons présents dans l'année indiquée.

9.5.2 ESTIMATION DES TAUX RÉELS DE CROISSANCE. Pour estimer les taux réels de croissance, il s'agit généralement de procéder comme suit :

- 1° Déterminer l'âge d'après les écaïlles et mesurer entre annuli successifs.
- 2° Établir le rapport entre grandeur de l'écaïlle et taille du poisson.
- 3° Pour chaque poisson, déterminer par rétrocalcul la longueur au début et près de la fin de la dernière année complète représentée à chaque âge sur l'écaïlle.
- 4° Calculer séparément pour les poissons de chaque âge la longueur moyenne initiale et finale durant l'année en cause.
- 5° Calculer la pente fonctionnelle interâge b' d'après les âges échantillonnés de façon représentative (équation 9.4 et deuxième partie de l'exemple 9.1).
- 6° Prendre les logarithmes naturels des longueurs moyennes selon 4° ci-dessus et soustraire valeur initiale de valeur finale pour chaque groupe d'âge ; on aura ainsi le taux instantané d'augmentation de la longueur moyenne à chaque âge.
- 7° Multiplier les taux ci-dessus par b' ; cela donne \bar{G} pour chaque âge.

Une autre méthode un peu meilleure consiste, après 3° ci-dessus, à poursuivre ainsi :

- 4° Calculer la pente fonctionnelle b pour chaque poisson (équation 9.3).
- 5° Prendre les logarithmes naturels des longueurs initiale et finale pour la dernière année complète de croissance de *chaque poisson* et soustraire valeur initiale de valeur finale, obtenant ainsi le taux instantané d'augmentation de longueur pour chaque sujet.

² Comme on peut observer une mortalité différentielle durant cet intervalle et jusqu'au moment de l'échantillonnage, le taux moyen de croissance estimé à partir des survivants au moment de l'échantillonnage sera légèrement inférieur à une moyenne pondérée pour tous les poissons vivants au cours de l'année complète qui précède. Mais on peut ordinairement négliger cet effet secondaire.

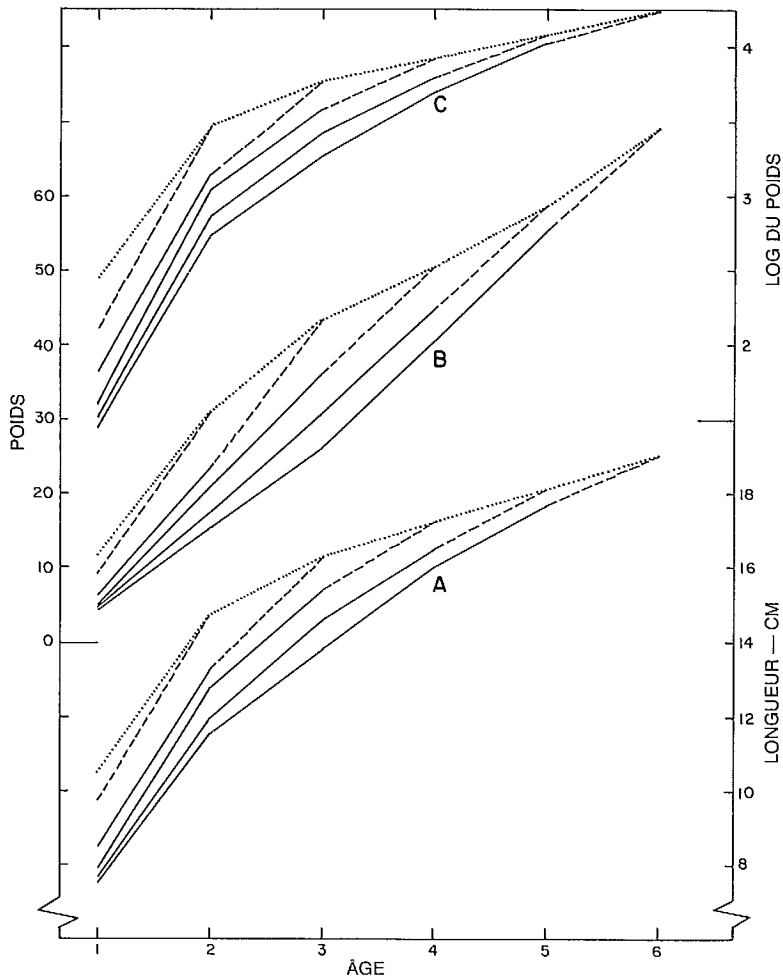


FIG. 9.5 Croissance d'un stock artificiel de cisos. (A) Longueur standard; (B) « poids » (cube de la longueur, approximativement proportionnel au poids); (C) logarithme naturel du « poids ». Le segment en trait brisé de chaque ligne d'échantillon représente à peu près le taux de croissance moyen réel des poissons du stock aux âges successifs. Les lignes pointillées représentent les taux de croissance de la population (d'après Ricker 1969, fig. 1, à partir des données légèrement modifiées de Hile 1936 pour le lac Silver).

6° Établir la moyenne des taux instantanés d'augmentation de longueur pour chaque groupe d'âge et multiplier par b , ce qui donne le taux moyen instantané d'augmentation de poids \bar{G} à chaque âge.

9.5.3 TAUX DE MORTALITÉ PONDÉRALE. La mortalité sélective selon la taille complique également le concept du taux de mortalité quand ce dernier s'applique au poids. Ricker (1969a) a défini un *taux instantané de mortalité pondérale*

(Z_w). Lorsque la mortalité n'est pas sélective quant à la taille, ce taux est le même que le taux de mortalité numérique Z . Mais si les grands poissons d'une classe d'âge meurent plus facilement que les petits, le taux de perte de poids est supérieur au déclin correspondant en nombre, c'est-à-dire que l'on aura $Z_w > Z$ et vice versa. Ricker (p. 495) a montré que :

$$Z_w - Z = \bar{G} - G_x \quad (9.5)$$

Ceci donne une méthode d'estimation de Z_w lorsque Z , \bar{G} et G_x sont connus.

EXEMPLE 9.2 CALCUL DES TAUX DE CROISSANCE DES CISCOS DE LAC DU LAC SILVER (d'après Ricker 1958a modifié).

Le tableau 9.3 montre les longueurs déterminées par rétrocalcul dans une population de ciscos de lac. Nous supposons comme exemple que le groupe d'âge b soit égal à 3 exactement et que l'échantillon ne soit pas sélectif, sauf à l'âge 1 (qui est donc négligé). On rejette également l'âge 7 représenté par un seul poisson.

Les colonnes 2 à 4 du tableau 9.4 montrent le calcul des taux de croissance de la population. Les différences de longueur dans la colonne 2 proviennent de la diagonale la plus basse du tableau 9.3. Les différences entre les logarithmes naturels de la longueur apparaissent à la colonne 3 et sont multipliés par $b = 3$ pour donner le taux instantané de croissance en poids, dans la colonne 4.

Les colonnes 5 à 7 montrent le même calcul des taux moyens réels de croissance. Dans ce cas les longueurs utilisées sont la dernière paire de chaque ligne du tableau 9.3.

Les taux réels de croissance sont tous bien supérieurs aux taux de croissance de la population, reflétant la mortalité sélective assez grave chez ces poissons.

9.6 DESCRIPTION MATHÉMATIQUE DE L'ACCROISSEMENT LINÉAIRE — PROCÉDÉ DE BRODY-BERTALANFFY

9.6.1 LES ÉQUATIONS DE BRODY. Brody (1927, 1945) observa chez les animaux domestiques qu'un tracé de longueur en fonction du temps donnait d'habitude une courbe de croissance en forme de S. Dans le but de donner à cette courbe un traitement mathématique, il la divisa au point d'inflexion et adapta aux deux moitiés des courbes séparées. Pour les portions accusant respectivement une pente montante et descendante, il utilisa :

$$l_t = ae^{K't} \quad (9.6)$$

$$l_t = b - ce^{-Kt} \quad (9.7)$$

Ici l est la longueur et t est l'âge; a , b et c sont des constantes (paramètres) à dimensions de longueur, tandis que K' et K sont des constantes déterminant taux d'augmentation ou de diminution des accroissements de longueur.

L'expression (9.6) peut s'appliquer aux premiers stades de croissance de la vie d'un poisson; différentes expressions ont été proposées par Hayes (1949),

TABLEAU 9.3 Longueurs standard calculées, en millimètres, des ciscos de lac du lac Silver, Wisconsin, capturés pendant l'été 1931. On croit que seuls les poissons d'âge 1 sont affectés par la sélectivité des filets (données de Hile 1936, tableaux 5 et 9).

Âge	Nombre des poissons	Longueur à la capture	Longueurs calculées aux annuli successifs						
			1	2	3	4	5	6	7
7	1	201	77	111	135	158	172	186	196
6	21	194	78	119	142	158	177	189	
5	108	188	80	126	150	168	182		
4	102	183	80	132	159	176			
3	61	177	83	137	166				
2	19	171	104	151					
1	66	141	105						

TABLEAU 9.4 Calcul des taux de croissance des ciscos de lac du tableau 9.3.

Interv. d'âge	Croissance de la population			Croissance individuelle moyenne		
	Interv. de long. <i>mm</i>	Diff. des log nat.	Taux de croissance instant. Gx	Interv. de long. <i>mm</i>	Diff. des log nat.	Taux de croissance instant. Gx
	2-3	151-166	0,094	0,282	137-166	0,192
3-4	166-176	0,059	0,177	159-176	0,102	0,306
4-5	176-182	0,033	0,099	168-182	0,080	0,240
5-6	182-189	0,038	0,114	177-189	0,065	0,195

Allen (1950, 1951) et d'autres. Cependant, les études de population ont été surtout centrées sur le stade final de croissance auquel l'expression (9.7) s'est avérée applicable chez plusieurs mais non toutes les populations. Elle décrit parfois la croissance à partir de l'âge 1 en montant, mais le plus souvent, il est préférable de commencer avec un âge un peu plus avancé.

Fabens (1965) donne un excellent exposé de la signification des termes de (9.7). Comme t augmente indéfiniment, $l_t \rightarrow b$; b est donc la longueur asymptotique moyenne habituellement représentée par L_x . C'est la longueur qu'un poisson moyen atteindrait s'il continuait de vivre et de croître indéfiniment selon le schéma de l'équation (9.7). Si $t = 0$, alors $l_t = b - c = L_x - c$, ce qui représente la taille (hypothétique) que le poisson aurait atteinte à $t = 0$ en supposant qu'il ait continué de grandir selon (9.7); fréquemment $L_x - c$ est négatif. Un réarrangement comme suit de (9.7) :

$$L_x - l_t = ce^{-Kt} \tag{9.8}$$

montre que la différence entre taille asymptotique et taille réelle d'un poisson diminue exponentiellement au taux K . Cette différence baisse à la moitié dans

le temps correspondant à $(\log_e 2)/K = 0,693/K$ années, au quart en $1,386/K$ années et ainsi de suite. Évidemment plus K est grand, plus rapide est la diminution. Ou encore, pour toute taille initiale donnée (au moment où la croissance exponentielle commence à diminuer), un K plus élevé signifie un plus petit L_∞ et par conséquent une croissance ralentie à partir de ce moment. Il est donc trompeur de se référer à K comme taux de croissance; une meilleure appellation serait *coefficient de croissance de Brody*.

9.6.2 L'ÉQUATION DE VON BERTALANFFY. Supposons que la courbe de l'équation (9.7) soit extrapolée jusqu'à l'axe du temps et appelons ce temps t_0 . L'équation (9.7) pourra alors se présenter algébriquement sous la forme utilisée par von Bertalanffy (1934, 1938) :

$$l_t = L_\infty(1 - e^{-K(t - t_0)}) \quad (9.9)$$

Le paramètre c est remplacé par le nouveau paramètre t_0 dans le rapport suivant :

$$t_0 = \frac{\log_e(c/b)}{K}; \quad c = be^{Kt_0} \quad (9.10)$$

Dans (9.9), au lieu de considérer l'âge comme mesuré en années à partir d'un moment conventionnel zéro (habituellement le début de l'année de l'éclosion du poisson), nous partons en effet de l'âge hypothétique t_0 auquel le poisson aurait été de longueur zéro si sa croissance avait toujours été selon l'équation. Ainsi t_0 peut être ou positif ou négatif.

9.6.3 L'ÉQUATION DE KNIGHT. Knight (1969) a critiqué la forme d'équation (9.9) pour plusieurs raisons, mais en particulier parce que « bien qu'on l'appelle courbe de croissance, aucun de ses symboles n'a de dimensions de croissance ou de longueur par unité de temps. » Il propose la forme équivalente suivante :

$$l_t = A + B(t - \bar{t}) + \frac{B}{K}[1 - K(t - \bar{t}) - e^{-K(t - \bar{t})}] \quad (9.11)$$

\bar{t} une référence arbitraire au temps pouvant fort utilement aussi bien signifier le milieu de la gamme des âges représentés que l'âge moyen

K le coefficient de croissance de Brody

A un paramètre représentant la longueur du poisson au temps \bar{t}

B un paramètre représentant le taux de croissance du poisson au temps \bar{t}

Si l'on transforme les symboles de l'équation (9.9), on obtient :

$$L_\infty = A + \frac{B}{K} \quad (9.12)$$

$$t_0 = \bar{t} - \frac{\log_e(1 + KA/B)}{K} \quad (9.13)$$

Inversement :

$$A = L_x(1 - e^{-K(\bar{t} - t_0)}) \quad (9.14)$$

$$B = KL_x e^{-K(\bar{t} - t_0)} \quad (9.15)$$

9.6.4 L'ÉQUATION DE FORD. Il est possible de présenter (9.7) sous une autre forme en reproduisant (9.9), utilisant $t + 1$ pour t et soustrayant de (9.9) l'équation qui en résulte. Avec le *coefficient de croissance de Ford* $k (= e^{-k})$, la relation devient :

$$l_{t+1} = L_x(1 - k) + kl_t \quad (9.16)$$

Cette expression a été construite empiriquement par Ford (1933) et plus tard par Walford (1946); elle a également été reprise par Lindner (1953) ainsi que Rounsefell et Everhart (1953). Elle décrit une croissance où l'augmentation de longueur chaque année est inférieure à celle de l'année précédente d'une fraction $(1 - k)$ de cette dernière, en partant d'une longueur initiale hypothétique de $L_x(1 - k)$ à « l'âge 0 » (ce dernier se situant un an avant le moment où l'âge 1 a été échantillonné plutôt qu'à l'époque moyenne de la ponte ou de l'éclosion). La relation entre les augmentations au cours d'années successives est plus claire exposée comme suit :

$$l_{t+2} - l_{t+1} = k(l_{t+1} - l_t) \quad (9.17)$$

Par conséquent, plus la valeur du coefficient de Ford est élevée, plus lente est la diminution des accroissements, donc plus élevé est le taux de croissance, quel que soit le point de départ.

9.6.5 LA DROITE DE WALFORD. La présentation graphique de (9.16) par Walford (1946) dans laquelle il porte l_{t+1} contre l_t (fig. 9.7A) est plutôt commode. La pente de cette droite est égale à k , et le point d'intersection sur l'axe des Y est $L_x(1 - k)$ d'où l'on peut calculer L_x . La longueur asymptotique L_x est également la longueur (mesurée en abscisse) à laquelle la droite (9.16) coupe la diagonale à 45° depuis l'origine.

On obtient une modification de (9.16) proposée par Gulland (1946a) en soustrayant l_t des deux côtés et par l'arrangement nouveau :

$$l_{t+1} - l_t = L_x(1 - k) + l_t(k - 1) \quad (9.18)$$

Ainsi, une régression de $(l_{t+1} - l_t)$ sur l_t offre une pente $(k - 1)$; son point d'intersection sur l'ordonnée est $L_x(1 - k)$, et son point d'intersection sur l'abscisse devient donc :

$$\frac{-L_x(1 - k)}{k - 1} = L_x \tag{9.19}$$

Dickie (1968, p. 122) en fournit un exemple.

9.6.6 TYPES DE RELATIONS FORD-WALFORD. Les principaux types de graphes de Walford apparaissent à la figure 9.6. Une courbe (courbe A) construite par Ford (1933) a été appliquée au hareng de Siglunaes avec point d'intersection à 9,57 cm sur l'axe des Y et taille asymptotique (L_x) de 37,1 cm.

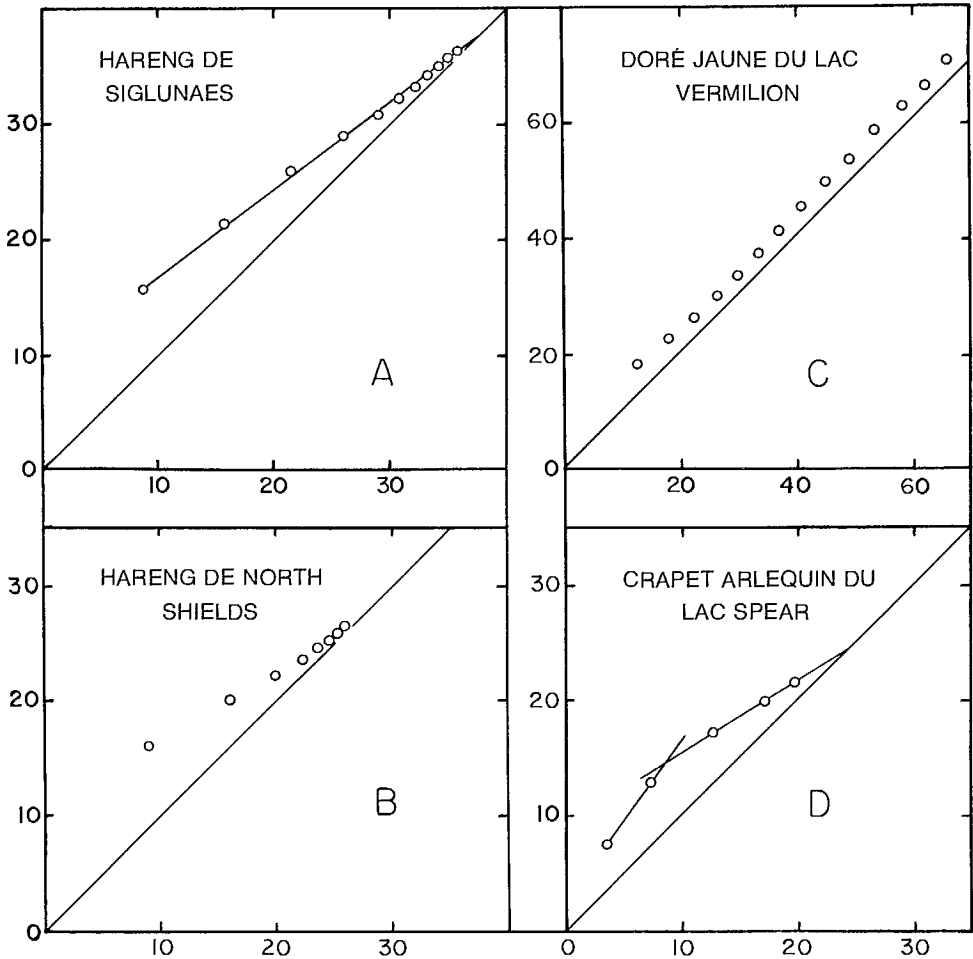


FIG. 9.6 Graphes de Walford de la longueur (cm) à l'âge $t + 1$ chez quatre populations de poissons. A et B extraits de Ford (1933) d'après données de Hjort; C, de Carlander et Hiner (1943); D, de Ricker (1955). Dans chaque cas, le premier point représente l'âge 2 porté contre l'âge 1, les autres points insérés consécutivement.

Les harengs de North Shields (courbe B) constituent une population chez laquelle Ford découvrit que k changeait considérablement, passant de 0,56 à 0,77 chez les vieux poissons. On observe peut-être dans la courbe A une tendance identique, d'ailleurs déjà notée chez quelques autres populations bien étudiées, tels les crapets de roche (*Ambloplites rupestris*) du lac Nebish par Hile (1941) ou les dorés jaunes (*Stizostedion vitreum*) du lac Clear par Carlander et Whitney (1961). Taylor (1962) souligne que lorsqu'on trace des droites de Walford pour âges individuels, elles accusent généralement une pente et un L_{∞} augmentant avec l'âge, ce qui peut expliquer la concavité générale du graphe au niveau des jeunes âges largement espacés. Cependant cela ne simplifie pas le problème que pose l'utilisation de ces droites, comme le démontre l'étude de Carlander et Whitney.

Chez une autre population de dorés jaunes (courbe C), on a obtenu une droite pratiquement parallèle à la diagonale. Cette forme indique une augmentation absolue de la longueur avec l'âge, que l'on observe d'ailleurs exactement jusqu'à un âge très avancé chez un certain nombre de poissons ayant longtemps vécu en eau douce et de poissons marins habitant les eaux froides. Finalement, on a trouvé un graphe dont la pente s'accroît, puis ensuite diminue chez des centrarchidés vivant dans les eaux plus chaudes de l'Amérique du Nord orientale; la courbe D en est un exemple. On a relevé le même phénomène chez plusieurs populations de mollusques bivalves : voir à ce sujet, sur les solens droits, les données de Weymouth et McMillin traitées graphiquement par Rounsefell et Everhart (1953), ou celles de Stevenson et Dickie (1954) sur la croissance des pétoncles.

9.6.7 SOURCES D'ERREUR. Il est certes de la plus haute importance d'utiliser pour les graphes de Walford des mesures vraiment représentatives. Un danger communément rencontré est la sélection de plus grandes tailles chez les jeunes poissons, ce qui conduit à un abaissement de l'extrémité gauche de la droite. Les groupes d'âge affectés en ce sens ne devraient pas faire partie des calculs. Un danger moindre est la lecture des écailles des poissons âgés à un niveau uniformément trop bas. Ceci entraîne un abaissement de l'extrémité droite de la ligne, mais l'erreur devra être énorme pour produire un effet sensible.

Dans la plupart de leurs applications en pêcheries, les formules de Brody-Bertalanffy ont été adaptées à la taille moyenne observée aux âges successifs du stock; elles ne traitent donc pas de l'éventualité d'une différence des taux individuels moyens de croissance (section 9.5). Ce qui veut dire que s'il y a mortalité différentielle selon la taille dans les classes d'âge, le taux moyen réel de croissance des poissons s'avérera supérieur à ce qu'indique la courbe de Brody-Bertalanffy.

9.6.8 CONSIDÉRATIONS THÉORIQUES. Von Bertalanffy (1934, 1938) tenta de donner à l'équation (9.9) une base physiologique théorique que lui-même et d'autres auteurs ont semblé considérer loi de croissance d'application générale. Cependant, l'une des hypothèses fondamentales de cette théorie veut que le processus anabolique du métabolisme soit proportionnel aux surfaces d'absorption effectives de l'organisme. Ceci pourrait sembler raisonnable s'il y avait toujours surplus de nourriture permettant aux surfaces d'absorption d'être vraiment facteur limitatif de croissance; et dans le cas des expériences avec guppies citées à l'appui, la nourriture était en effet disponible en excédent. Dans la nature, cependant, les poissons n'ont généralement pas autant de chance; c'est ce que démontrent le volume moyen faible de nourriture que l'on trouve ordinairement dans leur estomac et aussi la grande

diversité des taux de croissance observés aussi bien lorsqu'il s'agit d'individus vivant dans le même environnement que de sujets d'un même stock vivant dans des eaux différentes (mais physiquement identiques). Il semble donc peu probable que la surface d'absorption puisse normalement être considérée facteur limitant la croissance des poissons sauvages ou en liberté. Une autre complication vient de ce que certains poissons augmentent plus ou moins la surface relative de leur tractus digestif en cours de croissance par augmentation des circonvolutions de sa surface interne.

On peut modifier la relation de Brody-Bertalanffy par introduction d'un paramètre supplémentaire. Richards (1959) et Chapman (1961) donnent cette courbe contenant un paramètre qui contrôle la position du point d'inflexion. Taylor (1962) appliqua une courbe à 4 paramètres à plusieurs ensembles de données, utilisant des valeurs plus ou moins arbitraires pour l'un de ces paramètres; toutefois, pour dégager des estimations valides, de longues itérations à l'ordinateur sont nécessaires (Paulik et Gales 1964; Pienaar et Thompson 1973 — programme WVONB). Paulik et Gales notent aussi que la courbe de Chapman-Richards peut être introduite dans le modèle de Beverton-Holt et évaluée par intégration de la fonction bêta incomplète, mais aucun exemple de ceci n'a été porté à ma connaissance. D'un autre côté, plusieurs s'opposent à l'utilisation de paramètres qui n'ont pas de clair rapport avec la réalité, tandis que Knight (1968) et d'autres mettent en doute la réalité de la croissance asymptotique en général.

Laissant de côté les considérations théoriques, rappelons que les courbes de croissance sont en général assez voisines de la relation de Brody-Bertalanffy pour faire de cette dernière une équation descriptive empirique utile. C'est d'ailleurs en ce sens qu'elle fut présentée par Brody. Dans le tracé de la courbe, il faut surtout éviter d'inclure les trop jeunes âges qui s'y appliquent mal; il est recommandé d'être prudent et de rejeter tout âge qui se tiendrait, même légèrement, au-dessous de la droite de Walford fondée sur les poissons plus âgés.

9.6.9 ADAPTATION D'UNE COURBE DE VON BERTALANFFY — MÉTHODE DE BEVERTON. Pour adapter l'équation (9.9) à un ensemble de données, il faut déterminer trois paramètres: L_x , K , et t_0 . Les deux premiers peuvent s'obtenir par régression linéaire fonctionnelle par MG de l_{t+1} en l_t (appendice IV). Selon (9.16), sa pente est égale à k , d'où $K = -\log_e k$; et le point d'intersection sur l'axe des Y est égal à $L_x(1 - k)$, d'où l'on peut calculer L_x . L'inconvénient de cette méthode est que le premier et dernier âge n'apparaissent qu'une fois dans les calculs et tous les autres deux fois. De toute manière, il faudra un calcul plus élaboré pour l'estimation de t_0 .

Beverton (1954, p. 57), pour estimer les paramètres, adopta une valeur d'essai de L_x (celle que donne la régression de l_{t+1} sur l_t convient) et l'utilisa dans une équation dérivée de (9.9) en se servant de logarithmes :

$$\log_e(L_x - l_t) = \log_e L_x + Kt_0 - Kt \quad (9.20)$$

Par conséquent, le tracé de $\log_e(L_x - l_t)$ sur t devrait être une droite dont la rectitude soit sensible aux changements de L_x . Quelques essais de tracés produiront rapidement L_x qui donne la meilleure ligne (la plus droite), laquelle peut habituellement se repérer assez bien à l'oeil. Découvrir le meilleur L_x et sa droite correspondante détermine immédiatement K , pente de la droite; cela fournit aussi la valeur de t_0 , puisque le point d'intersection de (9.20) sur l'axe des Y peut être rendu égal à $\log_e L_x + Kt_0$.

On peut obtenir un résultat quelque peu meilleur en pondérant chaque âge par le nombre des poissons disponibles à chacun, et en traçant la droite en conséquence. La régression ordinaire « prévisionnelle » pourra être utilisée dans le tracé de (9.20), puisque les valeurs en abscisse (t) sont connues avec exactitude.

9.6.10 ADAPTATION D'UNE APPROCHE PARABOLIQUE À LA RELATION DE BRODY-BERTALANFFY — MÉTHODE DE KNIGHT. Knight (1969) suggère le tracé d'une droite de régression quadratique prévisionnelle par méthodes statistiques courantes comme approche de la relation de Brody. Utilisant les symboles du paragraphe 9.6.3, voici cette équation approximative :

$$l_t = A + B(t - \bar{t}) - \frac{BK(t - \bar{t})^2}{2} \quad (9.21)$$

Knight décrit également une modification de (9.21) qui donne des résultats légèrement meilleurs. À partir de (9.21), les statistiques de l'équation de Knight (9.11) se dégagent presque directement. On trouvera les valeurs correspondantes pour les formules Bertalanffy ou Brody de l'équation en utilisant les expressions (9.12), (9.13) et (9.10).

9.6.11 ADAPTATION PAR ORDINATEUR. Il existe de nombreux programmes d'ordinateur pour traiter l'équation (9.11). Le programme BGC2 traite les intervalles d'âge uniformément espacés et le BGC3, ceux inégalement espacés (Abramson 1971). Le programme VONB de Allen (1966a, 1967) traite tout intervalle d'âge.

EXEMPLE 9.3 ADAPTATION D'UNE ÉQUATION DE FORD ET D'UNE COURBE DE BERTALANFFY AUX DONNÉES DE LONGUEUR DES CISCOS DE LAC DU LAC VERMILION, MINNESOTA (d'après Ricker 1958a modifié).

La colonne des longueurs du tableau 9.5 montre la longueur moyenne des ciscos de lac (*Coregonus artedii*) d'âge 2 à 11 d'un échantillon de 533 poissons; on

TABLEAU 9.5 Poids et longueurs standard moyens de ciscos de lac du lac Vermilion, Minnesota, et données permettant d'appliquer une droite de Walford à la longueur (données de Carlander 1950).

Âge (t)	Nombre des poissons	Poids (g)	Longueur (mm)	Avec L _∞ d'essai = 315		Avec L _∞ final = 309		Âge ajusté (t-t ₀)
				L _∞ -l _t (mm)	log _e (L _∞ -l _t)	L _∞ -l _t (mm)	log _e (L _∞ -l _t)	
2	101	99	172	1,76
3	14	193	210	105	4,66	99	4,60	2,76
4	136	298	241	74	4,30	68	4,22	3,76
5	52	383	265	50	3,91	44	3,78	4,76
6	67	462	280	35	3,56	29	3,37	5,76
7	81	477	289	26	3,26	20	3,00	6,76
8	54	505	294	21	3,04	15	2,71	7,76
9	20	525	302	13	2,56	7	1,95	8,76
10	6	539	299	16	10	9,76
11	2	539	306	9	3	10,76

peut utiliser ces chiffres pour tracer une courbe de type « A » de la figure 9.3. Portés sur un graphe de Walford (fig. 9.7), les poissons d'âge 2 ne concordent évidemment pas avec la série linéaire, peut-être en raison de la sélection; aussi ont-ils été négligés. Le tracé à main libre d'une droite au graphe de Walford (omettant les deux derniers points concernant trop peu de poissons) donnera un coefficient de Ford de $k = 0,70$ et un point d'intersection sur la diagonale de $L_{\infty} = 315$ mm. Une première estimation de l'équation de Ford se présente donc (d'après 9.16) comme suit :

$$l_{t+1} = 93 + 0,70l$$

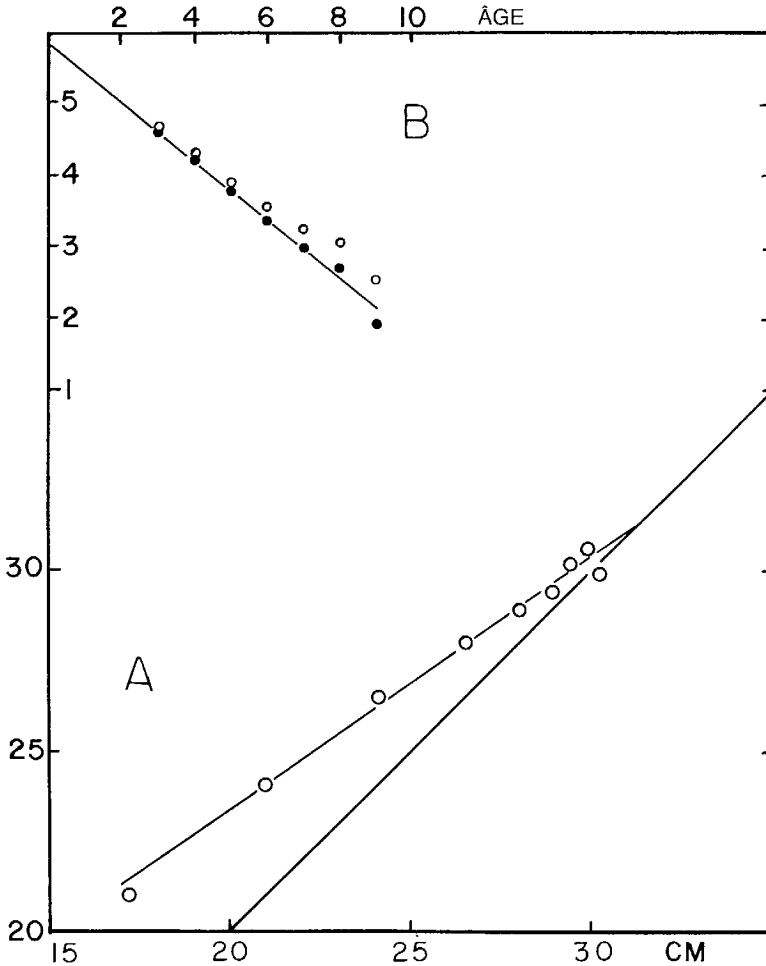


FIG. 9.7 (A) Graphe de Walford appliqué à la longueur des ciscos de lac du lac Vermilion, Minn. Le premier point à gauche représente l'âge 3 porté contre l'âge 2. (B) $\log(L_{\infty} - l_t)$ contre l'âge à des valeurs d'essai de $L_{\infty} = 309$ (cercles vides) et $L_{\infty} = 315$ (cercles pleins).

Pour obtenir l'équation de Bertalanffy, nous employons 315 mm comme valeur d'essai de L_x et $-\log_e 0,70 = 0,37$ comme valeur d'essai du coefficient K de Brody. On calcule alors les valeurs d'essai de $315 - l_t$ (tableau 9.5), et leurs logarithmes naturels sont portés contre l'âge, des âges 3 à 9 (fig. 9.7B, cercles blancs). Cette ligne est quelque peu incurvée : des essais supplémentaires montreront que $L_x = 309$ mm donne le tracé le plus rectiligne (figure 9.7B, points noirs). Pour cette valeur de L_x , la pente de la droite des log naturels est $K = 0,41$ (d'où $k = e^{-0,41} = 0,66$) et le point d'intersection sur l'axe des Y est 5,84. Traitant ce dernier comme équivalent de $\log_e L_x + Kt_0$ dans (9.20), avec $\log_e L_x = \log_e 309 = 5,74$, on a :

$$t_0 = \frac{5,84 - 5,74}{0,41} = 0,24$$

L'équation de Bertalanffy (9.9) devient :

$$l_t = 309(1 - e^{-0,41(t - 0,24)})$$

Et l'équation améliorée correspondante de Ford (9.16) est :

$$l_{t+1} = 105 + 0,66 l_t$$

La même série a été adaptée à l'aide du programme machine VONB de Allen, utilisant les données non pondérées et pondérant chaque âge par le nombre des sujets présents. Les deux âges les plus avancés ont aussi été utilisés ainsi que les âges 3 à 9. En voici les résultats :

Adaptation	Âges	Pondération	K	L_x	t_0
1° À l'oeil	3 à 9	Non	0,41	309	0,24
2° Par ordinateur	3 à 9	Non	0,389	310	0,105
3° Par ordinateur	3 à 9	Oui	0,407	309	0,252
4° Par ordinateur	3 à 11	Non	0,407	308	0,201
5° Par ordinateur	3 à 11	Oui	0,414	308	0,292

Les estimations que l'on préférera ici seront soit le no 2 soit le no 5, selon que les plus importantes sources d'erreur seront les différences entre les classes d'âge ou la variabilité aléatoire. Cependant, toutes les différences sont faibles, et l'adaptation à l'oeil selon la méthode de Beverton est tout à fait acceptable; elle a été utilisée au tableau 9.5 et à la figure 9.7.

9.7 RECOURS À LA DROITE DE WALFORD POUR ESTIMATION DE CROISSANCE DES POISSONS ÂGÉS

En général, les estimations d'âge tendent à se faire moins précises chez les poissons de grande taille, et pour les sujets réellement âgés, elles peuvent être pratiquement inutiles. Les tentatives visant à combler cette lacune par extra-

polation directe le long de la courbe âge-longueur ou du graphe âge-poids sont ordinairement peu satisfaisantes. On obtient d'habitude un meilleur résultat en traçant une droite de Walford, pourvu que les données s'étendent à la région où les accroissements sont en baisse. Partant de l'âge ancien le plus fiable dont on dispose, on pourra lire les longueurs aux âges avancés aussi loin que désiré sur la droite de Walford ; on pourra aussi recourir à l'équation (9.16).

9.8 DROITES DE WALFORD ET ÉQUATIONS DE BRODY-BERTALANFFY D'APRÈS CROISSANCE DES POISSONS MARQUÉS — MÉTHODE DE MANZER ET TAYLOR

On pourra également tracer un graphe de Walford en reportant sur graphique les longueurs à la recapture par rapport aux longueurs au marquage ou à l'étiquetage (Manzer et Taylor 1947; Hancock 1965), quoique l'application de cette méthode aux populations animales en liberté suppose que marques ou étiquettes ne soient pas cause de retard de croissance. Chez les poissons, cette méthode sera surtout utile avec des recaptures près d'une année après marquage car des intervalles bien inférieurs à un an causeraient habituellement des problèmes en raison de variations saisonnières du taux de croissance. Cependant, Lindner (1953) appliqua la méthode à des crevettes marquées recapturées à des intervalles successifs de dix jours après saison de marquage.

Un programme machine pour le traitement de ce genre de données fut proposé par Fabens (1965) qui utilisa la forme originelle de l'équation de Brody (9.7). Le programme a été modifié en FABVD de Allen (1967) et BGCA de P.K. Tomlinson (Abramson 1971).

Les droites et courbes obtenues de cette manière représentent la croissance des poissons survivants et peuvent donc toujours être utilisées pour calcul du taux réel de croissance G dans le stock (sous réserve des retards de croissance dus aux étiquettes ou marques employées). De même, *et à condition qu'il n'y ait pas de mortalité sélective selon la taille au sein des classes d'âge*, on peut les utiliser pour reconstituer la structure longueur-âge de la population, si la longueur moyenne à un âge donné est fournie par une autre source. Quand il s'agit de mortalité sélective, cependant, ce genre de reconstitution devient impossible : la courbe de croissance obtenue par la méthode de Manzer et Taylor correspond alors à la somme des segments terminaux brisés des lignes ascendantes de la figure 9.5, plutôt qu'au changement de longueur en fonction de l'âge dans la population représentée par la ligne en pointillé de la même figure. Par conséquent, si l'on superpose une droite de Walford fondée sur des retours d'étiquettes à une autre ligne correspondant aux statistiques âge-longueur, cette droite devra apparaître *au-dessus* de cette autre ligne s'il y a mortalité sélective selon la taille au sein des classes d'âge.

Dans un exemple réel se rapportant à la plie de Californie et présenté par Ketchen et Forrester (1966, p. 87, 88), les deux lignes se croisent : les statistiques d'étiquetage indiquent croissance plus rapide chez les jeunes poissons et plus lente chez les vieux que ne l'indiquaient les longueurs relevées aux âges successifs. La première différence peut avoir été causée par la mortalité sélective selon la taille. Pour la dernière, Ketchen et Forrester supposent un effet des étiquettes sur le taux de croissance ou une contraction réelle : les poissons, vi-

vants lorsque mesurés à l'étiquetage, sont morts lorsque mesurés à la recapture, et l'on a déjà observé une contraction postmortem d'environ 5 mm chez des espèces similaires. Ces deux effets pourraient s'avérer importants chez des poissons âgés aux faibles accroissements normaux de longueur.

EXEMPLE 9.4 CROISSANCE DE LIMANDES SOLES D'APRÈS RETOURS D'ÉTIQUETTES ET SELON UNE DROITE DE WALFORD (Ricker 1958a modifié).

Manzer et Taylor (1947) ont porté sur graphique longueur à la recapture contre longueur à l'étiquetage, de soles « anglaises » ou limandes soles (*Parophrys retulus*) femelles demeurées en liberté environ un an. (Étiquetage et recapture avaient tous deux été réalisés durant la saison de fraie d'hiver quand nulle croissance ne se manifestait, donc que l'intervalle de temps *précis* n'était pas important.) Pour le stock au large de Boat Harbour, île de Vancouver, les points déterminent une droite de Walford dont le point d'intersection sur la diagonale indique une taille asymptotique moyenne d'environ 52 cm (fig. 9.8). La régression fonctionnelle par MG sert à localiser cette droite car la variabilité est surtout naturelle (Ricker 1973a).

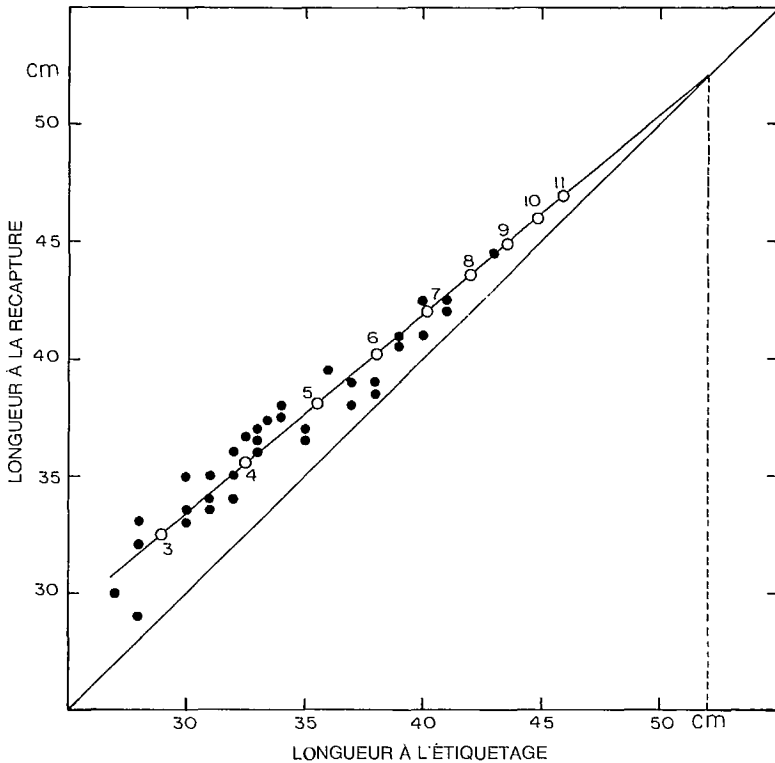


FIG. 9.8 Longueur à l'étiquetage portée contre longueur à la recapture, environ un an plus tard, de limandes soles. Cercles vides — longueurs calculées aux âges indiqués.

L'accroissement annuel anticipé de ces limandes soles à partir de toute longueur initiale donnée se dégage aisément de la ligne de tendance de la figure 9.8. Leur longueur moyenne à l'âge 3 est connue comme étant de 29 cm. Si nous pouvions être assurés d'aucune mortalité sélective au sein des classes d'âge nous pourrions calculer les longueurs aux âges successifs plus avancés à partir de la droite ainsi que le montrent les cercles blancs de la figure 9.8.

9.9 AUGMENTATION DU POIDS AVEC L'ÂGE

9.9.1 GÉNÉRALITÉS. Les courbes du poids par rapport à l'âge ressemblent à celles de la longueur par leur forme habituelle en S. Le point d'inflexion se situe à un âge plus avancé que sur la courbe correspondante de longueur (fig. 9.3B). De même que pour la longueur, les deux courbes de Brody (9.6 et 9.7 ci-dessus) peuvent être utilisées dans la relation âge-poids, mais *les deux* peuvent être requises pour décrire la gamme des poids qu'il est intéressant d'avoir pour les calculs de production. Des adaptations partielles ont cependant été utilisées : Thompson et Bell (1934) ont adapté une équation identique à (9.6) à une partie de courbe âge-poids de flétans, et Allen (1950) ainsi que Dickie et McCracken (1955) se sont servi de l'exponentielle décroissante pour les truites et les plies respectivement.

En termes de poids, (9.9) pourrait s'établir ainsi :

$$w_t = W_\infty (1 - e^{-K(t - t'_0)}) \quad (9.22)$$

W_∞ est ici le poids asymptotique moyen correspondant à la longueur asymptotique L_∞ ; K est le coefficient de croissance de Brody; et t'_0 est l'âge hypothétique auquel le poids (w_t) aurait été égal à zéro si la croissance avait toujours été conforme à cette relation. Que le coefficient de Brody ait en principe la même valeur calculée à partir du poids que des données de longueur fut démontré par Dickie et Paloheimo (dans Ricker 1958a). Toutefois, pour tout ensemble de données, (9.22) s'appliquera à une gamme d'âges débutant à un âge plus avancé que la gamme pouvant servir avec (9.9). De plus, le paramètre t'_0 de (9.22) sera toujours plus grand que le t_0 de (9.9).

9.9.2 ADAPTATION D'UNE RELATION DE TYPE BERTALANFFY AU POIDS. L'équation (9.22) peut s'adapter à des statistiques de poids de la même manière que l'équation correspondante de longueur (section 9.6.9). On trace un graphe de type Walford portant w_{t+1} contre w_t , et la valeur de W_∞ est fournie par le point d'intersection sur la diagonale à 45 degrés, ou calculée à partir du point d'intersection sur l'axe des Y. Comme pour la longueur, la valeur de t'_0 peut alors s'obtenir par des courbes d'essai de $\log_e(W_\infty - w_t)$ porté contre t , ainsi que le montre l'équation ci-dessous :

$$\log_e(W_\infty - w_t) = \log_e W_\infty + Kt'_0 - Kt \quad (9.23)$$

Si l'on a accès à l'ordinateur, les mêmes programmes que pour la longueur peuvent servir mais en négligeant les plus jeunes âges, auxquels (9.22) ne s'applique pas.

Allen (1967) suggère aussi d'adapter les données sur le poids en convertissant d'abord chaque poids en un multiple de longueur. En prenant la b^e racine de chaque côté de (9.2), on obtient :

$$w^{1/b} = a^{1/b}l \quad (9.24)$$

de sorte que $w^{1/b}$ soit proportionnel à l . Pour $b = 3$, une telle transformation est une option du programme machine FABVB de Allen (1967).

EXEMPLE 9.5 ADAPTATION D'UNE COURBE DE CROISSANCE AUX DONNÉES SUR LE POIDS POUR LA POPULATION DE CISCOS DE LAC DU LAC VERMILION, MINNESOTA (d'après Ricker 1958a modifié).

Pour la plupart des 533 ciscos de lac indiqués au tableau 9.2, le poids aussi bien que la taille avaient été notés. Si l'on inscrit ces données en un graphe de Walford (non donné ici), ni l'âge 2 ni l'âge 3 ne seront conformes à la tendance qui se dégage des points pour les âges plus avancés. Les excluant, ainsi que les deux âges les plus avancés, un tracé à main levée de la droite de Walford donnera les valeurs d'approche suivantes :

$$k = 0,69; \quad K = 0,37; \quad W_x = 567 \text{ g}$$

Ajustant le tout de la même manière que pour la courbe de longueur, la ligne qui s'adapte le mieux sera proche de $W_x = 561 \text{ g}$, et K sera égal à 0,40 (comparer $K = 0,41$ de l'exemple 9.3). Pour cette droite, le point d'intersection du log naturel sera 3,80. D'où :

$$t'_0 = \frac{3,80 - 2,99}{0,40} = 2,02$$

L'équation du poids applicable aux poissons d'âge 4 et plus sera :

$$w_t = 561(1 - e^{-0,40(t - 2,02)})$$

Un traitement à l'ordinateur des mêmes données (non pondérées et sans transformation en longueur) en se servant du programme VONB donnera :

$$w_t = 565(1 - e^{-0,376(t - 1,92)})$$

9.10 COURBE DE CROISSANCE DE GOMPERTZ

Une autre courbe à utiliser pour décrire la croissance des poissons est celle de Gompertz. On peut la présenter de différentes manières (Fletcher 1973); Silliman (1967) a adopté l'équation :

$$w_t = w_0 e^{G(1 - e^{-gt})} \quad (9.25)$$

où w est le poids à un temps t mesuré à partir d'une zone conventionnelle au moment où le poisson aurait pesé w_0 ; G est le taux instantané de croissance au temps $t = 0$ et $w = w_0$; g est le taux instantané de diminution du taux instantané de croissance et aussi le taux instantané de croissance lui-même au point d'inflexion de la courbe. L'expression (9.25) est en forme de S avec asymptote

supérieure fixée à $w_0 e^G$ si t est indéfiniment grand et une asymptote inférieure fixée à $w = 0$ quand $t \rightarrow -\infty$. Le point d'inflexion est $1/2,718 = 0,368$ de la distance verticale séparant l'asymptote inférieure de l'asymptote supérieure.

La courbe de Gompertz décrit habituellement assez bien les données du poids selon l'âge, incluant même souvent les premières années d'accélération de croissance. On peut également l'appliquer aux données sur la longueur, et alors seule la portion de la courbe au-delà du point d'inflexion est généralement prise en considération. Comme la courbe de Brody-Bertalanffy, (9.25) a trois paramètres à estimer : w_0 , G et g . Le tracé le plus facile d'application est celui qu'a élaboré Ricklefs (1967).

La courbe de Gompertz n'a pas été utilisée beaucoup dans la recherche sur les pêches, parce que les calculs de rendement ont généralement fait appel à la courbe de Brody-Bertalanffy. Elle est cependant préférable à cette dernière lorsque l'on dispose d'un calculateur analogique, et Silliman s'en est servi dans ses analyses (section 12.4.3).

9.11 CROISSANCE COMPENSATOIRE

Comme effet secondaire du type général de croissance en longueur et en poids évoqué ci-dessus, il convient de noter ce qu'on appelle croissance compensatoire. Bien que cette notion ne soit pas indispensable au thème développé ici, une brève description de ce phénomène paraît souhaitable.

En tant que s'appliquant à la longueur, la croissance compensatoire a été traitée par une succession d'auteurs, à commencer par Sund (1911) et Gilbert (1914). Quelques-uns des travaux les plus exhaustifs à ce sujet sont ceux de Watkin (1927), Hodgson (1929), Van Oosten (1929), Ford (1933), Hubbs et Cooper (1935) et Hile (1941). La croissance en poids a été évoquée par Scott (1949) et Ricker (1969a). Le phénomène qu'analysent ces auteurs est la corrélation entre les divers accroissements de taille au cours d'années successives chez les poissons d'une classe d'âge donnée. Des corrélations négatives indiquent croissance compensatoire : les petits poissons tentent de rattraper les grands. Des corrélations positives ont été appelées « croissance compensatoire inverse », mais un terme plus concis est « croissance anticompensatoire » (« growth depensation » proposé par Neave (1954) dans un différent contexte).

Dans une portée typique, les poissons varient considérablement de taille à la fin de leur première saison de croissance, en partie en raison de différences de temps d'éclosion, en partie pour cause de différences physiologiques congénitales et en partie aussi à cause de différences d'environnement. Hodgson (1929) a démontré que la croissance compensatoire se manifeste sûrement chez les poissons de toute génération où, pour toute taille donnée, les sujets croissent en longueur de la même valeur absolue, pourvu que cet accroissement diminue à mesure que le poisson grandit et que les poissons diffèrent de taille au départ. Scott (1949) souligna que la croissance compensatoire était associée à une diminution de l'accroissement moyen annuel (absolu) d'une classe d'âge, alors que l'anticompensation était associée à une augmentation de l'accroissement annuel dans l'unité choisie (longueur ou poids). Tant que les augmentations l'emportent dans une classe d'âge, il y a anticompensation ; lorsque les diminutions ont tendance à se généraliser, il y a glissement vers la compensation.

Si nous considérons d'abord le poids, les poissons à l'origine les plus lourds d'une génération tendent habituellement à accroître leur avantage durant leur deuxième année d'existence et souvent continuent de le faire encore un an ou davantage. Éventuellement, cependant, le point d'inflexion de la courbe poids-âge est atteint : les petits poissons commencent à rattraper les grands, et la corrélation entre les augmentations durant les années adjacentes se transforme de positive en négative.

Ce qui se passe pour la longueur est similaire, mais le passage d'anticompensation à compensation s'opère plus tôt dans la vie du poisson ; souvent, la compensation se manifeste dès la seconde saison de croissance, de sorte que la phase de corrélation positive est omise. Cette différence entre longueur et poids, au moment où apparaissent la compensation et l'inflexion de la courbe de croissance, est une conséquence nécessaire du fait que le poids augmente en fonction de la longueur. Par exemple, si tous

les poissons d'une génération devaient augmenter de poids de la même valeur absolue au cours d'une année. les petits se développeraieut davantage. en longueur. que les grands. de sorte que la croissance en longueur serait compensatoire.

Ces changements produisent ou reflètent des modifications de variabilité de taille des poissons d'une génération. En général. l'écart type en poids ou longueur d'une génération augmente au début de la vie et diminue plus tard. mais la phase d'augmentation dure plus longtemps pour le poids que pour la longueur.

9.12 ESTIMATION DU TAUX DE SURVIE D'APRÈS TAILLE MOYENNE DES POISSONS CAPTURÉS

La taille moyenne des poissons d'une prise (au-dessus d'un certain minimum) est évidemment liée au taux de mortalité annuelle : plus la mortalité est élevée, plus la taille moyenne est petite, pourvu que le recrutement soit relativement stable d'une année à l'autre. À partir d'une certaine formule de taux d'augmentation en longueur ou poids, on pourra dégager *grosso modo* le taux de survie de la taille moyenne dans ce contexte. Des formules appropriées décrites par Baranov (1918, p. 94), Silliman (1945) et Beverton et Holt (1956, appendice B) ont cependant été peu utilisées, et il ne semble pas nécessaire de répéter ici le résumé donné par Ricker (1958a, section 9H).



CHAPITRE 10. — CALCUL DU RENDEMENT D'APRÈS UN RECRUTEMENT DONNÉ

10.1 CONDITIONS GÉNÉRALES

Le but de la plupart des travaux sur la croissance et la mortalité des populations de poissons fut de déterminer le rendement d'un stock, à différents niveaux d'effort de pêche, ou selon les différentes limites de taille de recrutement. Dans les calculs du présent chapitre, le rendement calculé est celui obtenu d'après le nombre, quel qu'il soit, des recrues ayant rallié la pêcherie. Le chapitre 11 étudie le contrôle du recrutement; les calculs du présent chapitre sont généralement élaborés en termes de rendement *par recrue* ou par unité de poids de recrues. Sauf à la section 10.9, on suppose des situations d'équilibre: c'est-à-dire des situations qui existent après que les conditions spécifiées aient régné assez longtemps pour affecter tous les âges dans l'ensemble de leur vie exploitable.

Une importante condition préalable à ces calculs est que les taux instantanés de mortalité naturelle et de croissance, à tout âge donné, soient constants sur la gamme des conditions étudiées. L'information limitée disponible touchant *la mortalité* porte à croire que tel est effectivement le cas pour un assez large éventail de densités de population, mais la question demande réexamen constant. Toutefois, la *croissance* s'est parfois révélée varier sensiblement en fonction des changements de densité de la population, à tel point même que Nikolsky (1953) a suggéré que l'on pouvait utiliser le seul taux de croissance comme indice du niveau auquel un stock approche de sa productivité maximale. Que ce procédé s'avère applicable ou non dans la pratique, la variation du taux de croissance, quand elle existe, fixe de strictes limites à la gamme des densités de stock, densités dont on peut tirer d'utiles prévisions de rendement selon les méthodes décrites au présent chapitre, comme l'a souligné Miller (1952). Heureusement, tous les stocks ne réagissent pas à l'exploitation par une augmentation du taux de croissance: ceux qui le font semblent habituellement constituer l'espèce dominante de l'habitat d'où ces stocks tirent la majeure partie de leur nourriture (cf. Ricker 1958c).

Si l'on se penche sur l'effet d'un changement de sélectivité qu'exerce un engin ou de limite de taille minimale, s'exerçant concurremment avec l'effet d'un changement du taux de pêche, les changements concomitants de l'ensemble de la biomasse du stock n'en seront pas nécessairement très grands, bien que la distribution des âges puisse se modifier de façon frappante. Dans de telles circonstances, les méthodes décrites au présent chapitre conviendront assez bien, pourvu que l'on puisse bien tenir compte de l'effet du recrutement.

Sous réserve de ces conditions, des calculs de rendement d'équilibre par unité de recrutement ont été proposés par un certain nombre d'auteurs. Généralement le taux de croissance pondérale varie avec l'âge, et le taux de pêche peut également être différent à différents âges ou tailles, surtout durant la phase de recrutement. La

méthode d'approche la plus directe à cet égard sépare la population en intervalles d'âge, de taille ou de temps suffisamment étroits pour que les taux de croissance et de mortalité puissent être considérés constants à l'intérieur de chaque intervalle, sans erreur importante; quant aux statistiques de rendement pour les populations entières, on les obtient en additionnant les résultats de tous les intervalles représentés. On peut encore tenter d'obtenir une seule expression de rendement en appliquant des formules mathématiques à la croissance et à la mortalité, valeurs que l'on combinera ensuite.

Nous limiterons ici l'analyse surtout au rendement en poids des poissons capturés, avec quelque mention du rendement par unité d'effort et de la valeur marchande de la production par kilogramme. Surtout en pêcheries sportives, d'autres caractéristiques de la prise peuvent parfois avoir plus d'importance, par exemple la taille des poissons capturés. Allen (1954, 1955) a traité largement des effets des limites de taille et de captures journalières sur diverses caractéristiques de la prise et du rendement en pêcheries sportives.

Les calculs des genres décrits aux paragraphes qui suivent peuvent être assez laborieux, surtout s'il faut dresser des diagrammes pour indiquer un certain nombre de surfaces entières touchant les cas possibles, chaque diagramme portant sur l'un des types généraux décrits par Baranov (1918, fig. 10), Thompson et Bell (1934, fig. 9) ou Beverton (1953, fig. 2). Pour opération à grande échelle, l'ordinateur est presque indispensable. Toutefois, les valeurs en domaines d'intérêt particulier peuvent être obtenues assez rapidement par calculatrice de table et souvent sans rien d'autre.

10.2 ESTIMATION DU RENDEMENT D'ÉQUILIBRE — MÉTHODE DE THOMPSON ET BELL

La section 1.6.1 décrit la façon de calculer le poids d'une population en combinant la distribution des fréquences d'âge, déterminée empiriquement, avec le poids moyen des poissons des groupes d'âge successifs. L'abondance moyenne (\bar{N}) aux âges successifs peut être calculée d'après les séries appropriées, par exemple celles des expressions (1.18), (1.32) ou (1.33); et chaque \bar{N} sera multiplié par le poids moyen (\bar{w}) du poisson à cet âge, ce qui donne la biomasse moyenne correspondante (\bar{B}). La biomasse du poisson capturé à chaque âge sera alors $F\bar{B}$, tandis que la biomasse qui meurt par causes naturelles sera $M\bar{B}$ (expressions 1.40 et 1.41).

C'est là essentiellement la procédure adoptée par Thompson et Bell (1934, p. 29) dans le calcul du rendement du flétan (*Hippoglossus stenolepis*) dans des conditions d'équilibre, selon différentes combinaisons de mortalité due à la pêche et de mortalité naturelle¹. On peut aussi utiliser cette méthode pour calculer par

¹ Cependant, Thompson et Bell répartissent la mortalité naturelle selon le rapport des taux conditionnels de mortalité m et n , au lieu de F et M , dans le calcul du partage entre mortalité par capture et par causes naturelles. Dans les cas où F et M sont pratiquement égaux, ou lorsque ni l'un ni l'autre n'est vraiment grand, $m:n$ constitue une bonne approximation de $F:M$, mais il est tout aussi simple d'employer le rapport exact.

approches successives l'une ou les deux valeurs suivantes : (1) la valeur de F qui produit le rendement maximal (en poids) pour une valeur donnée de M , et (2) la valeur de F qui produit le rendement maximal pour une valeur donnée de Z .

Cette méthode ne tient pas compte de l'effet direct de la pêche sur le poids moyen des poissons capturés à chaque âge. Quel que soit le moment du recrutement, si croissance et pêche sont concurrentes, il s'ensuit que plus le taux de pêche est élevé, plus la taille moyenne (durant la saison de pêche) d'un poisson d'âge donné sera petite, étant donné que plus de sujets seront capturés tôt dans la saison, avant que la croissance ne se soit fait beaucoup sentir. Cependant, la méthode est utile en ce qu'elle permet de s'orienter.

Les premiers calculs complets de ce type sont ceux de Nesbit (1943) qui décrit capture et structure de populations chez le bar d'Amérique (*Morone saxatilis*), le flétan et le grand corégone (*Coregonus clupeaformis*) pour toutes les combinaisons d'une série de valeurs de mortalité naturelle, mortalité due à la pêche et âge de recrutement. Les courbes de Tester (1953) sont aussi d'un très grand intérêt : elles indiquent la variation du rendement d'équilibre par unité de poids des recrues, variation qui se produit en fonction du changement de taux de pêche et du changement de taux de mortalité naturelle, pour trois types différents de relations poids-âge. De plus, Clayden (1972) utilisa récemment ce modèle de rendement et l'inséra dans un programme machine pour simuler les changements de rendements de la morue franche (*Gadus morhua*) en Atlantique nord.

EXEMPLE 10.1 CALCUL DES RENDEMENTS D'ÉQUILIBRE À DIFFÉRENTS NIVEAUX D'EFFORT DE PÊCHE D'APRÈS MÉTHODE DE THOMPSON ET BELL (d'après Ricker 1958a).

Une population est caractérisée par un taux instantané de mortalité naturelle de $M = 0,35$ et par la distribution des poids moyens individuels aux âges successifs qui apparaît à la colonne 2 du tableau 10.1. Si la pêche agit concurrentement avec la mortalité naturelle, quel taux de pêche donne le rendement maximal?

Le calcul d'un taux de pêche $F = 0,5$ figure aux colonnes 3 à 6 du tableau 10.1. La somme du taux instantané de mortalité naturelle et du taux de pêche est de $0,35 + 0,50 = 0,85 (= Z)$, ce qui détermine un taux de survie de $S = 0,427$ (appendice I). Un stock de 1 000 poissons présents au début de l'âge 3 est réduit à 427 en un an, à 182 l'année suivante et ainsi de suite. On détermine par soustraction, chaque année, le total des mortalités, et on est redevable à la pêcherie de $0,5/0,85$ ou 58,8% de ce total (colonne 5). Ces chiffres, multipliés par le poids moyen à chaque âge, indiquent les retraits figurant à la colonne 6. Le total est de 2 508 kg pour 1 000 recrues allant jusqu'à l'âge 3, résultat exact à 25 kg près.

Des calculs identiques pour d'autres taux de pêche donnent les résultats indiqués au tableau 10.2. Le rendement maximal semble être réalisé avec un taux de pêche légèrement supérieur à 0,5. Toutefois, la conclusion importante serait qu'il existe une gamme étendue de valeurs de F au-dessus desquelles le rendement varie peu : entre 0,35 et 0,8, en effet, il ne se produit aucun changement significatif.

TABLEAU 10.1 Calcul des survivants et du rendement annuel à partir d'un recrutement de 1 000 poissons au début de l'âge 3, dans des conditions d'équilibre. Le taux instantané de mortalité naturelle est de 0,35; de pêche, 0,50. La colonne 2 indique les poids individuels à chaque âge.

1	2	3	4	5	6
Âge	Poids moyen (kg)	Population initiale (pièces)	Mortalités (pièces)	Capture (pièces)	Rendement (kg)
		1 000			
3	1,86	427	573	337	626
4	5,53	182	245	144	798
5	8,80	78	104	61	535
6	10,96	33	45	26	286
7	12,28	14	19	11	136
8	13,60	6	8	5	68
9+	(14,5)		6	4	59
Totaux		1 745	1 000	588	2 508

Bien que le poids total capturé ne varie pas beaucoup, la biomasse du stock et par conséquent la capture par unité d'effort ainsi que la taille moyenne du poisson capturé sont très différentes aux différents niveaux de F indiqués au tableau 10.2 (voir aussi section 10.8). L'un ou l'autre de ces taux peut déterminer en grande partie le genre de réglementation le plus approprié, en raison du type de pêcherie en cause et de la valeur commerciale ou esthétique du poisson de différentes tailles.

TABLEAU 10.2 Capture et rendement par 1 000 recrues, à différents taux de pêche, de la population du tableau 10.1. En plus, le poids moyen d'un poisson capturé (en kg) et le rendement (en poids) par unité d'effort de pêche, selon échelle arbitraire (effort considéré proportionnel au taux de pêche).

1	2	3	4	5
Taux de pêche (F)	Capture (pièces)	Rendement (kg)	Poids moyen d'un poisson (kg)	Rendement par unité d'effort
0,2	363	2 090	5,76	100
0,35	500	2 440	4,85	67
0,5	588	2 510	4,27	48
0,65	650	2 450	3,77	36
0,8	695	2 390	3,45	29

10.3 ESTIMATION DU RENDEMENT D'ÉQUILIBRE — MÉTHODE DE RICKER

10.3.1 CALCULS. Les mécanismes d'un équilibrage direct du taux de croissance par rapport au taux de mortalité, dans le calcul d'un changement net de la masse d'une classe d'âge, furent présentés section 1.6.3. En appliquant la méthode à toute une population, la vie du poisson doit être divisée en périodes conçues de telle sorte que ni le taux de croissance ni celui de mortalité ne changent très rapidement au sein de l'une ou l'autre de ces périodes.

L'estimation combinée du rendement d'équilibre (Y_E) sous certaines conditions peut être représentée par l'expression ci-après, dérivée de (1.40) :

$$Y_E = \sum_{t=t_R}^{t=t_\lambda} F_t \bar{B}_t \quad (10.1)$$

où t représente intervalles ou périodes successifs (non nécessairement d'égale longueur) de la vie du poisson, t_R la première période sous considération et t_λ la dernière (ordinairement la dernière période durant laquelle une capture appréciable est réalisée). Les autres symboles apparaissent section 1.3.

L'estimation la plus facile et la plus utile du poids moyen d'un stock \bar{B} est la moyenne arithmétique de la valeur initiale et finale de B pour chaque intervalle. Désignant le poids du stock au début et à la fin de l'intervalle t par B_t et B_{t+1} , cette moyenne sera :

$$\bar{B}_t = \frac{B_t + B_{t+1}}{2} = \frac{B_t(1 + e^{G_t - Z_t})}{2} \quad (10.2)$$

Par conséquent, le rendement sera égal à :

$$Y_E = \sum_{t=t_R}^{t=t_\lambda} \left(\frac{F_t B_t [1 + e^{G_t - Z_t}]}{2} \right) \quad (10.3)$$

Si un stock devait augmenter ou diminuer de manière strictement exponentielle, son abondance moyenne au cours de n'importe quel intervalle t ne serait pas la moyenne arithmétique (10.2), mais plutôt l'expression (1.38), laquelle peut ici s'inscrire de la façon suivante :

$$\bar{B}_t = \frac{B_t(e^{G_t - Z_t} - 1)}{G_t - Z_t} \quad (10.4)$$

Les valeurs de cette équation peuvent être facilement déterminées, puisque le facteur $(e^{G_t - Z_t} - 1)/(G_t - Z_t)$ figure à l'appendice I : la colonne 5 indique sa valeur pour les valeurs positives de $G_t - Z_t$ et la colonne 4 pour les valeurs négatives, $G_t - Z_t$ étant égal à Z de la colonne 1. Cependant, surtout parce que le taux de croissance diminue tout au long de l'existence d'un poisson, un graphe

de l'ensemble d'une classe d'âge en fonction du temps tend à être convexe (en forme de dôme) avec « queue » sur la droite, tandis que les segments exponentiels utilisés comme approche sont tous concaves. Même l'extrémité, qui est concave vers le haut, l'est moins que les segments exponentiels individuels (fig. 10.1). Il en résulte que la moyenne arithmétique de la valeur initiale et finale de chacun de ces segments constitue une moyenne quelque peu meilleure à utiliser que l'équation (10.4). Dans la pratique, lorsque la vie du poisson est divisée en intervalles de longueur appropriée, il y a peu de différence entre (10.4) et la moyenne arithmétique de chaque intervalle.

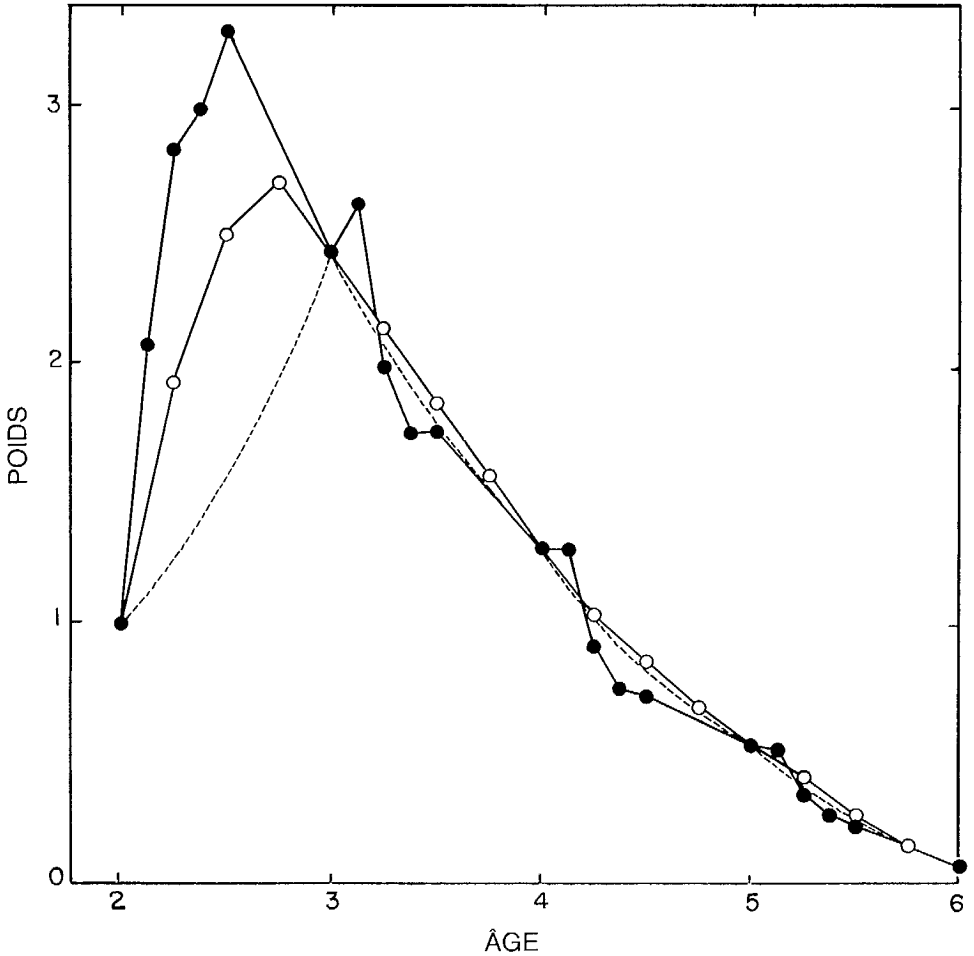


FIG. 10.1 Évolution du poids d'une classe d'âge dans la population du tableau 10.3 (cercles pleins) et du tableau 10.4 (cercles vides). La ligne pointillée comprend les segments consécutifs des courbes exponentielles obtenues par des calculs dérivés du taux instantané net d'augmentation ou de diminution à chaque année complète.

Les formules ci-dessus camouflent plutôt la simplicité de la méthode, ce qui est illustré à l'exemple 10.2. Les calculs y sont exécutés sous forme de tableau et

s'avèrent extrêmement flexibles. Les différences en fonction de l'âge du taux de croissance, du taux de pêche et du taux de mortalité naturelle, les différentes limites de taille minimale ainsi que les différentes distributions saisonnières de croissance, pêche et mortalité naturelle : tout cela peut être l'objet d'un examen facile et direct. De plus, il n'y a pas lieu de se préoccuper de savoir si la croissance répond à quelque loi particulière, ou si la valeur de b dans la relation poids-longueur est soumise à une restriction quelconque.

Si les calculs doivent être faits à la main, on peut en réduire les étapes en divisant la vie du poisson en intervalles (t) de différentes longueurs. Aux âges où F ou G changent rapidement, il pourra être souhaitable de rendre cet intervalle aussi court qu'un mois ou deux², mais si ces paramètres sont relativement stables, une année ou même plusieurs pourront constituer une division suffisamment petite.

10.3.2 CALCULS À L'ORDINATEUR. Pour calcul à la machine, il y a les programmes Fortran de Paulik et Bayliff (1967), applicables à la fois à la méthode par moyenne arithmétique (au moyen de l'équation 10.2) ou par moyenne exponentielle (équation 10.4). Le meilleur système est d'utiliser un seul bref intervalle étalon, par exemple un mois, un demi-mois ou un dixième d'année, ce qui élimine toute différence appréciable entre la moyenne de l'échantillon et l'une ou l'autre des moyennes précédentes à tous les stades de vie. On peut se procurer ces programmes auprès de la station de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada, à Nanaimo; voir également le programme FRG-708 de L.E. Gales dans Abramson (1971).

10.3.3 CALCUL DE LA MEILLEURE TAILLE MINIMALE. Une importante fonction des calculs de ce genre est de découvrir la *limite de taille minimale* fournissant le maximum de rendement à partir d'un poids donné de recrues. Nous avons défini *taille critique* comme celle où taux instantanés de croissance et de mortalité naturelle sont égaux (section 1.6.4). À ce moment et à cette taille, la classe d'âge atteint sa masse maximale. Si la progéniture pouvait toute être récoltée d'un coup, ce serait le meilleur temps de le faire. Toutefois, la récolte instantanée n'est praticable que dans les établissements piscicoles, où l'on peut assécher un étang et en prélever tous les poissons. Si la récolte doit s'étaler sur une période de temps, il se produit une perte de rendement. On devrait viser à maintenir ces pertes au minimum; on y arrive en capturant quelques-uns des poissons au temps où ils sont de taille inférieure à la taille critique et d'autres quand ils sont à une taille supérieure. Plus le taux de pêche est faible, plus grande sera la gamme des tailles à capturer (Ricker 1945c), donc plus petite devrait être la limite de taille minimale.

10.3.4 INCIDENCE SAISONNIÈRE DE MORTALITÉ NATURELLE. Dans les calculs de rendement de tous genres, un souci mineur persistant provient du manque (habituel) d'information quant au temps où la mortalité naturelle se produit. Il est

² Dans un calcul analogue de la production (au sens d'Ivlev) de fingerlings de saumon, Ricker et Foerster (1948) adoptèrent des intervalles d'un demi-mois, pendant que les poissons étaient très petits et que les taux de croissance et de mortalité naturelle changeaient tous deux très rapidement.

bon d'examiner là-dessus une ou plusieurs possibilités et de voir la différence dans les résultats obtenus. Si la pêcherie se limite à une courte saison, on peut par exemple supposer à toute fin pratique qu'il n'y eut pas de mortalité naturelle durant la saison de pêche. Dans le cas d'une plus longue saison, le taux instantané de mortalité naturelle peut être divisé en proportion de la période de temps en cause, une partie en étant associée au taux de pêche, et le reste agissant par soi-même.

EXEMPLE 10.2 RENDEMENT D'ÉQUILIBRE, PAR UNITÉ DE RECRUTEMENT, DES CRAPETS ARLEQUINS DU LAC MUSKELLUNGE, INDIANA (d'après Ricker 1958a).

Le tableau 10.3 présente les données concernant le stock de *Lepomis macrochirus* du lac Muskellunge. (Croissance et mortalité naturelle furent déterminées à partir d'échantillons prélevés et d'expériences effectuées en 1941–1942; toutefois, le niveau de pêche indiqué est celui que l'on a cru caractéristique de 1939–1940, avant que la pêche ne diminue en raison de la guerre.) La croissance des poissons fut déterminée par les écailles. Les longueurs moyennes calculées furent interpolées sur une courbe lisse à intervalles d'un quart d'année et converties en poids en utilisant la « classe d'âge b » (b' de l'équation 9.4). L'« année » dans ce cas est l'année de croissance, laquelle est censée durer 6 mois, soit du 1^{er} mai environ, quand de nouveaux circoli commencent à apparaître sur les écailles, jusqu'à fin novembre, quand le lac s'est bien refroidi. Ainsi, les quarts d'année de la courbe de croissance représentent en réalité $\frac{1}{4}$ d'année astronomique. Longueurs et poids figurent aux colonnes 3 et 4 du tableau 10.3 sur cette base, le 1^{er} mai étant considéré début de l'année. La colonne 5 représente le logarithme naturel du poids, et la différence entre les logarithmes naturels de deux valeurs voisines représente le taux instantané de croissance durant l'intervalle en cause (colonne 6).

La pêche dans le lac Muskellunge se déroula presque entièrement durant la période allant du 16 juin au 15 septembre; les observations relevées en 1941 révèlent que 66% du total des heures de cannes à pêche se situaient entre le 16 juin et le 31 juillet, et que 34% se déroulaient plus tard. (À cette époque, la période allant du 1^{er} mai au 15 juin était fermée à la pêche.) Par conséquent, sur un taux de pêche total de 0,5, 0,33 va au deuxième huitième de l'année et 0,17 au troisième (colonne 8). Dans l'année de recrutement, peu de sujets d'âge 2 seraient assez grands pour être capturés durant le deuxième huitième, mais presque tous seraient vulnérables à la fin du troisième huitième, et les valeurs de F sont ajustées en conséquence.

On estime que la mortalité naturelle égale environ 0,6, d'après études de l'étiquetage et de la composition par âge (Ricker 1945a). On a d'ailleurs des raisons de croire que cette mortalité naturelle est pour le moins assez uniformément répartie sur toute l'année; et on la trouve ici répartie également : 0,075 étant affecté à chacun des quatre huitièmes de l'été et 0,3 à la moitié de l'hiver (colonne 7). À l'âge 5, la mortalité naturelle devient progressivement croissante car les poissons plus âgés sont relativement plus rares.

La colonne 9 est la résultante de la croissance et de l'ensemble de la mortalité : i.e. $(G - M - F)$ ou $(G - Z)$. D'où l'on obtient un « facteur de changement » égal à e^{G-Z} , que l'on pourra obtenir par toute table exponentielle ou à l'appendice I

(colonne 12 quand $G - Z$ est positif, colonne 2 quand il est négatif). Dans la colonne 11 du tableau 10.3, sont calculés les poids successifs d'une population, débutant par un poids arbitraire de 1 000 kg (fig. 10.1). La colonne 12 donne la moyenne arithmétique des tailles adjacentes du stock, et dans la colonne 13 ces chiffres sont multipliés par F pour donner le rendement obtenu durant chaque intervalle. Le calcul des colonnes 12 et 13 n'est nécessaire que pour les intervalles où il y eut pêche.

On peut procéder à une vérification facile en additionnant les taux instantanés pour chaque année, ou pour la série entière et en comparant avec les chiffres correspondants de la colonne 11. Par exemple, le grand total $G - Z$ est de $-2, 690$, et $1\ 000e^{-2,69} = 68$, comme dans la colonne 11.

Le total de la colonne 13 indique que 2,29 kg de crapets arlequins sont capturés dans le lac pour chaque kilo de recrues d'âge 2. (Les poissons d'âge 6 et plus n'ajouteraient pas beaucoup à ceci.)

Parmi les nombreuses variations des conditions du tableau 10.3 pouvant être étudiées, nous ne mentionnons ici que la possibilité de permettre la pêche durant la période du 1^{er} mai au 15 juin. Quels seraient les effets de cette ouverture sur le rendement? En l'absence de toute augmentation de l'effort de pêche total, une distribution plausible des taux de pêche dans ces nouvelles conditions pourrait être respectivement de 0,15, 0,20 et 0,15 pendant les trois premiers huitièmes de l'année biologique pour les poissons entièrement recrutés. (La distribution réelle, certes, dépendrait des pêcheurs mêmes.) Portés dans un tableau du genre de 10.3, ces taux n'indiquent pratiquement aucun changement du rendement par unité de recrutement. Dans la pratique, cependant, l'ouverture de la saison de printemps accroîtrait sans doute l'ensemble de l'effort de pêche pour l'année, et ceci produit une certaine augmentation du rendement d'équilibre calculé (cf. exemple 10.3).

EXEMPLE 10.3 RENDEMENT D'ÉQUILIBRE QUAND LA PÊCHE EST CENSÉE AGIR À L'ANNÉE LONGUE. EFFETS D'UNE VARIATION DE TAILLE MINIMALE ET DE TAUX DE PÊCHE GLOBAL (d'après Ricker 1958a).

Dans un précédent traitement des données, à l'exemple 10.2, il était admis que mortalité due à la pêche et mortalité naturelle agissaient à un taux instantané uniforme tout au long de l'année (Ricker 1945c); la croissance n'était pas considérée uniforme, mais le taux instantané décroissant était réparti entre les quatre *trimestres* de l'année statistique (au lieu des premiers quatre huitièmes). Le tableau 10.4 est le fruit de calculs élaborés sur cette base³. Les mêmes taux instantanés de croissance, de pêche et de mortalité naturelle sont utilisés chaque année, mais le rendement calculé est moindre : 1,98 kg par kilogramme de recrues, plutôt que 2,29 kg. On voit à la figure 10.1 la raison de cette différence : le tableau 10.3 permet au grand excédent de croissance sur la mortalité qui se manifeste au printemps (du 1^{er} mai au 15 juin) d'élever le stock à un haut niveau, et c'est à ce haut niveau que la pêche agit sur lui ; on note également que $\frac{3}{8}$ de la mortalité naturelle se produit

³ Il y a différences mineures dans les calculs antérieurs, notamment le fait que la croissance était estimée en prenant les tangentes aux années entières, aux semestres et aux trimestres. Par conséquent, le tableau 10.4 du présent bulletin n'est pas directement comparable au tableau I de Ricker (1945c).

TABLEAU 10.3 Taux instantanés de croissance (G), mortalité naturelle (M) et mortalité par pêche (F) des crapets arlequins du lac Muskellunge, répartis selon leur occurrence saisonnière observée ou (dans le cas de F) hypothétique; et calcul du rendement d'équilibre, au cours de saisons successives, par 1 000 kg de recrues d'âge 2.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Date	Âge (années)	Longueur à la fourche (mm)	Poids (g)	$\log_e(\text{poids})$	G	M	F	G-F-M	Facteur de chan- gement de poids	Poids du stock (kg)	Poids moyen (kg)	Rendement
1 mai	2	95	13	2,56	0,81	0,075	0	+0,735	2,086	1 000		
16 juin	2 $\frac{1}{8}$	109	29	3,37	0,41	0,075	0,04	+0,295	1,343	2 086	2 444	98
1 août	2 $\frac{1}{4}$	122	44	3,78	0,28	0,075	0,14	+0,065	1,067	2 801	2 894	405
15 sept.	2 $\frac{3}{8}$	135	58	4,06	0,17	0,075	0	+0,095	1,100	2 988		
1 nov.	2 $\frac{1}{2}$	145	69	4,23	0	0,300	0	-0,300	0,741	3 287		
1 mai	3	145	69	4,23	0,15	0,075	0	+0,075	1,078	2 435		
16 juin	3 $\frac{1}{8}$	153	80	4,38	0,13	0,075	0,33	-0,275	0,760	2 625	2 310	762
1 août	3 $\frac{1}{4}$	160	91	4,51	0,11	0,075	0,17	-0,135	0,874	1 995	1 870	318
16 sept.	3 $\frac{3}{8}$	165	101	4,62	0,08	0,075	0	+0,005	1,005	1 744		
1 nov.	3 $\frac{1}{2}$	170	110	4,70	0	0,300	0	-0,300	0,741	1 752		
1 mai	4	170	110	4,70	0,07	0,075	0	-0,005	0,995	1 297		
16 juin	4 $\frac{1}{8}$	175	118	4,77	0,07	0,075	0,33	-0,335	0,715	1 291	1 107	365
1 août	4 $\frac{1}{4}$	178	125	4,84	0,05	0,075	0,17	-0,195	0,823	923	841	143

16 sept.	4 $\frac{3}{8}$	182	131	4,89							759		
1 nov.	4 $\frac{1}{2}$	185	137	4,93	0,04	0,075	0	-0,035	0,966		734		
1 mai	5	185	137	4,93	0	0,300	0	-0,300	0,741		544		
16 juin	5 $\frac{1}{8}$	188	143	4,97	0,04	0,075	0	-0,035	0,966		525		
1 août	5 $\frac{1}{4}$	191	148	5,00	0,03	0,105	0,33	-0,405	0,667		350	438	144
16 sept.	5 $\frac{3}{8}$	193	153	5,04	0,04	0,140	0,17	-0,270	0,763		267	308	52
1 nov.	5 $\frac{1}{2}$	195	158	5,07	0,03	0,200	0	-0,170	0,844		226		
1 mai	6	195	158	5,07	0	1,200	0	-1,200	0,301		68		
Totaux					2,51	3,52	1,68	-2,690					2 287

une fois la pêche terminée pour l'année. Au tableau 10.4, par contre, on fait entrer en jeu mortalité par pêche et mortalité naturelle au maximum dès le commencement de l'année (pour les âges pleinement recrutés).

Dans certains cas, cependant, le manque à utiliser la répartition saisonnière réelle de ces différents facteurs n'est pas important. Le niveau absolu de rendement obtenu, par unité de recrutement, pourra alors être quelque peu fictif; mais les *changements* à ce niveau seront relativement assez précis et pourront fournir la plus grande partie de l'information nécessaire. Des calculs comme ceux du tableau 10.4 notamment conviennent parfaitement à l'étude des effets d'une augmentation ou diminution globale du taux de pêche et servent assez bien dans l'étude des changements de la taille minimale, bien que le tableau 10.3, plus réaliste, soit tout aussi facile à dresser.

Pour évaluer les rendements d'après une variété de limites de taille, il n'est pas nécessaire de répéter chaque fois tout le calcul du tableau 10.3 ou 10.4⁴. Supposons par exemple qu'on examine au tableau 10.3 l'effet d'une taille limite qui protégerait tous les poissons d'âge 2. Alors, les valeurs de F entre l'âge $2\frac{1}{8}$ et $2\frac{3}{8}$ deviennent zéro, et on note des changements correspondants aux colonnes 9 à 11. Le rendement à cet âge est naturellement zéro. Le nouveau régime permet la survie jusqu'à l'âge $2\frac{3}{8}$ de 3 574 unités de poids de stock ($= 1\ 000e^{1.275}$) au lieu des 2 988 apparaissant au tableau. Toutefois, à partir de cet âge en montant, ces poissons sont soumis aux mêmes conditions que précédemment; ainsi le nouveau rendement sera de $3\ 574/2\ 988$ ou 1,196 fois l'ancien rendement des poissons d'âge 3 et plus, c'est-à-dire $1,196 \times 1\ 784 = 2\ 134$ unité de poids. Par conséquent, le changement proposé diminuerait de 7% (de 2 287 à 2 134) le rendement par unité de poids des recrues.

Ricker (1945c) a étudié les changements du taux de pêche et de la taille minimale des crapets arlequins du lac Muskellunge, par un calcul similaire à celui du tableau 10.4. En plus de $F = 50\%$ (applicable pour 1939-1940) il y eut également $F = 30\%$, ce qui était proche du taux de pêche de 1942 dans ce lac, ainsi que la valeur plutôt forte de $F = 100\%$. Ce dernier chiffre est une extrapolation assez extrême à partir des données observées mais fut inclus à titre d'exemple. Les rendements relatifs pour ces trois différents taux de pêche et pour six tailles minimales différentes étaient les suivants :

Longueur à la fourche minimale <i>mm</i>	Taux de pêche		
	0,3	0,5	1,0
102	76	96	110
116	77	99	120
122	76	100	125
128	75	99	128
140	71	95	125
149	65	88	119

⁴ Pour un exemple de ce type de calcul, voir colonnes 9 à 11 du tableau 8 de Chatwin (1959).

TABLEAU 10.4 Taux instantanés de croissance (G), de mortalité naturelle (M) et de mortalité par pêche des crapets arlequins du lac Muskellunge. Par contraste avec le tableau 10.3, mortalité par pêche et mortalité naturelle sont toutes deux également réparties au long de l'année, alors que la croissance s'étend sur toute l'année, mais à un taux distinct pour chaque trimestre; les sommes de G, M et F sont toutefois identiques dans les deux tableaux. Le recrutement se produit surtout entre les âges 2,5 et 2,75, intervalle auquel on attribue une valeur réduite de F. (La limite légale de taille était de 122 mm, longueur à la fourche, mais les pêcheurs n'acceptèrent pas d'emblée ces poissons.)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Âge	Longueur moyenne (mm)	Poids moyen (g)	G	M	F	G-F-M	Facteur de chan- gement de poids	Poids du stock (kg)	Poids moyen (kg)	Rende- ment (kg)
2	95	13						1 000		
2¼	109	29	0,81	,15	0	+,660	1,935	1 935		
2½	122	44	0,41	,15	0	+,260	1,297	2 510	2 608	143
2¾	135	58	0,28	,15	,055	+,075	1,078	2 705	2 572	321
3	145	69	0,17	,15	,125	-,105	0,901	2 438	2 294	287
3¼	153	80	0,15	,15	,125	-,125	0,883	2 152	2 007	251
3½	160	91	0,13	,15	,125	-,145	0,865	1 862	1 720	215
3¾	165	101	0,11	,15	,125	-,165	0,848	1 579	1 439	180
4	170	110	0,08	,15	,125	-,195	0,823	1 299	1 179	147
4¼	175	118	0,07	,15	,125	-,205	0,815	1 059	961	120
4½	178	125	0,07	,15	,125	-,205	0,815	863	776	97
4¾	182	131	0,05	,15	,125	-,225	0,798	689	616	77
5	185	137	0,04	,15	,125	-,235	0,790	544	480	60
5¼	188	143	0,04	,18	,125	-,265	0,767	417	344	43
5½	191	148	0,03	,34	,125	-,435	0,647	270	210	26
5¾	193	153	0,04	,50	,125	-,585	0,557	150	109	14
6	195	158	0,03	,70	,125	-,795	0,452	68		
Total			2,51	3,52	1,68	-2,690				1 981

Les rendements indiqués se rapportent aux conditions de 1939–1940, ($F = 0,5$), que l'on prend pour 100. Or, il arriva que la limite de taille optimale ou « eumétrique » propre à fournir le rendement maximal des recrues au taux de pêche de 1939–1940 était environ la taille minimale légale de l'époque. Pour la pêche réduite des années de guerre ($F = 0,3$), la meilleure taille limite aurait été quelque peu inférieure, et pour tout taux de pêche nettement supérieur à 0,5, le meilleur minimum serait quelque peu supérieur à 122 mm (longueur totale de 5 pouces).

Toutefois, ce qui présente le plus d'intérêt c'est la *similitude* assez proche des rendements calculés pour chaque taux de pêche. Par exemple, avec des minima situés entre 102 à 140 mm, pour $F = 0,5$, le rendement n'est jamais inférieur à 95% du maximum. La même stabilité s'est révélée dans des calculs parallèles (selon cette méthode ou d'autres) pour la plupart des autres pêcheries examinées à ce jour, et ceci entraîne un certain nombre de conséquences. *Premièrement*, il existe une marge considérable d'erreurs dans les données servant à calculer la taille minimale. *Deuxièmement*, il n'est évidemment pas important de déterminer la taille minimale optimale exacte pour rendement maximal. *Troisièmement*, si l'on savait qu'une taille minimale donnée soit la meilleure pour régler l'abondance du stock de façon à obtenir un recrutement optimal, on pourrait en arriver à un ajustement considérable de ce minimum qui satisfasse à cette condition sans sacrifier aucune fraction importante du rendement provenant de quelque recrue que ce soit. *Quatrièmement*, si taille individuelle des poissons capturés, ou capture par unité d'effort sont des points importants pour la pêcherie, l'un ou l'autre de ces facteurs peut être favorisé à un haut degré par la réglementation, sans perte importante de rendement. *Cinquièmement*, si la taille minimale doit être définie comme celle qu'une certaine maille de filet capturera plutôt que comme limite fixe établie d'après mensuration de poissons individuels, cette méthode sera ordinairement presque aussi efficace qu'une taille rigoureusement tranchée (bien que le sort des poissons rejetés doive être pris en considération, que ceux-ci survivent ou non). *Finalement*, s'il est souhaitable qu'une norme minimale s'applique à plusieurs nappes d'eau, ou même à différentes espèces de poissons pour lesquelles les minima optimaux sont différents, on y arrivera sans trop sacrifier au rendement, à la condition que ces optima ne soient pas *trop* différents.

10.4 ESTIMATION DU RENDEMENT D'ÉQUILIBRE — MÉTHODE DE BARANOV

10.4.1 THÉORIE ET CALCULS. Baranov (1918, p. 92) a mis au point des équations de rendement applicables aux stocks de poissons chez lesquels l'augmentation moyenne de longueur était identique au cours d'années successives pour les sujets de taille commerciale, et le poids proportionnel au cube de la longueur. Afin de faciliter la combinaison de la croissance et de la mortalité en une même équation, on exprime le taux instantané de mortalité totale en termes de l'unité de temps à l'intérieur de laquelle le poisson croît d'une unité de longueur, de sorte qu'effectivement, la longueur puisse servir de mesure du temps. Les symboles suivants sont utilisés :

l longueur du poisson, en centimètres par exemple

- d augmentation annuelle de longueur d'un poisson, dans la même unité que l
- Z/d taux instantané de diminution en nombre d'une classe d'âge par rapport à l'intervalle de temps où elle croît d'une unité de longueur ($Z/d = K$ de Baranov)
- L longueur d'un poisson au recrutement
- a constante telle que le poids moyen (w) d'un poisson d'une longueur donnée l soit égal à al^3 ($a = w$ de Baranov)
- R nombre des poissons recrutés annuellement à la longueur L , le recrutement se faisant à un taux absolu constant l'année durant
- N'_0 constante; Baranov la décrit comme nombre hypothétique des poissons qui auraient existé au temps où $l = 0$ si le taux de mortalité Z était demeuré constant depuis ce temps (N'_0 n'est pas utilisé dans des calculs réels)

D'après ces définitions, le nombre des recrues de longueur L dans chaque intervalle l/d d'une année est :

$$\frac{R}{d} = N'_0 e^{-LZ/d} \quad (10.5)$$

Baranov démontre avec un argument similaire à ceux de la section 1.5.6 que le nombre des poissons de taille commerciale au sein d'une population stable est :

$$\bar{N} = \int_{l=L}^{l=\infty} N'_0 e^{-lZ/d} dl = \frac{N'_0 e^{-LZ/d}}{Z/d} = \frac{R}{Z} \quad (10.6)$$

Cette expression est identique à (1.32).

Le poids de la population commerciale est :

$$\begin{aligned} \bar{B} &= \int_{l=L}^{l=\infty} N'_0 a l^3 e^{-lZ/d} dl \\ &= \frac{a L^3 N'_0 e^{-LZ/d}}{Z/d} \left(1 + \frac{3}{LZ/d} + \frac{6}{(LZ/d)^2} + \frac{6}{(LZ/d)^3} \right) \end{aligned} \quad (10.7)$$

Le facteur d'intégration qui apparaît entre parenthèses peut, pour plus de commodité, être désigné par la lettre Q (q de Baranov) :

$$Q = 1 + \frac{3}{LZ/d} + \frac{6}{(LZ/d)^2} + \frac{6}{(LZ/d)^3} \quad (10.8)$$

Comparant avec (10.6), une nouvelle présentation de (10.7) est :

$$\bar{B} = aL^3\bar{N}Q \quad (10.9)$$

Nous pouvons arranger de nouveau (10.9) et écrire (10.8) comme suit :

$$Q = \frac{\bar{B}/\bar{N}}{aL^3} \quad (10.10)$$

Le numérateur du côté droit de (10.10) est le poids moyen d'un poisson dans la population, tandis que le dénominateur est le poids d'une recrue. Donc Q est un facteur qui reflète le gain pondéral réalisé par un poisson moyen depuis son recrutement jusqu'à sa mort.

Le poids moyen du stock commercial (10.7) peut également être inscrit en fonction du recrutement R :

$$\bar{B} = \frac{RaL^3Q}{Z} \quad (10.11)$$

Une fois la population moyenne présente déterminée en nombre et en poids (expressions 10.6 et 10.11), on pourra obtenir la capture d'une année en multipliant ces valeurs par le taux de pêche F :

$$\text{Capture en nombre} = C = F\bar{N} = \frac{FR}{Z} \quad (10.12)$$

$$\text{Rendement en poids} = Y = F\bar{B} = \frac{FRaL^3Q}{Z} = CaL^3Q \quad (10.13)$$

L'expression (10.13) se prête bien à l'analyse des effets d'un changement de taux de pêche (F) ou d'effectif du stock au temps du recrutement (L). Baranov illustre l'effet du premier, figure 10, et du second, figure 11.

10.4.2 RESTRICTIONS. Les hypothèses qui sous-tendent la méthode de Baranov sont plutôt restrictives comparées à celles de la section 10.3. Certaines des difficultés soulevées sont les suivantes :

1° Au sein de certaines populations, les accroissements de longueur ne demeurent pas constants, fût-ce approximativement, sur la gamme principale de tailles commerciales.

2° Chez certains poissons, l'exposant de la relation longueur-poids dévie considérablement de 3.

3° Il n'y a pas de flexibilité touchant la mortalité : toutes les générations recrutées doivent être considérées comme sujettes aux mêmes lourdes attaques, de la part de l'homme ou d'ennemis naturels.

4° Ordinairement, le poisson ne devient pas soudainement vulnérable dès l'atteinte d'une taille particulière ; sa vulnérabilité augmente plutôt sur une gamme

de tailles et d'âges, gamme qui en certains cas occupe plusieurs années. On peut minimiser cette difficulté en faisant de L le point médian de la gamme de vulnérabilité croissante ; mais souvent cette valeur médiane n'est pas facile à fixer et, de toute manière, il peut être nécessaire de déterminer le taux de pêche pour chaque année de recrutement.

En dépit de ces inconvénients, la méthode de Baranov est d'application facile et rapide et peut se révéler très utile surtout quand on ne se penche que sur les effets de petites déviations aux conditions normales. Dans ce contexte, les calculs relatifs aux grands écarts seront habituellement d'application douteuse, quelle que soit la méthode adoptée.

EXEMPLE 10.4 POPULATION ET CAPTURE DE PLIE DE LA MER DU NORD À DIVERS TAUX DE PÊCHE ET DE MORTALITÉ NATURELLE D'APRÈS MÉTHODE DE BARANOV (d'après Ricker 1958 modifié).

Baranov appliqua sa méthode à la plie de la mer du Nord (*Pleuronectes platessa*) vers 1906, mais les données ici présentées se rapportent à de plus récentes conditions signalées par Beverton (1954, p. 97, 158a-c). La croissance en longueur de la plie n'est pas en réalité linéaire, mais n'en est pas loin aux âges 5 à 10, qui fournissent le gros de la capture : l'accroissement est en moyenne de 3,0 cm par année durant ce laps de temps. Examinons d'abord la situation où la mortalité naturelle M est de 0,163 et la mortalité due à la pêche F de 0,665 (estimations de Beverton), d'où $Z = 0,828$. Nous avons :

$$\begin{aligned}d &= 3,0 \text{ cm/an} \\Z/d &= 0,828/3,0 = 0,276 \\L &= 25,2 \text{ cm (longueur moyenne au recrutement)} \\LZ/d &= 6,95 \\aL^3 &= 143,4 \text{ g (poids moyen au recrutement)} \\a &= 0,00892\end{aligned}$$

D'après (10.8) nous calculons :

$$Q = 1 + \frac{3}{6,95} + \frac{6}{6,95^2} + \frac{6}{6,95^3} = 1,574$$

Un poisson moyen a donc une chance d'augmenter de poids de 57%, après recrutement et avant capture ou mortalité. Si R est le nombre *annuel* des recrues, le *poids* moyen du stock présent sera, d'après (10.11) :

$$\bar{B} = R \times \frac{143,4}{0,828} \times 1,574 = 273R \text{ grammes}$$

ou 273 fois le nombre annuel de recrues de 25,2 cm. Le rendement d'après (10.13) est :

$$Y = 0,665 \times 273R = 182R \text{ grammes}$$

c'est-à-dire 182 fois le nombre annuel des recrues.

Pour examiner l'effet sur le rendement de l'adoption d'autres tailles moyennes de recrutement (obtenues par autres grandeurs de mailles de filet), on fera les ajustements appropriés en L , aL^3 et LZ/d . Utilisant toujours $F = 0,665$ et $Z = 0,828$, on peut dresser le tableau suivant :

1° Longueur moyenne au recrutement, en cm (L)	15	20	25,2	30	40
2° Poids moyen au recrutement, en grammes (aL^3)	30,1	71,4	143,4	241	571
3° LZ/d	4,14	5,52	6,95	8,28	11,04
4° Rendement par recrue de longueur L , en grammes	53	103	182	283	605
5° Survie depuis $l = 15$ cm jusqu'à longueur de recrutement	1,0	0,762	0,575	0,443	0,250
6° Rendement par poisson atteignant 15 cm, en grammes	53	78	105	125	151

Les rangées 5° et 6° ci-dessus sont nécessaires au placement des rendements sur une base de comparaison parce qu'en phase de prérecrutement, les poissons décroissent par suite de mortalité naturelle. Celle-ci est de $M = 0,613$, ou $0,0543$ sur base d'un centimètre de croissance. Les facteurs de la rangée 5° sont donc calculés d'après $e^{-0,0543(L-15)}$, où L est la taille de recrutement considérée.

Il semble donc que l'*élargissement* de la maille du filet entraîne une augmentation de rendement dans ces conditions; la même conclusion ressort de la méthode de Beverton et Holt décrite ci-après. Quantitativement, en utilisant la méthode de Baranov, les rendements estimés pour L petit sont quelque peu trop bas et ceux pour L grand trop élevés parce que ce calcul ne tient pas compte du fait que l'accroissement annuel absolu de longueur diminue en fait à mesure que l'âge augmente.

10.5 ESTIMATION DU RENDEMENT D'ÉQUILIBRE — MÉTHODE DE BEVERTON ET HOLT

On trouvera cette méthode dans les publications de Graham (1952), Beverton (1953), Parrish et Jones (1953), Beverton et Holt (1956, 1957) et aux notes de conférence de Beverton (1954). Elle ressemble à celle de Baranov, mais utilise la relation âge-longueur de Brody-Bertalanffy plus largement applicable, décrite section 9.6. L'applicabilité de cette relation à toute population donnée peut se vérifier par le tracé d'un graphe de Walford. Dans les cas où elle décrit convenablement la croissance en longueur d'un stock de taille commerciale, cette méthode écarte la première difficulté évoquée section 10.4.2, bien que les autres demeurent.

Voici les symboles utilisés :

- t âge en années; peut se mesurer à partir de toute origine convenable : ponte, éclosion, ou début de l'année astronomique durant laquelle ces événements ont lieu

- t_0 âge (hypothétique) où le poisson aurait été de longueur zéro s'il s'était toujours développé conformément à la relation de Brody-Bertalanffy
 t_R âge de recrutement dans la pêcherie (âge moyen auquel le poisson devient vulnérable à l'engin en question) (t_p de Beverton et Holt)
 r $t_R - t_0$
 N_0 nombre hypothétique des sujets atteignant chaque année l'âge hypothétique t_0
 R nombre annuel des recrues ralliant la pêcherie à l'âge t_R (= R' de Beverton et Holt)
 t_λ « fin de l'existence » ou âge maximal atteint
 λ = $t_\lambda - t_R$
 F taux instantané de pêche, considéré constant la vie durant, après recrutement
 M taux instantané de mortalité naturelle, considéré constant après l'âge t_0
 Z taux instantané de mortalité totale, considéré constant après l'âge t_R ;
 $Z = F + M$
 C capture, ou rendement en nombre (Y_N de Beverton et Holt)
 Y rendement en unités de poids (Y_W de Beverton et Holt)
 L_∞ longueur asymptotique moyenne d'un poisson, telle que déterminée par application de l'équation (9.9); voir sections 9.6.9 et 9.6.11
 W_∞ poids asymptotique moyen d'un poisson (i.e. poids correspondant à la longueur asymptotique moyenne L_∞). Ceci est déterminé à partir de l'équation (9.4) ou d'après (9.3), utilisant l'ajustement de Pienaar et Ricker (1968)
 K coefficient de croissance de Brody (section 9.6.1), déterminé par application de l'expression (9.9); voir sections 9.6.9 et 9.6.11

Durant la période de temps précédant le recrutement, le nombre initial N_0 des poissons diminue par mortalité naturelle uniquement, de sorte que le nombre au recrutement est :

$$R = N_0 e^{-\lambda r} \quad (10.14)$$

Après le recrutement, la capture en nombre est égale au taux de pêche multiplié par la population moyenne :

$$C = F \int_{t=t_R}^{t=t_\lambda} R e^{-Z(t-t_R)} dt \quad (10.15)$$

et le rendement en poids est donc :

$$Y = F \int_{t=t_R}^{t=t_\lambda} R W_t e^{-Z(t-t_R)} dt \quad (10.16)$$

Si l'on omet F , l'intégrale (10.16) serait la somme de la masse moyenne annuelle de tous les poissons d'une classe d'âge, pour toutes les années où cette masse alimente la pêcherie. Si le recrutement est invariable d'année en année, cette somme est égale au poids du stock commercial disponible.

L'expression (9.9) de la section 9.6.2 décrit la longueur moyenne d'un poisson à l'âge t , quand la croissance est du type Brody-Bertalanffy. À condition que ce type de croissance prévaille durant la période de vie pêchable (on peut supposer qu'il s'applique à la période conventionnelle de prérecrutement), et quand la croissance d'une *génération* est isométrique (classe d'âge $b' = 3$), on peut porter au cube chaque côté de (9.9) et multiplier par a' de (9.4), ce qui donne :

$$w_t = W_\infty (1 - e^{-K(t - t_0)})^3 \quad (10.17)$$

Élargissant (10.17) nous avons :

$$\bar{w}_t = W_\infty (1 - 3e^{-K(t - t_0)} + 3e^{-2K(t - t_0)} - e^{-3K(t - t_0)}) \quad (10.18)$$

Remplaçant w_t de (10.16) par (10.18) et intégrant (Beverton 1954, p. 45) nous avons :

$$Y = RFW_\infty \left(\frac{1 - e^{-Z\lambda}}{Z} - \frac{3e^{-Kr}(1 - e^{-(Z+K)\lambda})}{Z+K} + \frac{3e^{-2Kr}(1 - e^{-(Z+2K)\lambda})}{Z+2K} - \frac{e^{-3Kr}(1 - e^{-(Z+3K)\lambda})}{Z+3K} \right) \quad (10.19)$$

Lorsqu'on étudie différents âges de recrutement, il convient de combiner (10.14) et (10.19) :

$$Y = FN_0 e^{-Mr} W_\infty \left(\frac{1 - e^{-Z\lambda}}{Z} - \frac{3e^{-Kr}(1 - e^{-(Z+K)\lambda})}{Z+K} + \frac{3e^{-2Kr}(1 - e^{-(Z+2K)\lambda})}{Z+2K} - \frac{e^{-3Kr}(1 - e^{-(Z+3K)\lambda})}{Z+3K} \right) \quad (10.20)$$

Il s'agit là essentiellement d'une forme élargie de l'équation (4) de Beverton (1953), sauf que le point de départ conventionnel est N_0 poissons à l'âge t_0 , plutôt que ceux qui existent à un âge moyen conventionnel de ralliement des lieux de pêche (âge de recrutement dans l'acceptation de Beverton-Holt).

Pour bien des applications, (10.20) est plus complexe que nécessaire ou même souhaitable. Le choix de la quantité t_λ , du plus grand âge considéré, est toujours une décision quelque peu arbitraire, et les termes contenant $\lambda = t_\lambda - t_R$ se rapprochent tous de l'unité, sauf quand Z et λ sont tous deux petits. La formule peut être simplifiée en négligeant ce genre de termes, c'est-à-dire en faisant en sorte que $t_\lambda = \infty$. Nous obtenons alors :

$$Y = FN_0 e^{-Mr} W_\infty \left(\frac{1}{Z} - \frac{3e^{-Kr}}{Z+K} + \frac{3e^{-2Kr}}{Z+2K} - \frac{e^{-3Kr}}{Z+3K} \right) \quad (10.21)$$

Pour déterminer à quel point le rendement varie selon le taux de pêche et l'âge de recrutement, on fait varier F et $r (= t_R - t_0)$ dans la formule (10.20) ou (10.21). Un calcul typique pour un poisson à existence modérément longue, l'aiglefin de la mer du Nord, est illustré à la figure 17.26 de Beverton et Holt (1957) (notre fig. 10.2). Les contours de rendement ou « isoplèthes » indiquent une arête de haute production qui commence près de l'origine du graphe et s'incline vers le haut et vers la droite. Pour tout taux de pêche donné F , le rendement maximal se calcule de façon à être déterminé au point où la perpendiculaire de F effleure le bord gauche du contour; ainsi, pour $F = 0,5$, la perpendiculaire est tangente au contour de 172 g environ, et reportant ce point sur l'axe vertical, on obtient le rendement maximal quand l'âge moyen de recrutement est légèrement inférieur à 4,2 ans. La ligne B-B' de la figure 10.2 est le lieu par où passent ces tangentes et est appelée par Beverton et Holt la ligne de pêche eumétrique. De même, pour découvrir le rendement maximal pour tout âge moyen de recrutement (par exemple 3 ans), on peut tracer

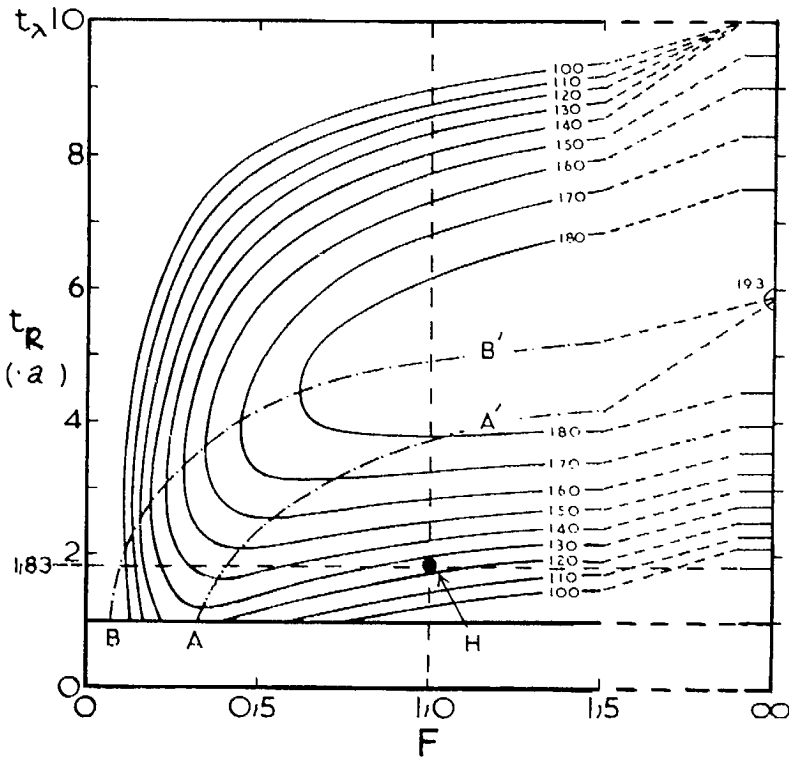


FIG. 10.2 Diagramme des contours de rendement de l'aiglefin de la mer du Nord. Les rendements indiqués sont en grammes par poisson atteignant l'âge conventionnel 1, calculés selon la méthode de Beverton-Holt avec $M = 0,20$, $K = 0,20$, $W_x = 1\ 209$ g, $t_0 = -1,066$ an, $t_\lambda = 10$ ans. Le point H représente le taux de pêche et l'âge moyen de recrutement en 1939. Ordonnée — âge moyen de recrutement dans la pêcherie (t_R ici); abscisse — taux instantané de pêche (reproduit avec légères modifications de Beverton et Holt 1956, avec permission de *Her Majesty's Stationery Office*).

une ligne horizontale jusqu'au point où elle effleure le fond de l'un des contours, dans ce cas 168 g, et le taux de pêche nécessaire est d'environ 0,9, d'après ce qu'on relève en abscisse. Le lieu des meilleurs rendements pour un âge de recrutement donné est la ligne A-A'.

Pour calcul de rendement selon Beverton-Holt, on a élaboré au *College of Fisheries* de l'Université de Washington, à Seattle, un programme machine Fortran que l'on peut aussi se procurer comme programme BHYLD à la station biologique de Nanaïmo de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada (Pienaar et Thompson 1973).

10.6 ESTIMATION DU RENDEMENT D'ÉQUILIBRE — MODIFICATION DE JONES DE LA MÉTHODE DE BEVERTON-HOLT

Jones (1957) proposa d'intégrer l'équation de rendement de Beverton-Holt (10.16 qui précède) sous une forme lui permettant d'être résolue à l'aide de tableaux de la fonction bêta incomplète. L'expression qui en résulte est :

$$Y = \frac{FN_0 e^{Fr} W_\infty}{K} (\beta[X, P, Q] - \beta[X_1, P, Q]) \quad (10.22)$$

$$X = e^{-Kr}$$

$$X_1 = e^{-K(t_\lambda - t_0)}$$

$$P = Z/K$$

$$Q = b' + 1, \text{ où } b' \text{ est l'exposant dans la relation poids-longueur de la population (expression 9.4)}$$

$$\beta = \text{symbole de la fonction bêta incomplète}$$

Les valeurs de $\beta[X, P, Q]$ ont été mises en tableau par Wilimovsky et Wicklund (1963) sur les gammes de X, P et Q qui sont des plus intéressantes dans cette opération. D'un autre côté, la fonction peut être intégrée par ordinateur en recourant au programme de L.E. Gales (programme FRG-701 de Abramson 1971).

Un avantage de (10.22) sur (10.20) est de permettre de traiter de populations où l'exposant poids:longueur diffère de 3. Le calcul arithmétique est un peu plus simple et, bien que l'interpolation exacte dans la table de bêta incomplet demande du temps, en pratique il suffit de recourir à l'interpolation linéaire (voir exemple 10.5).

Si t_λ est grand, l'expression comparable à (10.21) devient :

$$Y = \frac{FN_0 e^{Fr} W_\infty}{K} (\beta[X, P, Q]) \quad (10.23)$$

Il est utile de toute façon de faire le calcul en utilisant l'une des formules de Jones où $b' = 3$, ne serait-ce que pour vérifier les opérations arithmétiques effectuées selon la formule de Beverton-Holt, ou vice versa. Ceci s'applique également si le travail a été fait par ordinateur; en fait, il s'impose dans ce cas.

10.7 APPROXIMATIONS DANS LES CALCULS DE RENDEMENTS DE BEVERTON-HOLT

10.7.1 COMPARAISON ENTRE FORMULES ENTIÈRES ET ABRÉGÉES. Les formules abrégées (10.21) et (10.23) sont les mieux indiquées, lorsque Z et t_λ ont les valeurs caractéristiques d'une pêcherie relativement intensive, c'est-à-dire lorsque $Z = 0,5$ ou plus, et lorsque t_λ représente le plus grand âge observé dans un échantillon de 500 à quelques milliers de sujets. Si, en vue de prévisions, on affecte à Z une valeur beaucoup plus faible et que l'on ne change pas t_λ , les expressions complètes (10.20) et (10.22) décriront une population au sein de laquelle une fraction appréciable des poissons atteint chaque année l'âge t_λ , puis meurt soudainement. Ceci est vrai par exemple des isoplèthes se trouvant vers la gauche de A, dans la figure 10.2.

Bien que ce danger soit écarté par les expressions (10.21) ou (10.23), ce qui suppose que les poissons âgés continuent graduellement et régulièrement de mourir au même rythme que les sujets plus jeunes, un biais peut souvent se manifester en sens inverse. Parmi certaines populations, il a été démontré que le taux de mortalité naturelle s'élevait chez les sujets matures et âgés (cf. Ricker 1949a; Kennedy 1954b; Tester 1955); et les formules de Beverton-Holt ne prévoient pas, dans cette donnée, de variation en fonction de l'âge autre que la montée soudaine à 100%. Pour un traitement plus précis, on peut se reporter à la méthode de la section 10.3.

10.7.2 EFFET DE L'EMPLOI DE $b' = 3$ COMME APPROXIMATION. (1) Si W_x est calculé à partir de L_x en tenant compte que $W_x = aL_x^{b'}$, il est important d'utiliser le bon exposant b' . Par exemple, si $L_x = 10$ et que l'on emploie $b' = 3$ comme estimation approximative quand en réalité $b' = 3,25$, W_x et donc le rendement est sous-estimé de 44% (à supposer que le même a' soit utilisé dans les deux cas).

(2) Supposant l'obtention d'un W_x correct, quel est l'effet résiduel découlant de l'emploi de $b' = 3$ comme approximation dans (10.20) ou (10.21)? On pourra aisément le découvrir en consultant la table de Wilimovsky et Wicklund. Ainsi, pour une population de morues, semblable à celle de l'exemple 10.5 ci-après, on dégage les chiffres suivants (avec $X = 0,55$, $P = 5$) :

b'	fonction bêta $\times 10^3$
2,75	1,960
3,0	1,703
3,25	1,482
3,5	1,292

L'emploi de $b' = 3$ a pour effet de sous-estimer le rendement si b' est inférieur à 3 et de le surestimer quand $b' > 3$. La plus grande différence en-deçà des limites ci-dessus est de -24%, mais elle sera ordinairement beaucoup moindre puisque peu de poissons ont un exposant b' aussi élevé que 3,5. Paulik et Gales (1964) ont illustré les effets de tels écarts sur plusieurs types de populations.

Quoi qu'il en soit, le niveau absolu de rendement dégagé du calcul de Beverton-Holt n'est généralement pas d'un grand intérêt puisqu'il ne montre que ce que l'on obtient à partir d'un nombre unitaire de poissons d'un certain âge conventionnel. Ce qui est intéressant c'est l'écart de rendement qui résulte du changement de t_R ou de F , et l'erreur relative dans de tels écarts, si l'on emploie un b' incorrect, tend à être bien moindre que celle trouvée dans les valeurs absolues. Cette règle s'applique aussi, bien entendu, aux approximations introduites dans les autres genres de calculs de rendement.

EXEMPLE 10.5 CALCUL DES RENDEMENTS D'ÉQUILIBRE D'UNE PÊCHERIE DE MORUE D'APRÈS MÉTHODE DE BEVERTON-HOLT (d'après Halliday 1972 modifié).

Les statistiques de mortalité et statistiques de croissance de Bertalanffy concernant le stock de morues (*Godus morhua*) des zones de l'ICNAF 4Vs et 4W furent estimées comme suit :

F	0,49	λ	8,8 ans ($= t_\lambda - t_R$)
M	0,20	W_∞	11,41 kg
Z	0,69	K	0,14
t_0	+0,07 an	b'	3,07
t_R	4,2 ans	X	0,550 ($= e^{-Kr}$)
r	4,13 ans ($= t_R - t_0$)	P	4,93 ($= Z/K$)
t_λ	13 ans (voir ci-dessous)	Q	4,07 ($= b' + 1$)

La statistique t_λ ci-dessus est définie par Halliday comme « âge maximal de contribution d'importance à la pêche » au lieu de fin de la durée de vie. Cela semble discutable car cela implique que, à des taux de pêche inférieurs à ceux observés, un nombre considérable de morues atteignent l'âge 13 et meurent immédiatement après, alors qu'en fait la morue franche a une durée de vie assez longue, certaines morues atteignant au moins 25 ans. Lorsqu'on affecte à t_λ une valeur de cet ordre, tous les termes contenant λ dans (10.19) deviennent négligeables ; de sorte que l'on peut utiliser l'expression (10.21) plus courte.

On peut commodément commencer les calculs à partir d'un nombre rond conventionnel de poissons d'âge t_0 , par exemple 1 000. En prenant $b' = 3$ comme approximation, on peut utiliser l'équation (10.21) qui devient :

$$Y = F \times 10^3 \times e^{-0,2r} \times 11,41 \left(\frac{1}{F + 0,2} - \frac{3e^{-0,14r}}{F + 0,34} + \frac{3e^{-0,28r}}{F + 0,48} - \frac{e^{-0,42r}}{F + 0,62} \right) \quad (10.24)$$

Pour la valeur observée de $F = 0,49$ et de $r = 4,13$, le rendement est de 577 kg. On trouvera les valeurs d'autres taux de pêche et d'autres âges moyens de recrutement en faisant varier F et r .

Ou encore, on pourrait utiliser la solution de Jones (10.23) et obtenir :

$$Y = \frac{F \times 10^3 \times e^{Fr} \times 11,41}{0,14} \left(\beta [e^{-0,14r}, \frac{F + 0,2}{0,14}, b' + 1] \right) \quad (10.25)$$

Pour $F = 0,49$, $r = 4,13$, et $b' = 3$, $\beta = 1,921 \times 10^{-3}$, et le rendement est de 582 kg; l'écart de 1% entre ce chiffre et celui ci-dessus de 577 dépend de l'emploi d'interpolation linéaire dans une table de bêta incomplet.

Cependant, la méthode de Jones permet d'utiliser le véritable $b' = 3,07$, de sorte que la fonction bêta devient $1,847 \times 10^{-3}$ et que le rendement est de 559. Ainsi, le $b' = 3$ approximatif ne donne qu'un résultat de 4% supérieur à la valeur réelle, de sorte que l'utilisation de l'exposant approximatif change peu de chose dans cet exemple.

L'élaboration d'un graphique comme celui de la figure 10.2 est assez fastidieuse, car les lignes de contour doivent être interpolées parmi les valeurs calculées de rendement. Une présentation plus facile apparaît à la figure 10.3, indiquant les rendements pour chaque âge intégral d'entrée et en fonction de séries de taux de pêche étroitement rapprochées³. (On peut tracer un diagramme similaire en portant en abscisse les âges d'entrée dans la pêcherie et en recourant à une dizaine de valeurs de F dans l'intervalle en cause). Dans les deux cas, en ordonnée apparaissent les rendements directement inscrits sur imprimante d'ordinateur. On observe un maximum de rendement aux niveaux intermédiaires d'effort pour les âges de recrutement 7 ou moins; pour un t_R plus grand, le rendement continue de s'élever jusqu'à l'asymptote. Les maxima de rendement observés pour chaque âge d'entrée sont rassemblés pour former une ligne brisée qui indique (en abscisse) le taux de pêche nécessaire au meilleur rendement à chaque t_R .

Pour tout effort de pêche donné, la valeur de t_R offrant le plus grand rendement est encerclée à la figure 10.3. Les cercles forment une courbe de progression ascendante analogue à la courbe de pêche eumétrique de la figure 10.2. Sur la gamme des valeurs de F indiquées, le meilleur âge d'entrée est 8 ans ou moins, et en-deçà de l'âge 6 le gain est minime.

La situation réelle de la pêcherie au temps de l'analyse de Halliday était proche du point indiqué par un carré à la figure 10.3. Pour obtenir un rendement

³ Le graphe de rendement de Halliday (1972, fig. 7) n'est pas directement comparable à la figure 10.3. Il inscrit le rendement en kilogrammes par poisson d'âge 1, ce qui correspond à 0,93 d'année de plus que l'âge conventionnel t_0 . Ainsi, ces chiffres sont d'à peu près $10^{-3}/e^{0,2 \times 0,93} = 1,203 \times 10^{-3}$ fois ceux calculés ici sur base de 1 000 poissons d'âge t_0 , en recourant à (10.24) ou (10.25). De même, Halliday utilisa $t_\lambda = 13$, alors que la figure 10.3 utilise $t_\lambda = \infty$. Du point de vue poisson, l'âge 1, point de départ de Halliday, est aussi arbitraire que le temps t_0 , puisqu'il est peu vraisemblable que le taux de mortalité naturelle demeure à $M = 0,2$ depuis l'âge 1.

maximal au $F = 0,49$ observé, l'âge moyen d'entrée devrait être élevé à $t_R = 5$. Ou encore, pour obtenir le rendement maximal en utilisant l'âge moyen d'entrée observé, le taux de pêche devrait être réduit à environ $F = 0,37$.

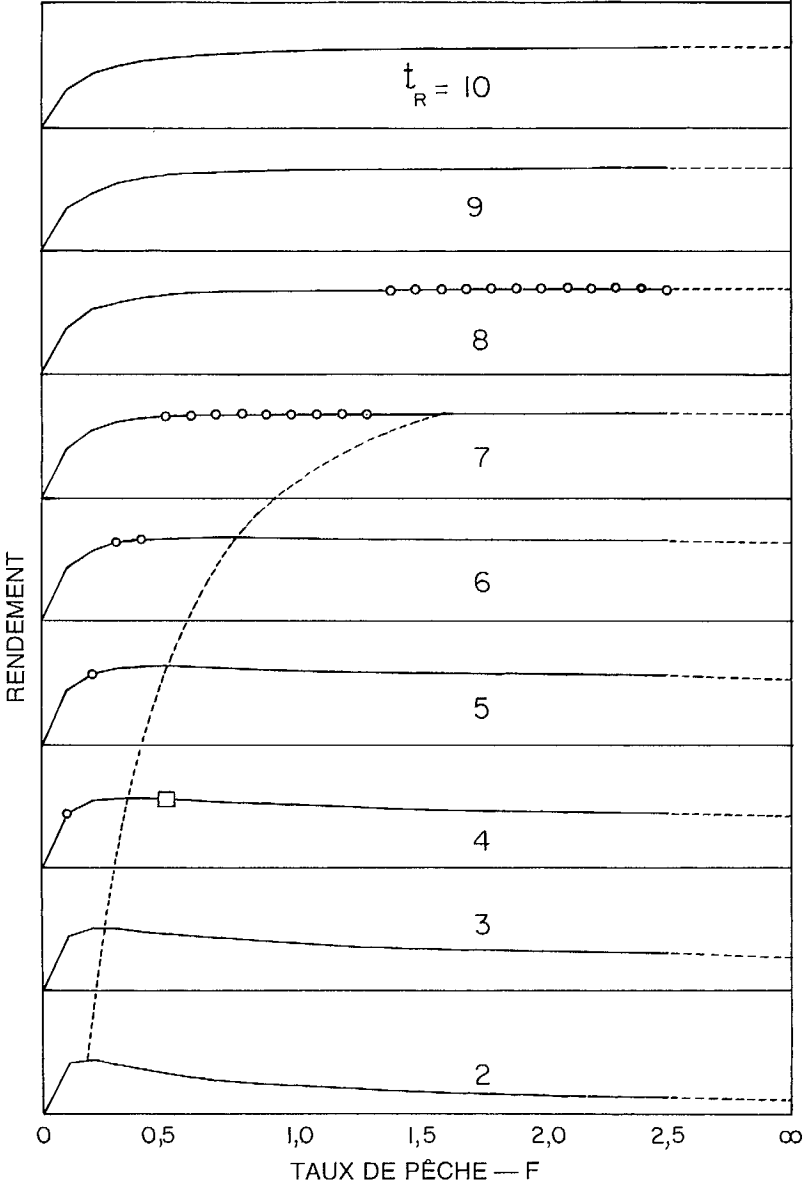


FIG. 10.3 Rendement d'un stock de morues par nombre unitaire de poissons d'âge conventionnel $t_0 = 0,07$, porté contre taux de pêche, pour des âges de recrutement (t_R) allant de 2 à 10. Les divisions de l'ordonnée représentent 1 kg de rendement par poisson à t_0 (données de Halliday 1972; voir texte).

10.8 MODIFICATIONS DE LA STRUCTURE PAR ÂGE ET DE LA BIOMASSE CAUSÉES PAR LA PÊCHE

Chez les poissons d'une durée de vie allant de modérée à longue, même une faible pêche peut causer un changement marqué de structure par âge. La figure 10.4 montre la biomasse à laquelle ont contribué les âges successifs d'un stock d'une durée de vie modérément longue, d'après les taux de mortalité d'un stock de morues-lingues (*Ophiodon elongatus*). Un taux de pêche de $F = 0,1$ seulement réduit très sensiblement la représentation d'équilibre des vieux poissons du stock. À $F = 0,4$, il ne restera que quelques poissons au-dessus de l'âge 7, bien qu'à l'origine cette classe d'âge représentait la moitié de la biomasse du stock. Pourtant, $F = 0,4$ correspond ici à un taux d'exploitation d'environ 30%, ce qui est d'ordinaire considéré assez modéré. Pour $F = 0,8$ (exploitation d'environ 44%), il y a très peu de poissons dépassant l'âge 4.

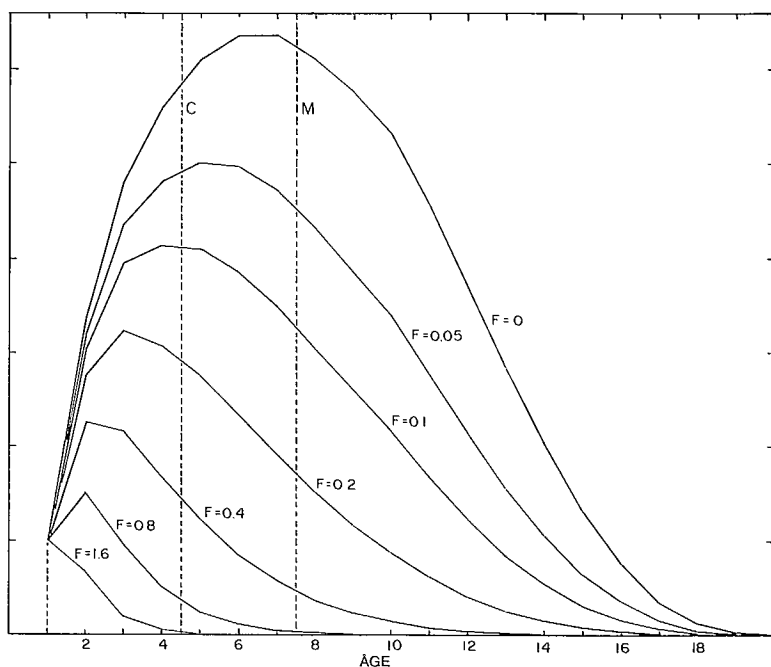


FIG. 10.4 Poids d'équilibre de poissons présents à âges consécutifs, à différents taux de pêche (F), en terme de poids unitaire de recrues à l'âge 1 et pour un stock à durée de vie modérément longue (d'après Ricker 1963, fig. 1).

Si le recrutement annuel et le taux de croissance des poissons ne changent pas, on relève des diminutions correspondantes de la biomasse du stock. $F = 0,1$ réduit la biomasse totale à environ la moitié de l'original, tandis qu'à $F = 0,4$, la biomasse est 16% de l'original et à $F = 0,8$, seulement 7%. Les augmentations correspondantes du taux d'exploitation ne suffisent pas à compenser de telles diminutions de biomasse, de sorte que même avec un recrutement constant, la prise

déclinerait grandement à F très élevé. Comme bon nombre de stocks à longue durée de vie ont alimenté des pêcheries modérées durant une grande période de temps, leur recrutement annuel absolu a dû augmenter considérablement quand la population mature commença à être réduite par la pêche. Dans certains cas, les taux de croissance aussi s'élevèrent sensiblement.

10.9 EFFETS TEMPORAIRES D'UN CHANGEMENT DE TAUX DE PÊCHE

Les sections précédentes du présent chapitre ont décrit les captures et les stocks *d'équilibre* auxquels on peut s'attendre en présence de conditions de croissance et de taux de pêche déterminés, le recrutement demeurant stable. Toutefois, l'effet *immédiat* d'un changement d'effort de pêche est souvent assez différent de ses conséquences à long terme; il est important de savoir ce qui se produira sur le parcours menant au rendement d'équilibre maximal, à supposer l'adoption effective de mesures pour l'atteindre. De plus, les taux de pêche pour la plupart des stocks ont changé de façon dramatique au cours du présent siècle, surtout depuis 1950; il faut donc interpréter les effets de tels changements sur les captures réalisées.

Il ne fait pas de doute qu'en toute saison donnée, une pêche accrue entraînera une prise plus grande *sur le moment*, et qu'une pêche moindre signifiera prise moindre, indépendamment de ce qui peut se produire ultérieurement. La modalité du passage de rendement immédiat à rendement d'équilibre devint connue quand Baranov (1918)⁶ et Huntsman (1918) décrivirent simultanément l'effet d'un changement soutenu du taux de mortalité sur la composition par âge d'un stock et sur la capture qu'on en retire. Huntsman indiqua par diagrammes pyramidaux que, en imposant un taux conditionnel de mortalité due à la pêche (m) de $1/4$, sur un stock vierge où le taux de mortalité naturelle (n) était de $1/7$, le nombre relatif des poissons âgés de la population diminuait progressivement. Baranov illustra le même processus par l'étude de l'effet d'une augmentation de $0,2$ à $0,5$ de la mortalité A , utilisant le graphique reproduit ici, figure 1.1; il insista en particulier sur la nature temporaire du fort accroissement de capture qui suit une telle augmentation du taux de pêche.

Malheureusement, aucun de ces avertissements n'eut beaucoup d'effet à l'époque. Ce n'est qu'à la fin des années 1930, sur diffusion de l'excellent exposé et des illustrations de Thompson et Bell (1934), que la reconnaissance générale de ces effets se généralisa dans les publications sur les pêches. Aujourd'hui, la succession des captures obtenues durant une pêcherie en expansion est ordinairement décrite comme « effet de pêche en expansion » ou « retrait de stock accumulé » (« fishing-up effect »); en russe, on parle de *molozhnie* ou « rajeunissement de la structure par âge ». Le processus inverse pourrait très justement s'appeler « remplacement du stock » ou restauration d'une structure par âge antérieure.

Pour illustrer de telles conditions, on peut utiliser des tableaux du genre de 10.1 ou 10.3, mais chaque année doit être traitée séparément durant la période

⁶ Selon Zasosov (1971), la communication classique de Baranov fut imprimée et diffusée en 1916, bien que le périodique qui la contient soit daté de 1918.

de transition de l'ancien au nouveau taux de pêche. Le contraste entre rendements d'équilibre et potentiel temporaire de capture est illustré à la figure 10.5 : trois taux de pêche différents ($F = 0,3$, $0,8$ et $1,3$) accusent des niveaux d'équilibre de rendement très semblables, le niveau intermédiaire s'avérant légèrement le meilleur. Un rendement *quatre fois* plus grand est toutefois noté la première année du passage de $F = 0,3$ à $F = 1,3$. De semblables possibilités à court terme

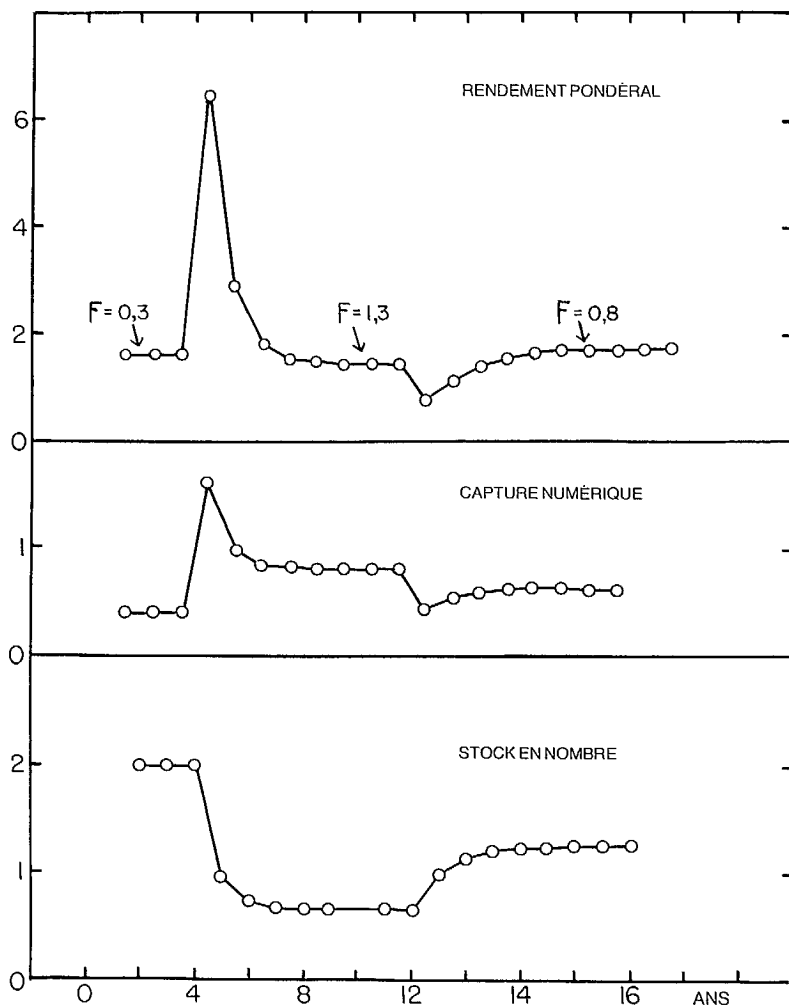


FIG. 10.5 Tendances du rendement pondéral, de la capture numérique et de l'effectif du stock en nombre chez un stock dont la mortalité naturelle (M) demeure constante à $0,2$, et le taux de pêche (F) varie de $0,3$ à $1,3$ et ensuite à $0,8$. La première année de chaque changement est caractérisée par le pic et le creux respectivement sur la courbe de rendement. Les valeurs ont été calculées à l'aide d'un modèle comme celui du tableau 10.1, une distribution appropriée des âges-poids étant la même pour toutes les années.

existent cependant chez tout stock nouveau ou tout stock légèrement affecté par la pêche et qui se compose de plusieurs groupes d'âge⁷. Un peuplement forestier vierge offre en ce sens une étroite analogie.

Si familières et même évidentes qu'apparaissent aujourd'hui ces relations, leur découverte en 1916 représentait une grande prouesse d'analyse conceptuelle. En outre, leur valeur pratique jusqu'à maintenant a dépassé celle de toutes les différentes mesures de rendement d'équilibre des genres décrits sections 10.2 à 10.8, et ce pour deux raisons. (1) Les effets temporaires de changements du taux de pêche tendent à être beaucoup plus importants que les effets d'équilibre, lesquels sont calculés sur base d'un recrutement constant, aussi a-t-il été plus facile de vérifier théorie contre pratique et de faire en ce domaine d'utiles prédictions. (2) Un recrutement uniforme ne semble pas constituer une base convenable de prédiction du rendement d'équilibre réel aux différents niveaux de pêche, sinon pour une minorité de stocks (cf. chapitre 11); mais il peut constituer une base convenable pour prévoir l'effet *immédiat* d'un changement dans la pêche puisque les classes d'âge diminuées ou augmentées par suite d'un changement de densité du stock (provoqué par un changement dans la pêche) prennent généralement quelques années pour croître assez pour rallier le stock utilisable.

De plus, ces changements temporaires de rendement revêtent une très grande importance aux yeux des pêcheurs chaque fois qu'une nouvelle réglementation est envisagée; aussi doit-on tendre parfois assez graduellement vers des objectifs qui, du point de vue rendement d'équilibre, semblent souhaitables. Inversement, une connaissance de l'orientation et de l'ampleur des augmentations ou diminutions *temporaires* anticipées de rendement permet d'éviter l'interprétation de ces facteurs comme prévisions à long terme.

EXEMPLE 10.6 CALCUL DES RENDEMENTS DURANT LA PÉRIODE DE TRANSITION D'UN TAUX DE PÊCHE FAIBLE À PLUS ÉLEVÉ (d'après Ricker 1958a).

Le tableau 10.5 montre les effets, sur la population du tableau 10.3, du doublement du taux de pêche sur tous les âges. Les divisions de l'année sont condensées en deux périodes de pêche séparées par un long intervalle. La colonne 2 indique les résultantes de la croissance et de la mortalité naturelle extraites du tableau 10.3, auxquelles sont ajoutés les nouveaux taux de mortalité de la colonne 3, ce qui donne les nouveaux taux instantanés de changement dans la population (colonne 4) et les facteurs de changement correspondants (colonne 5). Ces derniers sont appliqués aux précédents poids de population d'équilibre au *début* de chaque âge figurant à la colonne 6 (d'après la colonne

⁷ Cet effet, peut-être plus que tout autre, explique la nostalgie du pêcheur envers « le bon vieux temps » quand, pour quelques années, la capture par heure ou par mise à l'eau de l'engin était tellement plus importante que de nos jours. Naturellement, d'autres facteurs peuvent aussi entrer en jeu. Certains types de relations entre la densité du stock et le recrutement peuvent produire un effet semblable (section 12.2), quoique généralement moins extrême. Il peut y avoir aussi plus de prudence de la part du poisson ou mauvaise mémoire chez le pêcheur (cf. Kennedy 1956, p. 47). Finalement, une simple augmentation du nombre des engins entraîne une diminution, même dans la capture d'équilibre par unité, ce qui devient généralement apparent bien avant que le niveau maximal de rendement soutenu ne soit atteint (cf. tableau 10.2).

TABLEAU 10.5 Effet du doublement du taux de pêche à tous les âges sur la population du tableau 10.3. (Voir texte pour explication.)

1	2	3	4	5	6	7		9		11		13	
						Année 1		Année 2		Année 3		Année 4	
Âge	G-M	F	G-M-F	Facteur de changement de poids	Poids d'équilibre antérieur du stock	Poids initial	Rendement	Poids initial	Rendement	Poids initial	Rendement	Poids initial	Rendement
2 $\frac{1}{8}$					2 086	2 086		2 086		2 086		2 086	
	+0,335	0,08	+0,255	1,290			191		191		191		191
2 $\frac{1}{4}$					2 691		2 691		2 691		2 691	
	+0,205	0,28	-0,075	0,928			726		726		726		726
2 $\frac{3}{8}$					2 497		2 497		2 497		2 497	
	-0,130	0	-0,130	0,878									
3 $\frac{1}{8}$					2 625	2 625		2 192		2 192		2 192	
	+0,055	0,66	-0,605	0,546			1 339		1 118		1 118		1 118
3 $\frac{1}{4}$					1 433		1 197		1 197		1 197	
	+0,035	0,34	-0,305	0,737			423		353		353		353
3 $\frac{3}{8}$					1 056		882		882		882	
	-0,300	0	-0,300	0,741									
4 $\frac{1}{8}$					1 291	1 291		782		654		654	
	-0,005	0,66	-0,665	0,514			645		391		327		327
4 $\frac{1}{4}$					664		402		336		336	
	-0,025	0,34	-0,365	0,694			191		116		97		97
4 $\frac{3}{8}$					461		279		233		233	
	-0,370	0	-0,370	0,691									
5 $\frac{1}{8}$					525	525		319		193		161	
	-0,075	0,66	-0,735	0,480			256		156		94		79
5 $\frac{1}{4}$					252		153		93		77	
	-0,100	0,34	-0,440	0,644			70		43		26		22
5 $\frac{3}{8}$					162		99		60		50	
Totaux							3 841		3 094		2 932		2 913

11 du tableau 10.3). La masse des poissons de chaque âge diminue durant l'année 1 comme indiqué colonne 7; la moyenne pour chaque période fut calculée et multipliée par le taux instantané de pêche, ce qui a donné le rendement figurant à la colonne 8. Pour l'année 2, on fait le calcul des survivants de l'hiver pour *chaque âge* dans l'année 1 et leur poids est inscrit au début de l'âge plus élevé suivant : ainsi, $2\ 497 \times 0,878 = 2\ 192$; $1\ 056 \times 0,741 = 782$, etc. Durant l'année 2, la pêche entre en jeu, et la population diminue au même rythme que durant l'année 1, mais le rendement est moindre pour les poissons d'âge 3 et plus. À l'année 4, la nouvelle structure d'équilibre de la population est établie et indiquée colonne 13.

Le passage des anciennes aux nouvelles conditions se réalise en quatre ans, ce qui correspond au nombre des groupes d'âges vulnérables présents en nombres importants. Durant la première année de changement, le rendement passe de 2,29 à 3,84 kg (par kilogramme de recrues d'âge 2), puis tombe à 3,09, puis à 2,93 et finalement au nouveau point d'équilibre de 2,91 kg.

10.10 CALCUL DE LA MEILLEURE TAILLE MINIMALE D'APRÈS MÉTHODE DE ALLEN

Allen (1953) proposa une méthode de calcul de la meilleure taille minimale des poissons pour rendement maximal. Elle comporte un recrutement bien tranché (section 11.1.2), mais des ajustements approximatifs peuvent être apportés quand cette condition n'est qu'approximative. Supposons que le poids minimal réel des poissons récoltés soit w_R , que le poids moyen des poissons dans la prise soit \bar{w} et que le rapport d'exploitation pour le stock soit E . Allen démontre que si $w_R > E\bar{w}$, la valeur de w_R est moindre que ce qui fournira le rendement maximal soutenu, tandis que si $w_R < E\bar{w}$, la valeur de w_R est trop grande pour le RMS.

Cette méthode requiert une estimation de E , qui est le rapport entre le nombre des poissons capturés à même une classe d'âge et le nombre total présent quand cette classe d'âge devint vulnérable à la pêche. Quand les taux de pêche (F) et de mortalité naturelle (M) ne changent pas ou changent proportionnellement tout au long de leur vie, $E = F/Z$. L'information nécessaire à cette méthode est donc similaire à ce qui est requis pour l'une des analyses plus fouillées des premières sections du présent chapitre.

CHAPITRE 11. — RECRUTEMENT ET RELATIONS STOCK-RECRUTEMENT

11.1 TYPES DE RECRUTEMENT

11.1.1 REPRODUCTION. La reproduction, en tant que fruit ou produit d'un stock de poissons, peut s'évaluer à tout stade de son évolution : oeufs, larves, fretin, juvéniles, smolts et autres. Ce qui est d'un très grand intérêt, dans la pratique, c'est le nombre des recrues ralliant le stock exploitable. Au sens entendu ici, le recrutement est le processus rendant les poissons susceptibles à la capture ; pour chaque poisson, c'est le moment ou l'intervalle de temps où il devient jusqu'à un certain point vulnérable à la capture par l'engin utilisé. On peut distinguer à ce propos trois types de situations telles qu'indiquées ci-après.

11.1.2 RECRUTEMENT BIEN TRANCHÉ. Tous les poissons d'un certain âge deviennent vulnérables à quelque moment d'une année donnée, et leur vulnérabilité demeure la même leur vie durant (ou à tout le moins durant deux années consécutives complètes). Peu de populations de poissons se rapprochent en fait de cet idéal.

11.1.3 RECRUTEMENT PAR PELOTON. Il y a accroissement graduel de vulnérabilité d'une classe d'âge durant une période de deux ans ou plus, mais durant quelque année que ce soit (saison de pêche), chaque poisson individuel est entièrement ou pêchable ou non pêchable. Ainsi, une classe d'âge est-elle divisée en deux pelotons différents : recruté et non recruté. Les poissons d'un peloton recruté, quel que soit leur âge, sont de taille moyenne supérieure à celle des poissons d'un peloton non recruté, mais il y a souvent chevauchement des tailles. Le recrutement par peloton est le recrutement typique quand la pêche attaque une population en migration de reproduction et que les poissons qui ne sont pas en voie de maturation ne se mélangent pas à ceux qui le sont.

Supposons que le nombre des poissons du peloton recruté dans tout groupe d'âge soit N_R et le nombre total des poissons de cet âge, N . Il est alors clair que N_R/N représente le rapport entre taux d'exploitation (u) de ce groupe d'âge (considéré comme un tout) et taux d'exploitation des âges pleinement vulnérables.

11.1.4 RECRUTEMENT CONTINU. Il y a ici augmentation graduelle de vulnérabilité des membres d'une classe d'âge, sur période de deux années ou plus, augmentation liée à l'accroissement de taille des poissons individuels, ou à un changement dans leur comportement ou leur répartition, ou à toute combinaison de ces facteurs. C'est probablement là le type de recrutement le plus commun ; chaque poisson, à mesure qu'il grandit et prend de l'âge, devient de plus en plus susceptible d'être capturé, et ce, jusqu'à l'atteinte d'une vulnérabilité maximale

limite. Cette situation est évoquée pour la population de flétans à l'exemple 5.5, où les petits poissons étiquetés furent recapturés moins fréquemment durant la première ou les deux premières années après étiquetage qu'au cours des années suivantes : leur vulnérabilité augmente donc graduellement.

Pour faciliter le calcul, cependant, le recrutement continu peut souvent être traité comme recrutement par peloton. Dans ce cas, ce qui apparaît comme rapport N_R/N de la section précédente n'a pas de sens objectif en terme de peloton mais *est* le rapport entre taux d'exploitation de tout le groupe d'âge et taux d'exploitation des âges complètement vulnérables.

Recrutement par peloton et recrutement continu ont souvent été tous deux presque assimilés au recrutement bien tranché dans les calculs de rendement ; dans ce cas, l'âge moyen calculé où les poissons deviennent pêchables n'a pas besoin d'être un nombre entier.

11.2 ESTIMATION DU RECRUTEMENT — MÉTHODE BIOSTATISTIQUE

Au début du siècle présent, dès que les estimations d'âge commencèrent à se faire à grande échelle, on en vint à juger de l'abondance relative ou de la « force » des classes d'âge successives d'après leur représentation en pourcentage dans la prise durant un certain nombre d'années. Les données de ce genre étaient habituellement représentées comme histogrammes colonnaires ordinaires : par exemple, les fameuses séries sur le hareng atlanto-scandinave commencées par Hjort (1914) et poursuivies par plusieurs auteurs subséquents (Nikolsky 1965, fig. 28).

Plus tard, le stock utilisable (V) de classes d'âges successives, tel que défini section 8.1, commença à être utilisé comme estimation de recrutement plus quantitative mais toujours uniquement relative. Le stock utilisable est strictement proportionnel au recrutement si les taux de pêche (F) et de mortalité naturelle (M) n'ont pas changé durant toutes les années considérées, ce qui en fait se produire rarement. Toutefois, des fluctuations modérées soit de F ou de M n'affectent pas sérieusement l'utilité de V à cette fin, surtout quand M est bas : et dans ce cas, si un poisson n'est pas pris une certaine année, il sera probablement encore disponible dans une ou plusieurs années futures.

Si F change de façon dramatique et surtout s'il a accusé une tendance soutenue vers la hausse ou la baisse, la population utilisée (V) perd de son utilité comme indice de recrutement. Cependant, il est très souvent possible de faire des ajustements à ce propos en se basant sur les efforts de pêche connus et sur un taux raisonnable de mortalité naturelle (Ricker 1971b).

Le principal inconvénient de la méthode biostatistique d'estimation du recrutement est qu'elle réclame une série plutôt longue de statistiques de capture, avec déterminations annuelles de structure par âge. Ce n'est jamais une estimation absolue de recrutement puisque les sujets mourant de cause naturelle ne sont pas inclus, ce qui en soi n'est toutefois pas un grand désavantage.

11.3 ESTIMATION DU RECRUTEMENT — MÉTHODE DE ALLEN

11.3.1 MÉTHODE. Afin de considérer le recrutement de façon quantitative à des âges successifs, il est mieux de le définir comme pleine vulnérabilité à l'engin employé et de supposer le type de recrutement par peloton décrit section 11.1.3. Il faut alors savoir quelle fraction d'un âge donné, dans la capture, a rallié le peloton vulnérable entre la dernière et la présente saison de pêche, et quelle fraction représente les survivants parmi les poissons vulnérables des années précédentes.

Allen (1966b, 1968) proposa à ce sujet une méthode d'estimation destinée d'abord aux pêcheries de type 1 où la pêche est supposée s'effectuer avant la mortalité naturelle, en chaque année biologique. Cette méthode exige la connaissance de la composition par âge d'un échantillon représentatif de la capture, pour au moins deux années consécutives. Il n'est pas nécessaire de ramener ces échantillons à une grandeur commune. Les symboles suivants sont utilisés :

Q_1 = nombre de tous les poissons d'âge pleinement recruté dans l'échantillon de l'année 1

Q_2 = nombre des poissons de même classe d'âge (*non* de même âge) que Q_1 dans l'échantillon de l'année 2

p_1 = nombre des poissons d'âge incomplètement recruté t , dans l'échantillon de l'année 1

p_2 = nombre des poissons de même classe d'âge que p_1 , capturés à l'âge $t + 1$ dans l'échantillon de l'année 2

L'abondance de la classe d'âge varie, et cela affectera la grandeur de Q_2 et de p_2 par rapport à Q_1 et à p_1 . Toutefois, le changement sera proportionnel pour les deux ; donc, ce rapport :

$$B_2 = \frac{p_2/p_1}{Q_2/Q_1} \quad (11.1)$$

est indépendant de l'abondance absolue des classes d'âge dans la population. Il est aussi indépendant de la taille relative des deux échantillons.

Supposons un taux instantané de mortalité naturelle des pelotons recrutés qui soit M_r chez les groupes d'âge non encore entièrement recrutés, et M_c chez les groupes d'âge complètement recrutés, tandis que F représente le taux de pêche pour tous les poissons vulnérables. Supposons un rapport T défini comme taux de survie des âges totalement recrutés, divisé par le taux de survie des pelotons recrutés d'âges non encore entièrement recrutés, soit :

$$T = \frac{e^{-(M_r + F)}}{e^{-(M_c + F)}} \quad (11.2)$$

Allen démontre que la proportion de nouvelles recrues d'âge $t + 1$ dans l'année 2 est approximativement égale à :

$$W_2 = \frac{B_2 - T}{B_2} \quad (11.3)$$

Il est difficile d'estimer T . Il sera habituellement inconnu, et il faudra recourir à l'hypothèse que $T = 1$: c'est-à-dire que le taux de mortalité naturelle est le même pour les poissons vulnérables, tant des âges incomplètement recrutés que de ceux entièrement recrutés. Par conséquent, (11.3) se réduit à :

$$W_2 = \frac{B_2 - 1}{B_2} = 1 - \frac{Q_2/Q_1}{p_2/p_1} \quad (11.4)$$

11.3.2 ILLUSTRATION. La progression mathématique élaborée par Allen à partir de l'équation (11.3) est assez complexe. Au lieu de la reproduire ici, mieux vaut illustrer ses possibilités d'application au moyen de modèles numériques. Le tableau 11.1 montre une population simple de type I dont l'abondance de classe d'âge est la même durant toute la période d'années en cause et dont tous les membres de tous les groupes d'âge accusent le même taux de mortalité naturelle. Ce taux instantané de mortalité naturelle est $M = 0,3$; par conséquent, le taux de survie naturelle est $e^{-0,3} = 0,7408$. Le taux instantané de pêche est $F = 0,4$, et la pêche se produit avant la mortalité naturelle chaque année; donc, le taux d'exploitation est $u = 1 - e^{-0,4} = 0,3297$, et le taux de survie consécutif à la pêche est de $0,6703$. Le taux de survie totale des membres vulnérables du stock est $S = e^{-(0,3 + 0,4)} = 0,7408 \times 0,6703 = 0,4966$.

TABLEAU 11.1 Modèle d'un stock dont le recrutement se produit aux âges 3-6, comme suit : 10% de chaque classe d'âge deviennent vulnérables à l'âge 3; 50% des poissons qui n'étaient pas vulnérables auparavant le deviennent à l'âge 4; 80% des poissons qui n'étaient pas vulnérables auparavant le deviennent à l'âge 5; et tous les poissons qui n'étaient pas vulnérables auparavant le deviennent à l'âge 6. Le taux de mortalité naturelle $M = 0,3$ est le même durant toute la période. La mortalité par pêche précède la mortalité naturelle à chaque année biologique (pêcherie de type I). Le nombre des poissons au début de l'année 3 est de 10 000 chaque année. Pour les poissons vulnérables, taux de pêche $F = 0,4$; taux d'exploitation $u = 0,3297$; taux instantané de mortalité totale $Z = 0,7$; taux de survie $S = 0,4966$. Pour les poissons non vulnérables $Z = M = 0,3$, $S = 0,7408$.

1 Âge	2 D'après poissons non vulnérables de l'année précédente			5 Vulnérables re- portés	6 Total des poissons vulnérables	7 Prise		
	Total	Non vulnérables	Vulnérables			Total	Nouvelle- ment vulnérables	% de nouveaux
3	10 000	9 000	1 000	...	1 000	330	330	100
4	6 668	3 334	3 334	496	3 830	1 263	1 099	87,0
5	2 470	494	1 976	1 902	3 878	1 278	651	50,9
6	366	0	366	1 926	2 292	756	121	16,0
7	0	0	0	1 138	1 138	375	0	0
8	0	0	0	565	565	186	0	0
9	0	0	0	281	281	93	0	0
10-18	0	0	0	275	275	91	0	0
Total	19 504	12 828	6 676	6 583	13 259	4 372	2 201	50,3
Âges 3-5						2 871		
Âges 6 et plus						1 501		

Aux âges 0, 1 et 2, les poissons sont trop petits pour la capture. À l'âge 3, 1 000 poissons sur 10 000 deviennent vulnérables (colonne 4) et $0,3297 \times 1\ 000 = 330$ sont capturés (colonne 7); des 670 qui restent, $0,7408 \times 670 = 496$ survivent pour être portés au stock vulnérable au début de l'âge 4 (colonne 5). À l'âge 4, il y a $0,7408 \times 9\ 000 = 6\ 668$ survivants du stock non vulnérable de l'année précédente (colonne 2). La moitié de ceux-ci deviennent vulnérables à l'âge 4 (colonne 4) et rejoignent les 496 survivants des poissons vulnérables de première année pour donner un total de 3 830 poissons vulnérables (colonne 6). De ceux-ci, $0,3297 \times 3\ 830 = 1\ 263$ sont capturés, 0,2592 des 2 567 survivants meurent de cause naturelle et $0,4966 \times 3\ 830 = 1\ 902$ survivent au-delà de l'année (colonne 5 à l'âge 5). Les survivants parmi les poissons non vulnérables d'âge 4 se chiffrent par $0,7408 \times 3\ 334 = 2\ 470$ à l'âge 5 (colonne 2), et 80% de ceux-ci sont vulnérables, soit 1 976 poissons (colonne 4). Le total des poissons vulnérables d'âge 5 est de $1\ 976 + 1\ 902 = 3\ 878$, dont 0,3297 ou 1 278 sont capturés. À l'âge 6, il y a 366 survivants des 494 poissons non vulnérables d'âge 5, et tous sont devenus vulnérables; ajoutés aux 1 926 déjà reportés, ils fournissent le nombre de 2 292 poissons vulnérables et la prise est de 756. De l'âge 6 en montant, le taux de diminution dans la prise d'un âge à l'autre, au tableau 11.1, reflète le taux de survie totale; les âges 10 et plus sont condensés en une seule ligne.

Comme le tableau 11.1 représente une série de classes d'âge d'abondance identique, toute paire d'inscriptions successives à la colonne 7 peut également servir à représenter les membres de la même classe d'âge. En appliquant la formule (11.4) nous calculons d'abord :

$$\frac{Q_2}{Q_1} = \frac{91 + 93 + 186 + 375}{91 + 93 + 186 + 375 + 756} = \frac{745}{1\ 501} = 0,4963$$

(Dans cet exemple, Q_2/Q_1 est une estimation du taux de survie, mais cela n'est vrai que lorsqu'il n'y a pas de variation d'abondance de la classe d'âge d'une année à l'autre.)

Les calculs suivants du pourcentage des recrues dans la prise de chaque année sont indépendants de l'abondance de la classe d'âge.

Pour l'âge 4 : $p_2 = 1\ 263$; $p_1 = 330$; donc d'après (11.4) :

$$W_2 = 1 - \frac{0,4963}{1\ 263/330} = 87,0\%$$

Pour l'âge 5 : $p_2 = 1\ 278$; $p_1 = 1\ 263$; $W_2 = 1 - \frac{0,4963}{1\ 278/1\ 263} = 51,0\%$

Pour l'âge 6 : $p_2 = 756$; $p_1 = 1\ 278$; $W_2 = 1 - \frac{0,4963}{756/1\ 278} = 16,1\%$

Ces valeurs calculées de W s'accordent de près avec les valeurs réelles à la colonne 9 du tableau 11.1. Le pourcentage de nouvelles recrues dans la capture dans son ensemble est de $2\ 201/4\ 372 = 50,3\%$.

11.3.3 EFFET DU CHANGEMENT DE TAUX DE PÊCHE. Le tableau 11.2 suit l'évolution de la population du tableau 11.1 sur deux années au cours desquelles le taux de pêche s'élève d'abord à 0,8 puis à 1,2. Donnant à ces années les numéros 2 et 3, nous avons :

$$\frac{Q_3}{Q_2} = \frac{129 + 132 + 265 + 533}{152 + 155 + 311 + 627 + 1\ 262} = 0,4224$$

Appliquant de nouveau l'équation (11.4), nous obtenons :

$$\text{Pour l'âge 4 : } p_3 = 2\ 562; p_2 = 551; W_3 = 1 - \frac{0,4224}{2\ 562/551} = 90,9\%$$

$$\text{Pour l'âge 5 : } p_3 = 2\ 272; p_2 = 2\ 110; W_3 = 1 - \frac{0,4224}{2\ 272/2\ 110} = 60,7\%$$

$$\text{Pour l'âge 6 : } p_3 = 1\ 158; p_2 = 2\ 136; W_3 = 1 - \frac{0,4224}{1\ 158/2\ 136} = 22,1\%$$

Ici encore, le pourcentage de recrutement à chaque âge correspond aux chiffres du modèle (année 3 au tableau 11.2). Les estimations de recrutement sont donc indépendantes des changements de taux de pêche tant que celui-ci affecte tous les groupes d'âge dans la même proportion.

11.3.4 EFFET D'UNE DIFFÉRENCE DE TAUX DE MORTALITÉ NATURELLE ENTRE PELOTONS RECRUTÉS ET NON RECRUTÉS. Si les pelotons recrutés et non recrutés d'une population diffèrent par la taille et le comportement de leurs membres, il peuvent différer aussi par leur taux de mortalité naturelle (M). Dressant un tableau similaire au tableau 11.1, on peut démontrer que cette différence n'influe pas sur l'estimation du pourcentage de recrutement dégagée des expressions (11.3) et (11.4).

Toutefois, lorsque les fractions recrutées et non recrutées d'un groupe d'âge accusent des taux différents de mortalité naturelle, il n'est pas possible de calculer l'abondance totale ou le taux de mortalité des poissons appartenant à un âge incomplètement recruté, bien que le taux de pêche puisse être estimé pour les membres recrutés de ces fractions.

11.3.5 EFFET D'UNE DIFFÉRENCE DE TAUX DE MORTALITÉ NATURELLE ENTRE ÂGES INCOMPLÈTEMENT ET COMPLÈTEMENT RECRUTÉS. Le tableau 11.3 est construit avec les mêmes paramètres que le tableau 11.1, sauf que $M = 0,6$ aux âges

TABLEAU 11.2 La population du tableau 11.1 à deux années subséquentes consécutives caractérisées par des taux de pêche $F = 0,8$ et $1,2$ respectivement. Les numéros de colonnes sont les mêmes qu'au tableau 11.1, les colonnes 2-4 étant omises parce qu'aux deux années elles sont les mêmes qu'au tableau 11.1. À l'année 2, $F = 0,8$, $u = 0,5507$, $Z = 1,1$ et $S = 0,3329$ pour les poissons vulnérables. À l'année 3, $F = 1,2$, $u = 0,6988$, $Z = 1,5$ et $S = 0,2231$ pour les poissons vulnérables.

1	5	6	Année 2			9	Année 3			9	
			7	Capture			5	6	Capture		
				Total	Nouvelle- ment vulnérables				% de nouveaux		Total
Âge	Vulnérables re- portés	Total des poissons vulnérables									
3	1 000	551	551	100	1 000	699	699	100	
4	496	3 830	2 110	1 836	87,0	333	3 667	2 562	2 330	90,9	
5	1 902	3 878	2 136	1 088	50,9	1 275	3 251	2 272	1 381	60,8	
6	1 926	2 292	1 262	202	16,0	1 291	1 657	1 158	256	22,1	
7	1 138	1 138	627	0	0	763	763	533	0	0	
8	565	565	311	0	0	379	379	265	0	0	
9	281	281	155	0	0	188	188	132	0	0	
10-18	275	275	152	0	0	185	185	129	0	0	
Totaux	6 583	13 259	7 304	3 677	50,3	4 414	11 090	7 750	4 666	60,3	

3 à 6, pour pelotons vulnérables et non vulnérables de chaque âge. Nous estimons d'abord :

$$\frac{Q_2}{Q_1} = \frac{39 + 40 + 80 + 161}{39 + 40 + 80 + 161 + 324} = \frac{320}{644} = 0,4969$$

ce qui est la même chose qu'au tableau 11.1, dans les limites d'arrondissement d'erreur. D'après (11.2) :

$$T = \frac{e^{-(0,4+0,6)}}{e^{-(0,4+0,3)}} = \frac{0,3679}{0,4966} = 0,7408$$

Appliquant maintenant les expressions (11.1) et (11.3) :

Pour l'âge 4 : $p_2 = 935$; $p_1 = 330$; $B_2 = 935/330 \times 0,4969 = 5,702$;
 $W_2 = (5,702 - 0,741)/5,702 = 87,0\%$

Pour l'âge 5 : $p_2 = 702$; $p_1 = 935$; $B_2 = 702/935 \times 0,4969 = 1,511$;
 $W_2 = (1,511 - 0,741)/1,511 = 51,0\%$

Pour l'âge 6 : $p_2 = 324$; $p_1 = 702$; $B_2 = 324/702 \times 0,4969 = 0,929$;
 $W_2 = (0,929 - 0,741)/0,929 = 20,2\%$

On peut comparer ces résultats avec les valeurs de W_2 obtenues en supposant que $T = 1$:

Âge	T = 0,741	T = 1
4	87,0%	82,5%
5	51,0%	33,8%
6	20,2%	-7,6%

TABLEAU 11.3 Modèle d'un stock identique à celui du tableau 11.1, mais dans lequel $M = 0,6$ entre les âges 3 et 6 et $M = 0,3$ de l'âge 6 en montant.

1	2	3		4	5	6	7		8	9
		D'après poissons non vulnérables de l'année précédente					Total	Capture		
Âge	Total	Non vulnérables	Vulnérables	Vulnérables reportés	Total des poissons vulnérables	Total		Nouvellement vulnérables	% de nouveaux	
3	10 000	9 000	1 000	...	1 000	330	330	100		
4	4 939	2 470	2 469	368	2 837	935	814	87,1		
5	1 356	271	1 085	1 044	2 129	702	358	51,0		
6	201	0	201	783	984	324	66	20,4		
7	0	0	0	489	489	161	0	0		
8	0	0	0	243	243	80	0	0		
9	0	0	0	121	121	40	0	0		
10-15	0	0	0	119	119	39	0	0		
Total	16 496	11 741	4 755	3 167	7 922	2 611	1 568	60,1		

Les estimations de W_2 pour $T = 0,741$ s'accordent avec la dernière colonne du tableau 11.3, tandis que lorsque $T = 1$, elles en diffèrent considérablement ; à l'âge 6, on obtient un chiffre négatif non plausible.

Dans la pratique, lorsque le recrutement s'opère par pelotons, les membres du peloton recruté, pour tout groupe d'âge, tendraient sans doute à ressembler, en ce qui touche la mortalité naturelle, aux sujets âgés recrutés antérieurement plutôt qu'à leurs frères non encore recrutés. Par exemple, s'ils sont devenus vulnérables parce qu'ils se sont joints à la migration de fraie et aux activités reproductrices, ils sont exposés aux risques à la fois externes et physiologiques des poissons matures plutôt qu'à ceux des sujets non matures de même âge. D'autre part, si le processus de recrutement est en fait l'augmentation graduelle de vulnérabilité chez tous les poissons d'une classe d'âge, il est plus probable que tous les poissons des âges incomplètement recrutés accuseront un taux de mortalité naturelle peu à peu différent de celui des poissons pleinement recrutés, à mesure que l'on s'acheminera vers des âges plus jeunes ; une estimation de T devient alors plus importante. Si le taux de mortalité naturelle pouvait être estimé pour chaque année, on pourrait aussi pour chaque année calculer une valeur de T , et l'utiliser dans l'équation (11.3).

11.3.6 EFFET D'UNE SOUS-ESTIMATION DE L'ÂGE DE PLEIN RECRUTEMENT.

Dans la pratique, l'abondance des classes d'âge peut varier d'année en année et, même si ce n'était pas le cas, il y a variabilité d'échantillonnage si l'on s'en rapporte au nombre des poissons de chaque âge trouvés dans un échantillon ; aussi n'est-il pas toujours facile de déterminer quel âge représente le premier âge de plein recrutement. Tableau 11.1, supposons que l'âge de plein recrutement ait été estimé d'une année trop faible. Dans ce cas :

$$\frac{Q_2}{Q_1} = \frac{745 + 756}{1\ 501 + 1\ 278} = \frac{1\ 501}{2\ 779} = 0,540$$

alors que la valeur réelle est 0,496. Il en résulte des valeurs de B_2 trop basses et, par conséquent, une proportion estimée de nouvelles recrues (W_2) également trop basse, à chaque âge. En outre, on a inclus un groupe d'âge en moins dans la catégorie des « incomplètement recrutés », de sorte que le recrutement total peut en être sensiblement sous-estimé. La comparaison, pour le tableau 11.1, est la suivante :

Âge	Capture	Nouvelles recrues dans la capture	
		$B_2 = 0,497$	$B_2 = 0,540$
3	330	330	330
4	1 263	1 099	1 082
5	1 278	651	467
6	756	121	0
Plus âgé	745	0	0
Total	4 372	2 201	1 879

Ainsi, les nouvelles recrues sont évaluées à 43% de la capture totale, au lieu du chiffre véritable de 50%. Ceci donne à croire qu'en cas de doute, il faudrait utiliser

le plus avancé de deux âges limites possibles de plein recrutement, à moins que cela ne réduise à tel point le nombre des poissons d'âges recrutés que l'erreur d'échantillonnage en devienne exagérée.

11.3.7 EFFET DE LA SAISON DE PÊCHE ET DE LA MORTALITÉ NATURELLE — APPLICATION AUX POPULATIONS DE TYPE 2. Si les mortalités dues à la pêche et aux causes naturelles, dans les tableaux 11.1 ou 11.2, agissent concurremment plutôt que successivement, les captures sont plus faibles et les mortalités naturelles plus importantes; mais rien d'autre ne change. La mortalité totale n'est pas affectée, et les rapports entre prises successives sont les mêmes qu'auparavant. Au tableau 11.1 par exemple, le taux d'exploitation devient $FA/Z = 0,4 \times 0,5034/0,7 = 0,2876$, et les captures de la colonne 7 sont 288, 1 102, 1 115, 659, 327, 162, 81 et 79. Ces chiffres donnent les mêmes valeurs de B_2 et W_2 , dans les limites d'arrondissement.

11.3.8 ESTIMATION DU RECRUTEMENT ABSOLU. Le nombre absolu des recrues venues d'une classe d'âge peut être considéré comme suit, selon le cas : (1) nombre total des poissons d'une classe d'âge au début de l'année où commence son recrutement; (2) somme des poissons de cette classe d'âge qui deviendront vulnérables à la pêche les premiers au cours de chacune des années de recrutement de cette classe. Pour estimer l'un ou l'autre de ces nombres, il faut disposer d'information sur l'effectif du stock (donc sur le taux d'exploitation) des poissons pleinement recrutés, qu'on pourra obtenir par n'importe laquelle des méthodes décrites précédemment. Pour (1), on n'aura besoin que d'information couvrant une année — la première année de recrutement de la classe d'âge considérée; et, comme noté plus haut, il faut aussi supposer que pelotons recrutés et non recrutés de la classe d'âge accusent même taux de mortalité naturelle. Pour (2), les taux d'exploitation doivent être disponibles pour toutes les années de recrutement.

Pour le type de recrutement par peloton, la définition (2) ci-dessus peut être considérée comme *vraie* définition du nombre des recrues en provenance d'une fraie. Toutefois, si le recrutement est graduel plutôt que par peloton (section 11.1.3), la seule définition du nombre des recrues ayant véritable signification est la première, c'est-à-dire l'effectif de la classe d'âge au moment où elle commence à devenir vulnérable à la pêche.

11.4 EFFETS DE L'ENVIRONNEMENT SUR LE RECRUTEMENT

11.4.1 GÉNÉRALITÉS. La plus grande difficulté dans l'étude de l'effet de la densité du stock sur la reproduction nette vient de ce que les différences, d'année en année, des caractéristiques de l'environnement entraînent ordinairement, dans la reproduction, des fluctuations pour le moins aussi importantes (parfois beaucoup plus importantes) que celles associées à la variation de densité du stock sur la gamme observée. Parfois ces fluctuations montrent une corrélation significative avec une ou plusieurs caractéristiques physiques mesurables de l'environnement.

Dans la mesure où cela se produit, on peut éliminer l'effet de ces fluctuations de la variabilité totale par quelque sorte d'analyse de régression.

La découverte de rapports entre l'environnement et une certaine mesure de la reproduction ou de l'abondance d'un animal remonte très loin dans l'histoire; et le sujet offre un intérêt intrinsèque bien distinct de son utilisation pour réduire la variabilité du rapport géniteurs-progéniture. Les méthodes les plus utilisées en ce domaine sont décrites dans les manuels de statistique élémentaire; notre propos s'attache surtout ici aux problèmes d'interprétation. D'autres procédés plus complexes ont été proposés (e.g. par Doi 1955a, b), mais ne sont pas présentement pris en considération.

En général, il n'est pas trop difficile de découvrir des corrélations, même très « significatives » à cet égard, mais il importe d'être prudent dans la déduction de rapports causals. Il est bien connu par exemple que les corrélations entre « séries chronologiques » sont surtout de nature accidentelle (n'impliquent aucun rapport causal) quand les deux quantités accusent une tendance unidirectionnelle sur une période d'années. Une corrélation revêtira plus vraisemblablement de sens particulier quand les deux quantités modifient de façon parallèle la direction de leur tendance. Toutefois, même ces cas se révèlent parfois reliés (s'ils le sont) par le biais d'un troisième facteur dont le mode d'action peut être inconnu et dont l'existence même est *à priori* insoupçonnée.

En dépit de ces dangers, il serait absurde d'accepter le négativisme de ceux qui prétendent que, du fait qu'une régression ou corrélation soit fondée sur « la théorie des erreurs », toute information ainsi fournie soit nécessairement entachée d'erreur et par conséquent de peu de valeur. En réalité, une analyse de régression judicieusement élaborée donne exactement le résultat inverse: à partir d'une grande variabilité (« erreur ») initiale dont les causes sont inconnues, elle sépare quantitativement les composantes imputables à chacun d'un certain nombre de facteurs, de façon que la variabilité non identifiée ou erreur résiduelle soit substantiellement réduite.

11.4.2 EFFETS ADDITIFS ET MULTIPLICATIFS. Considérons la progéniture d'un seule fraie d'un stock de poissons jusqu'au moment où ces sujets deviennent pêchables — c'est-à-dire recrues de cette classe d'âge. Un changement d'une unité d'un facteur de l'environnement pourra avoir pour effet de changer d'une certaine quantité constante le nombre de recrues, ou de le changer d'un multiple constant ou encore d'une fraction de la valeur initiale, ou enfin agir de manière plus complexe. Dans la pratique, on devrait s'attendre que l'effet de l'environnement physique s'exerce normalement de façon multiplicative plutôt qu'additive: si les conditions sont favorables, tous les alevins ont la chance d'en bénéficier; si elles sont défavorables, une certaine fraction (pas un nombre fixe) sera perdu. Pour rendre les effets multiplicatifs susceptibles à l'analyse de régression linéaire, on fait appel au logarithme de l'effet observé plutôt qu'à sa valeur réelle. Les logarithmes présentent un avantage supplémentaire: ils rendent ordinairement la variabilité du nombre des recrues produites (valeurs de Y) plus complètement uniforme sur la gamme observée des effets de l'environnement (valeurs de X).

On ne retire ces avantages cependant qu'à un prix: la valeur « anticipée » ou « la plus fréquente » de Y, calculée à partir de la relation logarithmique pour un X donné, n'est pas la moyenne arithmétique des valeurs réelles observées de Y au niveau de ce X; elle est plutôt leur moyenne géométrique (MG), laquelle est toujours inférieure à la moyenne arithmétique correspondante (MA). La relation entre les deux peut être représentée par une équation modifiée d'après la formule (8) de Jones (1956, p. 35). Pour toute série d'éléments dont la distribution logarithmique est normale, on a:

$$\log_{10}(MA/MG) = 1,1518s^2(N - 1)/N \quad (11.5)$$

où s est l'écart type des \log_{10} normalement distribués des éléments et N le nombre des éléments dans la série¹. Si les données se présentent sous forme de logarithmes naturels, la formule devient :

$$\log_{10}(MA/MG) = 0,2172s^2(N - 1)/N \quad (11.6)$$

où s est l'écart type de la droite de régression des logarithmes naturels normalement distribués des variables aléatoires.

Le tableau 11.4 montre une série de valeurs calculées en utilisant $(N - 1)/N = 1$ dans (11.6). La formule suppose que les logarithmes des variables aléatoires soient normalement distribués, mais même si la distribution n'est pas particulièrement proche de la normale, cette relation fournira un ajustement approximatif. Autrement dit, on peut estimer la reproduction moyenne à partir du calcul de la moyenne géométrique et de l'écart type des logarithmes.

Une autre méthode, approximative, de conversion des valeurs de MG en MA est par calcul des valeurs anticipées de MG pour la série, et comparaison de leur total avec celui des valeurs observées (cf. exemple 11.4).

TABLEAU 11.4 Relation entre (1) écart type des logarithmes décimaux des variables aléatoires dont les logarithmes sont normalement distribués et (2) rapport de la moyenne arithmétique à la moyenne géométrique de ces variables, pour de grandes valeurs de N .

Écart type du logarithme	Rapport : MA/MG	Écart type du logarithme	Rapport : MA/MG
0,05	1,007	0,55	2,230
0,10	1,027	0,60	2,598
0,15	1,061	0,65	3,066
0,20	1,112	0,70	3,667
0,25	1,180	0,75	4,445
0,30	1,270	0,80	5,459
0,35	1,384	0,85	6,794
0,40	1,529	0,90	8,694
0,45	1,711	0,95	10,951
0,50	1,941	1,00	14,183

Un écart type du logarithme décimal de 0,5 correspond à une chance sur 20 de relever une seule reproduction aussi faible que 1/10 de la moyenne géométrique ou aussi élevée que 10 fois cette moyenne — fourchette totale de 100:1. Lorsque la variabilité de la reproduction est plus grande, la notion de reproduction *moyenne* s'avère plutôt ténue.

¹ Dans la formule de Jones, $MA = \mu$, MG fut fixé à 1, donc $\bar{x} = 0$; et $a = 0$. Avant de découvrir cette formule, un certain nombre de valeurs de MA/MG avaient été établies en calculant la série réelle et en établissant sa moyenne, grâce au tableau II de Pearson (1924) : il y avait accord jusqu'à la deuxième décimale.

11.4.3 RÉGRESSIONS CURVILIGNES. Pour toute condition de l'environnement il y a, typiquement, une gamme intermédiaire optimale, cernée en haut et en bas de conditions moins favorables. Ainsi, l'eau peut être ou trop froide ou trop chaude pour que les oeufs soient incubés avec succès : l'optimum est intermédiaire. Par conséquent, un graphe de reproduction (Y) en regard de la température (X) aurait un maximum et serait sans doute en forme de dôme ; donc, on ne pourrait en faire une droite par quelque simple transformation de l'une ou l'autre échelle, voire des deux. Le procédé mathématique consiste alors à trouver la régression de Y (ou log Y) par rapport à X et X². On peut même utiliser des puissances plus élevées de X, mais les données sur les stocks de poissons le permettraient rarement. Un moyen plus simple consiste à adapter une courbe, ou deux ou trois droites, à main levée sur le graphe, ce qui peut se justifier au moins pour analyse préliminaire (Rounsefell 1958).

11.4.4 TENDANCES SÉCULAIRES. Si les données révèlent une ou plusieurs tendances d'importance s'étendant sur des périodes d'années comparables à la longueur totale de la série des données, il est ordinairement nécessaire d'éliminer théoriquement cette tendance avant d'entreprendre l'étude des effets, d'année en année, des facteurs de l'environnement. Plusieurs méthodes sont à la disposition du chercheur.

1° Il est parfois possible d'appliquer une régression de Y par rapport au temps (linéaire, quadratique ou même d'ordre plus élevé), de calculer la valeur « anticipée » de chaque Y et de la soustraire du Y réel, pour obtenir une série de *résidus* (ainsi que le fit Milne par exemple, 1955, p. 476). On pourra ensuite porter ces résidus sur graphique et les vérifier par rapport aux divers facteurs de l'environnement.

2° Si la série est longue et la tendance irrégulière, une moyenne mobile de 5, 7 ou 9 éléments donnera la droite de tendance « anticipée » à partir de laquelle les résidus pourront être mesurés. Il faut prendre soin que le calcul de la moyenne n'élimine pas la variabilité pouvant être liée aux facteurs sous étude.

3° On peut utiliser un procédé plus satisfaisant quand la tendance en Y est liée à une tendance dans un facteur de l'environnement (X) dont l'influence sur Y est bien établie. Dans ce cas, la régression de Y par rapport à X éliminera la tendance, et là encore on pourra calculer les résidus afin de les utiliser avec d'autres facteurs. Mais on ne devrait *pas* employer ce procédé avec des facteurs d'environnement sélectionnés seulement en fonction de leur corrélation avec Y, en l'absence de preuve de source indépendante d'un effet réel sur Y, et ce, en raison du danger de corrélation dans les séries chronologiques dont il est parlé plus haut.

11.4.5 CORRÉLATIONS EXPLORATOIRES. En général, il peut y avoir un nombre infiniment grand de facteurs de l'environnement pouvant être choisis pour comparaison avec fiches de reproduction ou d'abondance de classe d'âge. Ainsi, température, pluviosité, etc., dans chaque mois d'une série et dans différentes combinaisons de mois, peuvent faire l'objet d'une étude (Hile 1941 ; Henry 1953 ; Dickie 1955 ; Ketchen 1956 ; et d'autres). La façon habituelle d'évaluer les relations

possibles est le calcul du coefficient de corrélation pour chaque groupe ou série. Si l'on vérifie plus d'un de ces rapports, cependant, la probabilité de dégager accidentellement une corrélation « significative » pour l'un d'eux augmente en proportion du nombre des facteurs examinés. Le chercheur est donc confronté au paradoxe que plus il vérifie de facteurs, plus il est susceptible d'inclure dans sa quête les facteurs vraiment agissants, mais, parallèlement, moins il a de chance de les reconnaître. Si tous les facteurs vérifiés semblent également plausibles *a priori*, le niveau de signification (valeur P) d'un seul effet peut être rendu plus plausible si on le hausse par rapport au nombre des facteurs — au moins comme approximation (cf. Fisher 1937, p. 66). Ainsi, s'il y a examen de quatre facteurs et que l'un d'eux paraisse « significatif » avec une valeur P de 0,02, la probabilité que ce facteur soit réellement lié à l'abondance n'est pas de 98% mais d'environ 92% (= $1 - 4 \times 0,02$).

Cependant, la situation est ordinairement plus complexe. Il y a presque toujours quelque hypothèse provisoire de relation possible derrière chaque corrélation examinée, même si certaines relations peuvent paraître forcées. De plus, on a tendance à vérifier d'abord les relations paraissant les plus appropriées, ou que suggère l'étude rapide des données. Le fait même que l'on ait songé à vérifier un facteur est un indice de son importance possible. Règle générale donc, les possibilités d'être « réelles » sont beaucoup plus fortes chez les premières corrélations vérifiées que, disons, chez la dixième, plutôt soumise à l'examen sous le coup d'une impulsion, même si la probabilité statistique formelle était la même dans les deux cas. Pour aider ses lecteurs à évaluer la réalité des corrélations observées, le chercheur devrait publier les détails des valeurs de *r* et de P pour tous les facteurs examinés, qu'ils paraissent significatifs ou non. Il devrait également indiquer son estimation *a priori* de la probabilité de chaque corrélation, ne serait-ce que de façon générale. Une scrupuleuse attention à ces points évitera bien d'embarrassantes volte-face.

En général, les relations provisoires déduites d'une étude exploratoire impliquant plusieurs facteurs demandent d'être confirmés par de l'information plus poussée. Cette information peut prendre la forme d'observations plus nombreuses du genre déjà utilisé, à mesure qu'elles s'accumulent avec le temps. Pour des populations de poissons, dix ans environ est habituellement le temps nécessaire à l'obtention d'une telle confirmation. Pour une solution plus prompte, on peut parfois tenter des expériences ou des observations afin de déterminer l'exacte nature causale de tout rapport suggéré par la corrélation — ce qui est d'ailleurs souhaitable chaque fois que possible. Une corrélation notée y gagne grandement en plausibilité si le processus biologique qui la sous-tend peut être démontré, ne fût-ce qu'au niveau qualitatif.

11.4.6 DIFFICULTÉ DE DÉMONTRER DES EFFETS SIGNIFICATIFS AVEC DE BRÈVES SÉRIES D'OBSERVATIONS. Règle générale, nous escomptons que plusieurs facteurs de l'environnement exerceront un rôle assez important dans la détermination de l'abondance de la classe d'âge. Si tel est le cas, aucun d'entre eux ne saurait être dominant, et aucun non plus ne pourrait avoir de corrélation « significative » quand les séries dont on dispose s'étendent sur moins de 15 à 25 ans. Ainsi,

supposons qu'uniquement cinq facteurs indépendants et sans corrélation déterminent la variation de la reproduction d'une espèce de poissons et que ces facteurs soient tous d'égale importance. Dans ce cas, le « coefficient de détermination » (p^2) pour chacun est de $1/5$ ou $0,20$, et le coefficient de corrélation est $p = \sqrt{0,20} = 0,447$. Dix-neuf paires de valeurs sont nécessaires à l'établissement d'une corrélation estimée de $r = 0,45$ aussi « significative » au niveau de $P_{0,05}$. Ainsi donc, si nous ne disposons que d'une quinzaine d'années d'observations, il pourrait n'y avoir aucun effet significatif susceptible de démonstration, même si toutes les probabilités pertinentes avaient été examinées. En pratique, un ou deux des cinq r ci-dessus dépasseraient sûrement, de façon fortuite, le niveau de $P_{0,05}$, tandis que les autres tomberaient au-dessous ; l'adjonction d'années supplémentaires d'observations risquerait fort de déplacer l'ordre de ces valeurs de r . Dans des cas du genre, l'effet qui à l'origine paraît le plus « significatif » peut perdre de son importance relative apparente ou même se résorber jusqu'à l'insignifiance, tandis qu'un effet originellement « non significatif » peut acquérir une importance susceptible de démonstration à mesure que de nouvelles données annuelles viennent s'ajouter à une série de corrélations. Ce genre de modifications a souvent été observé.

11.4.7 EFFETS DE DEUX FACTEURS OU PLUS CONSIDÉRÉS SIMULTANÉMENT — RÉGRESSION MULTIPLE. S'il est possible de disposer, couvrant une même période d'années, des évaluations de toutes les caractéristiques étudiées de l'environnement, la meilleure méthode d'analyse sera celle de la régression multiple, ou de sa proche alliée, la corrélation partielle. Cela est particulièrement indiqué si toutes les relations se rapprochent assez de la droite. Pour une analyse de régression multiple, il n'est pas nécessaire que les facteurs individuels examinés soient indépendants. Ainsi, les effets conjugués de la température et de la salinité de la mer, de même que de la vitesse du vent, sur la survie des oeufs pélagiques d'un poisson peuvent être étudiés dans la situation où ces trois facteurs ont tous une sorte de corrélation entre eux. Les « coefficients normaux de régression » fournissent des estimations de la valeur relative de chaque facteur dans la prédiction de survie. Ils ne disent *pas* si c'est température, salinité, vent, ou quelque facteur non mesurable telle la vitesse du courant, ou quelque combinaison de ces facteurs, qui affectent en fait directement la survie. Le carré du coefficient de corrélation multiple ajusté R_{λ}^2 représente la fraction de la variabilité totale de survie reliée à tous les facteurs examinés, que ces derniers soient ou non en corrélation.

La supériorité de l'analyse de régression multiple sur l'analyse d'un facteur unique réside dans le fait qu'elle séparera les effets de deux facteurs en corrélation et en indiquera la valeur relative à des fins prévisionnelles. Ceci est particulièrement avantageux en ce qui a trait aux effets antagonistes. Supposons par exemple que la survie des alevins soit hautement favorisée par de basses températures (sur la gamme étudiée), et plutôt peu favorisée par les courants lents, mais que les années de basse température soient généralement dotées de forts courants. En pareil cas, une simple corrélation entre la survie des alevins et la vitesse du courant s'avérerait positive, en dépit du fait que la relation biologique soit négative. Quand on dispose de suffisamment d'années d'observations, la régression multiple ou la corrélation

partielle découvrira la véritable relation en cause et fournira une estimation de l'importance de chaque effet en l'absence de l'autre.

Les régressions multiples peuvent être traitées à plusieurs termes sur ordinateur de bureau, quoique leur interprétation puisse devenir difficile. Sans ordinateur ou à titre d'essai, mieux vaut restreindre le nombre des facteurs considérés à trois ou quatre et recourir à son bon jugement dans le choix de ceux à soumettre à l'examen :

1° La préférence devrait aller aux facteurs susceptibles d'affecter directement l'organisme, tels qu'indiqués par les relations biologiques connues ou plausibles.

2° De deux facteurs ou plus en étroite corrélation, un seul doit être utilisé; s'il est impossible d'accorder préférence à l'un sur la base précédemment indiquée, on devra le faire arbitrairement. Une « étroite » corrélation, à cette fin, serait une corrélation supérieure à $r = 0,8 - 0,9$, et s'ajusterait selon le nombre des autres facteurs à inclure.

3° Les facteurs représentés par des évaluations quantitatives relativement précises seront préférés à ceux simplement classifiés *grosso modo* ou subjectivement (par exemple sous 1, 2 et 3, correspondant à léger, moyen, lourd).

Pour l'utilisation de « coefficients de parcours » devant servir à éclairer les relations découvertes, voir les publications de Davidson et autres (1943) et de Li (1956), ainsi que leurs références aux articles de Sewall Wright.

11.4.8 ANALYSE DE RÉGRESSION PAR ÉTAPES. Soit à cause du grand nombre de facteurs à examiner, ou de certaines relations non linéaires, ou encore de données non complètes pour tous les facteurs, il est parfois nécessaire d'effectuer une analyse par étapes (Rounsefell 1958). On travaille sur un ou quelques facteurs à la fois et utilise dans l'opération suivante les éléments « résiduels » obtenus à chaque opération. Dans ce genre d'approche, les facteurs de l'environnement devraient eux-mêmes être d'abord examinés par paire; chacun de ceux offrant une corrélation modérée *et* paraissant susceptibles d'exercer des effets indépendants sur la valeur de Y devraient être inclus, si possible, dans la même régression multiple. Hors cela, il faudrait de préférence traiter les facteurs selon l'ordre d'importance de la corrélation (positive ou négative) de chacun avec l'effet considéré; c'est de cette façon que la variabilité des éléments résiduels sera le plus rapidement diminuée. Les probabilités significatives des facteurs peuvent être évaluées en se basant sur le r ou R pour chaque régression, et l'on peut obtenir une valeur globale de P en transformant et en combinant les P séparés pour en arriver à une valeur x^2 (Fisher 1950, section 21.1).

EXEMPLE 11.1 RELATION POSSIBLE ENTRE CAPTURES DE SAUMON KETA DANS LA BAIE TILLAMOOK ET DÉBIT D'EAU ET AUTRES FACTEURS (selon Ricker 1958a d'après Henry 1953).

Henry s'est servi de la méthode de régression exploratoire pour étudier les rapports entre les captures de saumon keta et les débits des cours d'eau au mo-

ment où les oeufs d'où provenait chaque génération étaient pondus ou se trouvaient dans les sillons, c'est-à-dire de novembre à avril, 4 ans ou $3\frac{1}{2}$ auparavant. Sur 32 genres de débits examinés, pour mois seuls ou combinés, on ne découvrit de corrélations significatives ou évocatrices ($P = 0,15$ ou moins) que pour le débit maximal début novembre et le débit minimal en février (ou sur ensemble de mois comprenant février). Des essais plus poussés indiquèrent que le débit minimal s'étalant du 15 janvier au 20 mars produisait une régression de signification apparente de $P = 0,01$ (cet indice de débit apparaît colonne 7 du tableau 11.6). Le coefficient de corrélation était de 0,63, indiquant que 40% de la variation de la capture était associée à cet indice de débit du courant *tout au long des années en cause*. Avec cette variable, la meilleure équation prévisionnelle était :

$$Y = -493,6 + 2,059x_1 \quad (11.7)$$

où Y représente la prise anticipée en milliers de livres, à même la génération affectée par le débit en question, et x_1 le débit minimal en pieds cubes par seconde. Cependant, Henry souligne qu'il est peu probable qu'une relation aussi forte, avec précisément cet indice de débit, se maintienne ultérieurement, bien qu'avec un indice *quelconque* de débit minimal durant l'hiver, une forte relation puisse fort bien se maintenir. La relation biologique à invoquer est que l'eau basse en hiver expose les oeufs à la dessiccation, au gel ou à l'asphyxie.

Henry combina également deux facteurs qui suggéraient une relation intéressante : le débit maximal des eaux début novembre (x_2 — en pieds cubes par seconde) et la température maximale de l'air en janvier ou février (x_3 — en degrés Fahrenheit), et ce, en une régression multiple avec ce qui précède, comme indiqué à l'équation suivante :

$$Y = 346,5 + 0,9731x_1 + 0,06610x_2 - 7,782x_3 \quad (11.8)$$

Toutefois, l'application de cette expression ne réduit que légèrement la variabilité résiduelle des captures, comparé aux reliquats de l'équation (11.7).

11.5 LA RELATION ENTRE STOCK ET RECRUTEMENT

11.5.1 GÉNÉRALITÉS. Du fait que les poissons changent de nourriture et d'habitudes au long de leur croissance, les poissons d'un âge donné peuvent, à des degrés divers, être en concurrence avec d'autres âges de leur propre espèce, ou devenir leur proie. Par conséquent, une description rigoureusement juste des effets de la densité du stock sur le recrutement devrait se fonder sur les évaluations de densité pour chaque groupe d'âge individuel de la population (ou combinaisons des âges écologiquement équivalents), ainsi que sur un indice de l'efficacité de chaque groupe. Toutefois, une analyse du genre requiert de l'information à une échelle beaucoup plus grande que tout ce que l'on a pu entrevoir jusqu'ici. Une méthode voisine de cette approche (Ricker 1954a, b) se base sur la possibilité que, parmi les caractéristiques d'une population affectant reproduction et recrutement, l'abondance des *reproducteurs matures* soit souvent d'une importance suffisamment marquante (ou offre une corrélation suffisamment forte avec d'autres importants facteurs) pour détenir une réelle valeur au niveau de l'analyse et de la

prédiction. Bien que le cannibalisme exercé sur les jeunes par les adultes soit possible chez plusieurs espèces, il est probable que l'effet de la densité du stock parental sur le recrutement s'exerce le plus souvent *via* la densité des oeufs et des larves produits, la survie de ces oeufs ou larves étant affectée par une concurrence² dépendante de la densité au plan nourriture, espace, prédation compensatoire, etc.

11.5.2 COURBES DE RECRUTEMENT. Théoriquement du moins, il est possible de recenser une classe d'âge à différents stades : oeufs fécondés, larves, fingerlings et divers âges plus avancés. Dans le cadre d'études de production, il est du plus grand intérêt de connaître le nombre des recrues fournies au stock pêchable par chaque classe d'âge ; chez plusieurs populations, ce chiffre est surtout fixé au cours de la première année, en particulier aux stades d'oeuf et de larve (Cushing et Harris 1973 ; Jones 1973). Durant cette période, le taux de mortalité peut varier modérément ou fortement, en raison de différences de conditions de l'environnement d'une année à l'autre, mais doit aussi avoir une certaine relation avec l'effectif du stock existant.

Le graphe des recrues par rapport aux reproducteurs s'appelle courbe de recrutement ; courbe de reproduction est un terme plus général, applicable lorsque la progéniture est dénombrée à un stade *quelconque* de son cycle biologique. Les points sur ce genre de graphe ont tendance à être plutôt dispersés à cause des effets de l'environnement : on a donc tenté d'établir des interactions possibles entre les poissons adultes et leur progéniture, et d'en déduire quelle sorte de courbe moyenne chacune de ces interactions produirait. Pour description des situations biologiques pouvant produire l'une ou l'autre de plusieurs relations simples, on pourra consulter Ricker (1954b, 1958a), Beverton et Holt (1957) et particulièrement les publications de Chapman (1973) et de Cushing (1973). Malheureusement, notre connaissance des mécanismes régulateurs de population dans la nature est si faible qu'il est ordinairement difficile de choisir entre différentes courbes sur cette base, de sorte que, le plus souvent, on trace la courbe simple qui paraît la plus raisonnable. Cependant, des deux courbes les plus utilisées, celle de Ricker convient mieux quand le cannibalisme des adultes sur les jeunes constitue un important mécanisme régulateur, ou lorsqu'une forte densité a pour effet d'allonger la période nécessaire au jeune poisson pour traverser une phase de particulière vulnérabilité de taille, ou lorsqu'il y a décalage dans la réponse d'un prédateur ou parasite devant l'abondance des jeunes poissons qu'il consomme, avec surcompensation pour la plus forte densité *initiale* des espèces proies. La courbe de Beverton-Holt est probablement appropriée, lorsque le niveau d'abondance est freiné par les disponibilités de nourriture ou d'habitat, ou lorsqu'un prédateur est en mesure de régler sur le champ et de façon soutenue son activité prédatrice, en fonction de l'abondance des proies en cause.

² Les avis sont fort partagés, surtout parmi les entomologistes, quant au rôle et peut-être même la réalité de la subordination à la densité, en ce qui touche l'abondance animale. Une brève analyse de Solomon (1957) résume la controverse d'un point de vue similaire à ce qui sous-tend l'argument donné ici ; voir également Ricker (1955b).

La courbe des recrues (R) par rapport aux géniteurs (P) doit présenter les caractéristiques suivantes :

1° Elle doit passer par l'origine, de sorte que lorsqu'il n'y a pas de stock adulte, il n'y ait pas de reproduction.

2° Elle ne doit pas tomber en abscisse à des niveaux plus élevés de stock, de sorte qu'il n'y ait pas de point où la reproduction s'avère entièrement éliminée à de fortes densités. (Ce n'est pas là un impératif logiquement nécessaire, mais il paraît raisonnable et s'accorde avec les observations disponibles.)

3° Le *taux* de recrutement (R/P) doit baisser de façon continue avec l'augmentation du stock parental (P). Théoriquement du moins, cette condition risque d'être violée à l'intérieur d'une certaine gamme intermédiaire de densités de stock, mais le seul exemple à en être donné a récemment reçu une interprétation différente (Ricker et Smith 1975).

4° Le recrutement doit dépasser le stock de géniteurs sur une partie de la gamme des valeurs de P (lorsque R et P sont mesurés en unités équivalentes); autrement le stock ne peut se maintenir.

11.6 COURBES DE RECRUTEMENT DE RICKER

11.6.1 PREMIÈRE FORME. La famille de courbes proposées par Ricker (1954b, 1958a, 1971c, 1973c) peut s'inscrire de différentes manières, dont deux sont d'usage général. En voici une :

$$R = \alpha P e^{-\beta P} \quad (11.9)$$

R nombre des recrues

P importance du stock parental (en nombre, poids, production d'oeufs, etc.)

α paramètre sans dimensions

β paramètre aux dimensions de 1/P

La figure 11.1 constitue un exemple d'une courbe de ce genre. La pente (différentielle) de (11.9) est :

$$(1 - \beta P) \alpha e^{-\beta P} \quad (11.10)$$

Ramenant le tout à zéro, et puisque $\alpha e^{-\beta P}$ ne peut égaier zéro, le niveau maximal de recrutement est atteint lorsque le stock reproducteur devient :

$$P_m = \frac{1}{\beta} \quad (11.11)$$

Remplaçant (11.11) dans (11.9), le recrutement maximal est :

$$R_m = \frac{\alpha}{\beta e} = \frac{0,3679\alpha}{\beta} \quad (11.12)$$

On peut adapter l'expression (11.9) aux données et estimer P_m et R_m , quelles que soient les unités affectées à R et P. Par exemple, P peut être la biomasse de stock mature et R le nombre des poissons d'âge 2 produit par ce stock. Mais

lorsque recrues et parents sont évalués selon des unités comparables, de sorte qu'il y ait un niveau d'abondance de remplacement auquel $R = P$, ce niveau de remplacement (P_r) peut être déterminé en substituant $R = P$ dans (11.9) :

$$P_r = \frac{\log_e \alpha}{\beta} \quad (11.13)$$

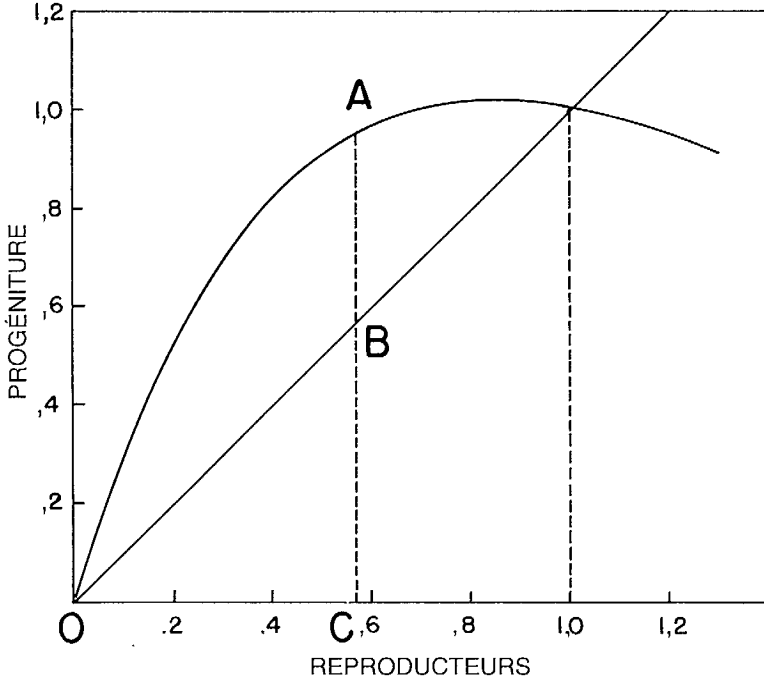


FIG. 11.1 Exemple d'une courbe de reproduction du type $R = \alpha Pe^{-\beta P}$ ou $R = Pe^a (1 - P/P_r)$, avec $a = 1,119$. Le point A peut être tout point sur la courbe, la distance AB représentant la reproduction excédentaire qui doit être enlevée par pêche si le stock doit demeurer en équilibre à ce niveau. La distance AB atteint un maximum un peu plus à gauche sur la courbe.

11.6.2 SECONDE FORME. Avec R et P en mêmes unités, l'expression (11.9) peut être modifiée par introduction du paramètre $a = P_r \beta = \log_e \alpha$ (d'après 11.13). Après avoir substitué $\beta = a/P_r$ et $\alpha = e^a$ dans (11.9), on obtient :

$$R = Pe^{a(1 - P/P_r)} \quad (11.14)$$

Sous cette forme, l'abondance de remplacement P_r apparaît comme un paramètre explicite, ce qui est commode chaque fois que l'on peut estimer P_r . Un autre avantage de (11.14) est que le seul paramètre a décrit complètement la forme de la courbe (fig. 11.2). Et puisque $a = P_r/P_m$, l'importance du stock reproducteur nécessaire au recrutement maximal est immédiatement connue. Pour $a > 1$, le recrutement maximal advient lorsque les reproducteurs sont au-dessous du niveau

de remplacement, et que la courbe devient plus abrupte et affecte davantage la forme en dôme à mesure que a s'élève; pour $a < 1$, le recrutement maximal advient lorsque le niveau du stock dépasse celui du remplacement.

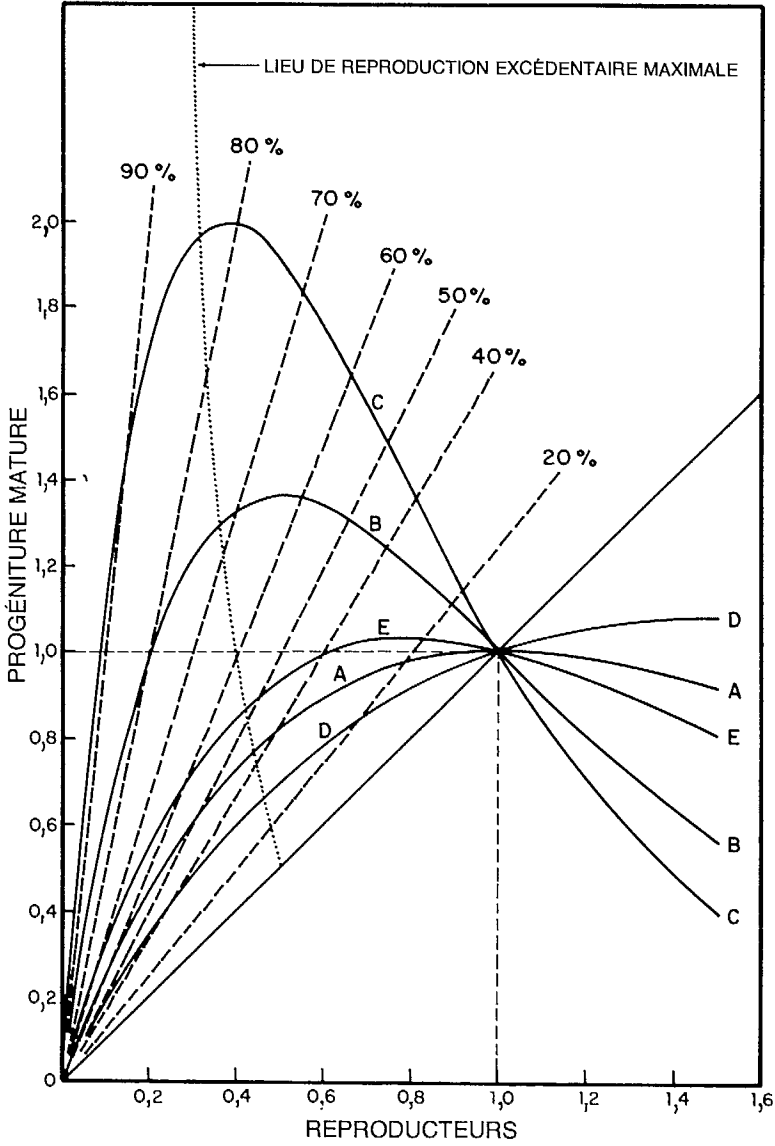


FIG. 11.2 Courbes de reproduction conformes à la relation de Ricker. Le point où les courbes croisent la diagonale correspond au niveau de remplacement du stock et de la reproduction. Les lignes brisées partant de l'origine sont les lieux de reproduction d'équilibre pour les taux de reproduction indiqués. (Voir tableau 11.5 pour paramètres.)

11.6.3 MOYENNES GÉOMÉTRIQUE ET ARITHMÉTIQUE. Les équations (11.9) et (11.14) fournissent des estimations des valeurs des moyennes géométriques de R à

un P donné. Pour convertir en moyennes arithmétiques, on peut utiliser les équations (11.5) ou (11.6), avec s^2 égal à la variance des points par rapport à la droite de régression de (11.15) ou (11.16).

Si la distribution des valeurs de R à un P donné est logarithmiquement normale, la courbe MG évaluée, d'après le P observé, la valeur la plus probable de recrutement obtenue en quelque année que ce soit, tandis que la courbe MA évaluée la valeur de la moyenne arithmétique à long terme des recrutements obtenus à ce même P.

11.6.4 ADAPTATION DE LA COURBE. Le moyen le plus facile d'adapter (11.9) ou (11.14) à un ensemble de données consiste à déplacer P vers la gauche et à prendre les logarithmes, ainsi que proposé à l'origine par Rounsefell (1958) :

$$\log_e R - \log_e P = \log_e \alpha - \beta P \quad (11.15)$$

$$\log_e R - \log_e P = a - aP/P_r \quad (11.16)$$

La pente de la régression de $(\log_e R - \log_e P)$ par rapport à P est une estimation de β ou de a/P_r , et le point d'intersection sur l'ordonnée est l'estimation de $\log_e \alpha$ ou a . Cette ligne de moyenne géométrique peut alors être convertie en ligne de MA par emploi de l'équation (11.6). L'opération est peut-être plus simple si l'on utilise les logarithmes décimaux comme à l'exemple 11.3 ci-après. Le tracé de la ligne de MG peut être réalisé à l'aide du programme machine RICKER-1 de P.K. Tomlinson (Abramson 1971).

Une autre méthode, utilisée par Cushing et Harris (1973), consiste à « simplement » minimiser la somme des carrés des déviations de la courbe par essais, à l'aide d'un ordinateur. (Les estimations obtenues à partir du tracé logarithmique peuvent servir de valeurs d'essai initiales.) Cette méthode donne une ligne de MA qui peut être très proche de celle obtenue par les logarithmes et par (11.6); toutefois, la méthode logarithmique présentera habituellement l'avantage de stabiliser la variance des points par rapport à la ligne.

11.6.5 AUTRES STATISTIQUES. L'appendice III résume une série de statistiques dérivées de (11.9) et de (11.14). L'article 19 est probablement du plus grand intérêt, indiquant comment découvrir le rendement maximal soutenu (capture maximale d'équilibre ou reproduction excédentaire maximale). La figure 11.2 montre que le RMS est atteint au point où la courbe est parallèle à la ligne de remplacement, c'est-à-dire lorsque sa pente est de 1. Les reproducteurs nécessaires (P_s) sont déterminés en égalisant la pente à 1 et en résolvant par approches; les deux formes de cette équation sont les suivantes :

$$(1 - \beta P_s) \alpha e^{-\beta P_s} = 1 \quad (11.17)$$

$$(1 - a P_s / P_r) e^{a(1 - P_s / P_r)} = 1 \quad (11.18)$$

(Si l'expression (11.18) est utilisée, il convient de considérer $P_r = 1$ tant que l'on n'aura pas situé P_s .)

Avec la valeur de P_s ainsi obtenue, on calcule R_s à partir de (11.9) ou de (11.14), et le RMS à partir de $C_s = R_s - P_s$. D'autre part, on peut calculer la valeur de la moyenne arithmétique de R_s en utilisant (11.6), et ici encore on détermine C_s par différence.

Un autre point d'intérêt touche le recrutement maximal (R_m — articles 9 et 10 de l'appendice III). R_m est égal à $\alpha/\beta e$, obtenu à partir des reproducteurs $P_m = 1/\beta$; donc, le taux de recrutement au point de recrutement maximal absolu sera $R_m/P_m = \alpha/e$. Le taux maximal de recrutement est atteint lorsque $P \rightarrow 0$, et il est égal à α (article 3 de l'appendice III). Ainsi, le recrutement maximal *absolu* (pour ce modèle) advient toujours quand le *taux* de recrutement est de $1/e$ ou 37% de son maximum. La différence, en taux instantané de mortalité, entre les deux cas est exactement 1.

11.6.6 ILLUSTRATIONS. La figure 11.2 montre cinq courbes de reproduction conformes à (11.9) et (11.14). Les paramètres correspondants et certaines quantités caractéristiques apparaissent au tableau 11.5. Notons qu'une grande variété de formes est possible dans le cadre d'une simple expression mathématique.

On peut répondre à un éventail de questions à l'aide du tableau 11.5 et de l'appendice III. Par exemple, il fut un temps où il fallait ménager 50% de fuite dans les cours d'eau à saumons de l'Alaska; ainsi, peut-on désirer connaître la forme de courbe de Ricker où capture et fuite soient égales au point de vue rendement maximal soutenu (RMS). D'après l'article 21 de l'appendice III, $a = 0,5 - \log_e(1 - 0,5) = 1,193$; donc, la courbe s'étend un peu en dessous de E dans la figure 11.2, passant par le point où le lieu de reproduction excédentaire maximale coupe la ligne d'exploitation de 50%. Pour cette courbe, le stock de reproducteurs requis pour le RMS s'établit à 42% de l'abondance moyenne primitive du stock.

TABLEAU 11.5 Paramètres des cinq courbes de reproduction de la figure 11.2, avec une autre calculée à l'aide de l'appendice III. Le niveau de remplacement du stock est $P_r = 1\ 000$.

Courbe	D	A	E	F	B	C
Paramètre a de (11.14)	0,667	1,000	1,250	1,500	2,000	2,678
Paramètre a de (11.9)	1,948	2,718	3,490	4,482	7,389	14,556
Paramètre β de (11.9)	0,000667	0,001	0,00125	0,0015	0,002	0,002678
Recrutement maximal (R_m)	1 072	1 000	1 027	1 102	1 359	2 000
Reproducteurs nécessaires au recrutement maximal (P_m)	1 500	1 000	800	667	500	373
Rendement maximal soutenu — RMS (C_s)	198	330	447	587	935	1 656
Reproducteurs nécessaires au RMS (P_s)	456	433	415	397	361	314
Recrutement au RMS (R_s)	654	763	862	984	1 296	1 970
Taux d'exploitation au RMS (u_s)	0,304	0,433	0,519	0,596	0,722	0,841
Taux d'équilibre limitatif de l'exploitation	0,486	0,632	0,714	0,777	0,865	0,932

EXEMPLE 11.2 ADAPTATION D'UNE COURBE DE RECRUTEMENT À UNE POPULATION DE MORUES (données de Garrod 1967).

La figure 11 de Garrod (1967) illustre le succès d'une reproduction de morues arctico-norvégiennes. L'indice d'abondance des classes d'âge y est porté contre un indice du poids de stock, les deux ayant été élaborés à la suite de divers ajustements à des données primaires plutôt complexes. À la figure 11.3, la courbe de reproduction de l'équation (11.9) est appliquée aux données de Garrod, à l'aide de la régression ordinaire de $\log_e R - \log_e P$ contre P car P est probablement beaucoup plus précis que R . Les constantes sont $\log_e \alpha = 1,774$, $\alpha = 5,89$, et $\beta = 0,01861$. La variance par rapport à la ligne de régression est $s^2 = 0,3180$ et d'après (11.6) on obtient le multiplicateur 1,165 pour convertir la ligne de MG en MA; ces deux opérations sont indiquées à la figure 11.3.

Ni l'une ni l'autre de ces lignes ne s'appliquent parfaitement aux tendances apparentes des données, bien qu'elles se situent probablement dans les limites de l'erreur aléatoire possible. Une courbe empirique serait plus accentuée et présenterait un dôme plus élevé; cependant, Garrod (p. 179) estime R et P tous deux trop faibles pour les années 1937 – 1943 et R un peu trop fort en 1949 et trop faible en 1950. Si ces ajustements étaient réalisés, le tracé en serait de beaucoup amélioré. La grande variabilité se manifestant d'année en année est typique de l'historique de ce stock.

Il n'existe aucun moyen direct de calculer le niveau de remplacement du stock d'après la figure 11.3. Toutefois, l'importance du stock primitif ne devrait pas être de beaucoup inférieure, si elle l'était, à la valeur la plus haute indiquée sur le graphe et, compte tenu de la sous-estimation de points pour les années précédentes, j'ai

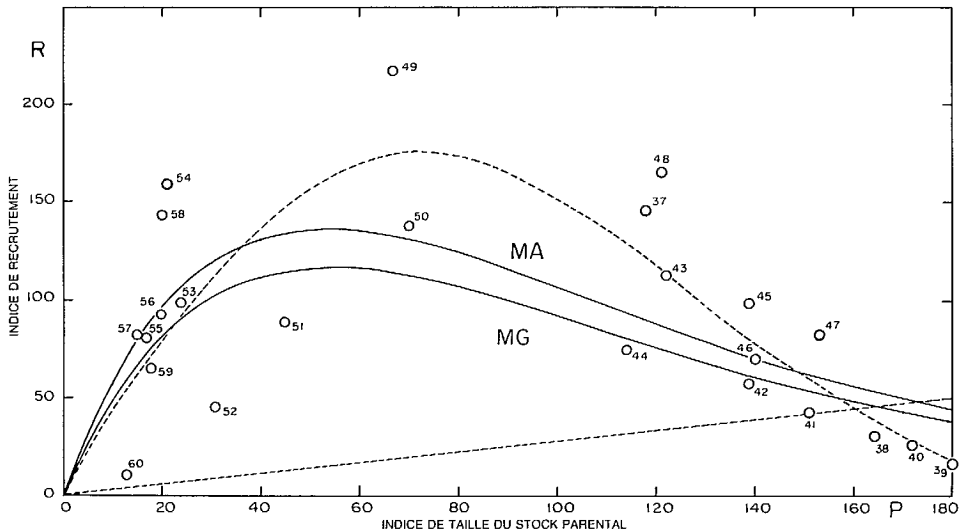


FIG. 11.3 Graphe du recrutement contre stock parental de morues arctico-norvégiennes. Courbes en trait plein — courbes de reproduction de Ricker pour valeurs des moyennes géométrique et arithmétique; la courbe en pointillé est tracée à main levée (voir texte) (données de Garrod 1967).

tracé une ligne de remplacement possible ($P = 180$, $R = 50$). Dans l'état naturel de ce stock, un contingent annuel relativement faible de recrues (à partir de l'âge 3 par exemple) rallie un groupe de poissons plus âgés et plusieurs fois plus nombreux. Ces recrues remplaçaient ordinairement les mortalités par cause naturelle parmi les sujets âgés, mortalités pouvant être d'environ 10% (dans l'exemple 2.5 on avait estimé un taux de mortalité totale de 25% durant une période où s'exerçait déjà une pêche intensive).

Dans des conditions d'exploitation intensive, cependant, la population de morues acquiert un caractère particulier. Le stock dépassant l'âge 3 est moins nombreux, ou du moins plus faible comme masse globale, et est beaucoup plus jeune, avec un nombre moyen annuel de recrues beaucoup plus élevé en valeur absolue et relative. La figure 11.3 indique que le recrutement maximal soutenu devrait être inférieur au recrutement maximal mais pas de beaucoup. D'après (11.11), l'effectif du stock qui donne le recrutement maximal est $P_m = 1/0,01861 = 53,7$, et d'après (11.12), le recrutement correspondant est $R_m = 0,3679 \times 5,89/0,01861 = 117$ d'après la courbe de MG, et $117 \times 1,165 = 136$ d'après la courbe de MA. Donc, P_s devrait être un peu inférieur à 54, la MA de R_s un peu inférieure à 136, et le rendement maximal soutenu devrait être la différence entre les deux, soit environ 80.

L'estimation des *rendements* soutenus à différents âges de recrutement et à différents taux de pêche nécessite la connaissance des taux de croissance et de mortalité naturelle que l'on combinera à l'information touchant le recrutement. Walters (1969) estima le rendement d'équilibre pour ce stock par la méthode décrite section 12.4.2, mais les taux de mortalité naturelle qu'il utilisa sont si exagérément élevés que le résultat manque nécessairement de réalisme. Toute simulation de la genèse réelle du stock devrait être effectuée d'année en année et tenir compte des effets d'une pêche en expansion, de même que des modifications du recrutement.

Une raison possible de cette forme pour la courbe de morue résiderait dans l'observation de Ponomarenko (1968) à l'effet que la morue de la mer de Barents dévore un grand nombre de ses propres petits. Ainsi que mentionné section 11.5.2, le contrôle de la population par cannibalisme est l'un des phénomènes pouvant conduire à la courbe de reproduction de l'équation (11.9).

EXEMPLE 11.3 ADAPTATION D'UNE COURBE DE RECRUTEMENT AUX STATISTIQUES DU SAUMON KETA DE LA BAIE TILLAMOOK (extrait, avec modification, de Ricker 1958a d'après Henry 1953).

Le saumon keta (*Oncorhynchus keta*) de la baie Tillamook devient le plus souvent mature à l'âge 4 tel que signalé à l'exemple 11.1; ainsi, chaque capture annuelle (C) peut-elle être considérée comme représentant dans une très grande mesure la progéniture du stock reproducteur de 4 années en arrière. Henry rapporte que c'est à peu près le même groupe de pêcheurs qui pêcha dans la baie durant les années indiquées au tableau 11.6, de sorte que la variation du taux d'exploitation d'une année à l'autre fut sans doute peu forte, sauf en 1932 : cette année-là, en effet, les conditions économiques réduisirent de beaucoup la capture en novembre

et décembre (Henry 1953, pp. 11 et 17; les quantités prises en octobre laissent supposer qu'il y aurait eu capture au-dessus de la moyenne si la pêche s'était poursuivie). Pour analyse objective du recrutement à partir de ces données, il faudrait également connaître l'évasion (P), pour chaque année, afin que la production totale ($R = P + C$) puisse être reliée au P de quatre ans en arrière. Nous ne disposons d'aucune donnée du genre, mais pour mieux expliquer, j'ai supposé que $C = P$ chaque année; C sert donc d'estimation de P, et 2C de quatre années plus tard sert d'estimation du R qui en résulte (tableau 11.6). Pour obtenir une courbe ayant la forme de l'expression (11.16), on a appliqué une ligne de régression ordinaire au logarithme décimal de (R/P) contre P, l'unité étant 1 000 lb à tous les points de l'opération. La pente était de $-0,0003919$ et le point d'intersection sur l'axe des Y, de $+0,6295$. Nous convertissons ces valeurs en termes de logarithmes naturels et les appliquons en (11.16) :

$$a/P_r = 0,0003919/0,4343 = 0,0009024$$

$$a = 0,6295/0,4343 = 1,450$$

$$P_r = 1,450/0,0009024 = 1\ 607 \text{ milliers de lb}$$

L'équation devient :

$$R = P e^{1,450(1 - P/1\ 607)} \quad (11.19)$$

La figure 11.4A indique les données logarithmiques ainsi que le tracé; la courbe inférieure de la figure 11.4B est la courbe antilog de MG. La variance des points par rapport à la courbe est de 0,0791. Pour trouver la courbe de MA correspondante, nous avons, d'après (11.5) :

$$\log_{10}(MA/MG) = 1,1518 \times 0,0791 \times 20/21 = 0,0869$$

Par conséquent, $MA/MG = 1,222$, et l'on utilise ce facteur pour convertir les valeurs de R calculées d'après (11.19), ce qui donne la courbe supérieure de la figure 11.4B. À noter que pour la courbe MA, 1 607 milliers de lb ne constituent plus le niveau de remplacement du stock, et celui-ci n'est pas non plus égal à $1\ 607 \times 1,222$. La valeur réelle peut être calculée par itération, ou estimée graphiquement : elle est d'environ 1 830 milliers de lb.

La variance des valeurs du log R (colonne 4 du tableau 11.6), par rapport à leur moyenne est de 0,0932, tandis que leur variance par rapport au tracé de la courbe, est de 0,0791. La variance n'est donc pas grandement réduite si l'on utilise la courbe, mais les points sont distribués de telle sorte qu'aucune autre courbe ne pourrait faire beaucoup mieux.

Pour estimer la capture maximale d'équilibre (RMS), nous évaluons d'abord le nombre requis de reproducteurs P_s en rendant la pente de (11.19) égale à 1 (ligne 2 de l'appendice III) :

$$(1 - 1,450P_s/P_r)e^{1,450(1 - P_s/P_r)} = 1$$

TABLEAU 11.6 Captures de saumon keta de la baie Tillamook et données logarithmiques utilisées pour tracer une courbe de reproduction de forme (11.4). (Les logarithmes sont décimaux.) La colonne 2 indique les captures de saumon en milliers de livres, considérées également représentatives du stock de reproducteurs à un taux d'exploitation estimé de 50% (voir texte *re* 1928 et 1932). La colonne 4 est le logarithme de la progéniture (capture plus fuites), estimée au double de la capture 4 ans après l'année d'éclosion indiquée à la colonne 1. La colonne 5 est la différence entre 4 et 3, et on donne sa régression par rapport à P à la colonne 2. La colonne 6 indique le log R « anticipé », calculé d'après $\log R = \log P - 0.000392P + 0.630$. La colonne 7 a été utilisée dans l'exemple 11.1 : elle représente le débit d'eau minimal en pieds cubes/seconde dans certains cours d'eau entre le 15 janvier et le 20 mars de l'année *suivant* la fraie. Chaque débit peut donc influencer sur les captures effectuées durant l'année astronomique, 3 ans plus tard (données de Henry 1953 et communication personnelle).

1	2	3	4	5	6	7
Année	P	log P	log R	log(R/P)	log R calculé	Débit minimal
1923	644	2,81	3,55	0,74	3,19	
1924	854	2,93	3,75	0,82	3,23	
1925	931	2,97	3,37	0,40	3,24	
1926	244	2,39	2,67	0,28	2,92	
1927	1 764	3,25	3,28	0,03	3,19	
1928	(2 804)	
1929	1 171	3,07	3,04	-0,03	3,24	
1930	234	2,37	2,83	0,46	2,91	
1931	947	2,98	3,06	0,08	3,24	
1932	(89)	
1933	552	2,74	2,94	0,20	3,15	795
1934	336	2,53	3,16	0,63	3,03	380
1935	572	2,76	2,93	0,17	3,17	665
1936	1 189	3,08	2,94	-0,14	3,24	515
1937	438	2,64	3,54	0,90	3,10	640
1938	725	2,86	3,72	0,86	3,21	821
1939	427	2,63	2,88	0,25	3,09	945
1940	439	2,64	2,86	0,22	3,10	490
1941	1 756	3,24	3,19	-0,05	3,18	348
1942	2 651	3,42	2,98	-0,44	3,01	486
1943	379	2,58	2,87	0,29	3,06	344
1944	361	2,56	3,25	0,69	3,05	646
1945	777	2,89	2,94	0,05	3,22	572
1946	482
1947	374
1948	895
1949	436
Moyenne ^a	828	3,131	0,305
Variance ^a	349 651	0,0932	0,1313

^aOmettant 1928, 1932 et 1946-49.

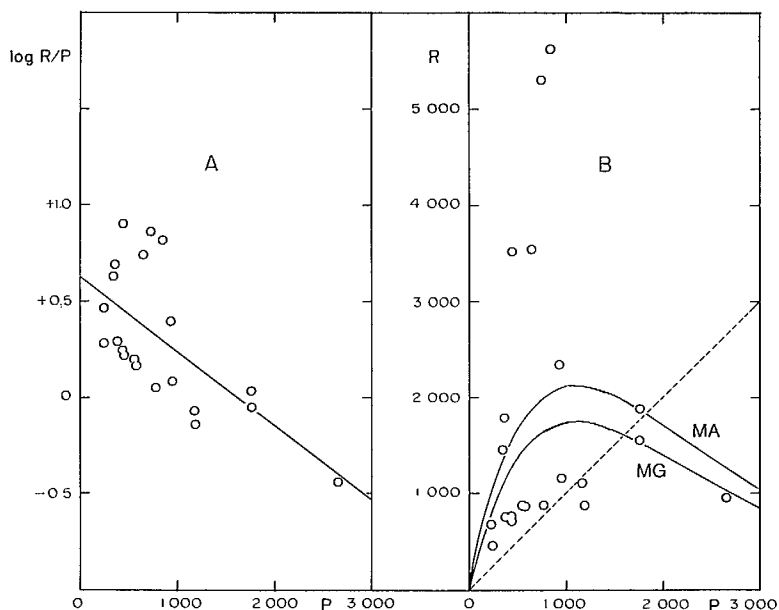


FIG. 11.4 Courbe de recrutement approximative pour le saumon keta de la baie Tillamook. (A) Logarithmes décimaux de R/P portés contre P auxquels on a adapté une droite de régression ordinaire; (B) recrutement porté contre stock parental, avec courbe de recrutement de Ricker (MG) et sa transformation en moyenne arithmétique (MA). L'échelle est en 1 000 lb de poisson (données tirées du tableau 11.6).

La résolution de cette équation par approximation donne $P_s/P_r = 0,400$; $P_r = 1\ 607$ milliers de lb, $P_s = 642$ milliers de lb, d'où la valeur MG de R_s , évaluée d'après (11.19) à 1 533 milliers de lb. La valeur MA du recrutement optimal est de 1,222 fois ce nombre, ou 1 872, et l'estimation du RMS est de $1\ 872 - 642 = 1\ 230$ milliers de lb, prélevées à un taux constant d'exploitation de $1\ 230/1\ 872 = 66\%$. S'il était possible de prévoir le stock assez précisément chaque année, on pourrait prélever des prises moyennes un peu plus importantes en pêchant plus intensément les forts recrutements et moins intensément les plus faibles (Ricker 1958b; Larkin et Ricker 1964).

Une autre statistique intéressante est le taux de reproduction limitatif ou indépendant de la densité (article 3 de l'appendice III). Celui-ci est égal à $\alpha = e^a = e^{1.15} = 4,26$. En raison de cette équation, si le stock était réduit à un très faible niveau, chaque reproducteur donnerait naissance, en moyenne, à un peu plus de 4 recrues.

Quel est le lien de cette analyse avec la relation entre reproduction et facteurs de l'environnement, comme l'expose l'exemple 11.1? Du fait que dans cet exemple la relation s'établissait en fonction des captures mêmes et non de leurs logarithmes, et qu'on utilisa une suite d'années légèrement différente, on recourait à une répétition de la formule plus simple de Henry (expression 11.7), se servant des variables de cet exemple ($\log R$ et x_1). La relation numérique du débit d'eau par

rapport à la capture y est à peu près la même, quoiqu'un peu moins « significative » que celle de (11.7) ci-dessus ($r = 0,57$ pour 12 degrés de liberté).

Pour vérifier les facteurs abondance parentale et débit minimal ensemble (assumant toujours un taux d'exploitation de 50%), les déviations résiduelles du log des captures (c'est-à-dire la colonne 4 moins la colonne 6 du tableau 11.6) furent reliées aux débits minimaux de trois ans auparavant (colonne 7 du tableau 11.5). Cependant, le coefficient de corrélation qui en résulte devient plus petit ($r = 0,45$) plutôt que plus grand. Donc, les deux facteurs en question sont dans une certaine mesure « concurrents » pour la même variabilité du volume des captures. Seule une information supplémentaire déterminerait lequel a le plus d'influence sur la reproduction et si l'un des deux peut être tout simplement écarté, à toute fin pratique.

11.7 COURBES DE RECRUTEMENT DE BEVERTON-HOLT

11.7.1 FORMULES. Les courbes d'une autre famille, proposées par Beverton et Holt (1957), sont de forme hyperbolique et répondent à la formule suivante :

$$R = \frac{1}{\alpha + \beta/P} \quad (11.20)$$

R et P sont comme précédemment et α et β sont de nouveaux paramètres. Lorsque R et P se présentent sous les mêmes unités et que $R = P$ au remplacement, l'équation (11.20) peut également affecter une forme impliquant P_r :

$$R = \frac{P}{1 - A(1 - P/P_r)} \quad (11.21)$$

Dans ces circonstances, les paramètres de (11.20) sont reliés à ceux de (11.21) de la façon suivante :

$$\beta = 1 - A; \quad \alpha = A/P_r$$

Le paramètre A peut affecter des valeurs allant de 0 à 1, et il décrit entièrement la forme de la courbe (fig. 11.5).

La pente et d'autres statistiques d'après (11.20) et (11.21) sont dégagées par Ricker (1973c) et apparaissent à l'appendice III.

11.7.2 ADAPTATION DE LA COURBE. Le moyen le plus facile d'adapter (11.20) à un ensemble de données semble être une régression linéaire de $1/R$ par rapport à $1/P$, étant donné que l'équation (11.20) peut être transformée algébriquement en :

$$\frac{1}{R} = \alpha + \frac{\beta}{P} \quad (11.22)$$

Par ailleurs, Paulik (1973) recommande d'utiliser :

$$\frac{P}{R} = \beta + \alpha P \quad (11.23)$$

et d'établir la régression de P/R par rapport à P . Dans un cas comme dans l'autre, c'est plutôt $1/R$ que R qui est estimé, de sorte que la ligne R que l'on obtient en inversant les valeurs calculées de $1/R$ représente la moyenne harmonique des recrutements prévus à chaque P . Cette moyenne a tendance à être très au-dessous d'une ligne de moyenne arithmétique adaptée au R observé. La ligne d'ajustage par moindres carrés de R par rapport à P en utilisant (11.20) peut être obtenue par des approches successives au moyen d'un ordinateur. Si l'on n'a pas accès à l'ordinateur, on tracera cette ligne approximativement en appliquant à l'une des lignes ci-dessus un ajustement proportionnel à la différence moyenne entre les valeurs observées et celles calculées de R (exemple 11.4).

11.7.3 ILLUSTRATIONS. La figure 11.5 fait voir une sélection de courbes qui s'adaptent aux équations (11.20) et (11.21). Elles diffèrent de celles de la figure 11.2 en ce que : (1) le recrutement approche de son maximum de façon asymptotique à mesure que le nombre des reproducteurs augmente, de sorte qu'il n'y a pas de « dôme » ; (2) aux densités de stock inférieures au remplacement, le recrutement n'excède jamais le niveau de remplacement ; (3) pour les valeurs de A voisines de l'unité, le recrutement peut s'avérer pratiquement le même sur presque toute la gamme de l'abondance parentale, plongeant brusquement vers l'origine à de très

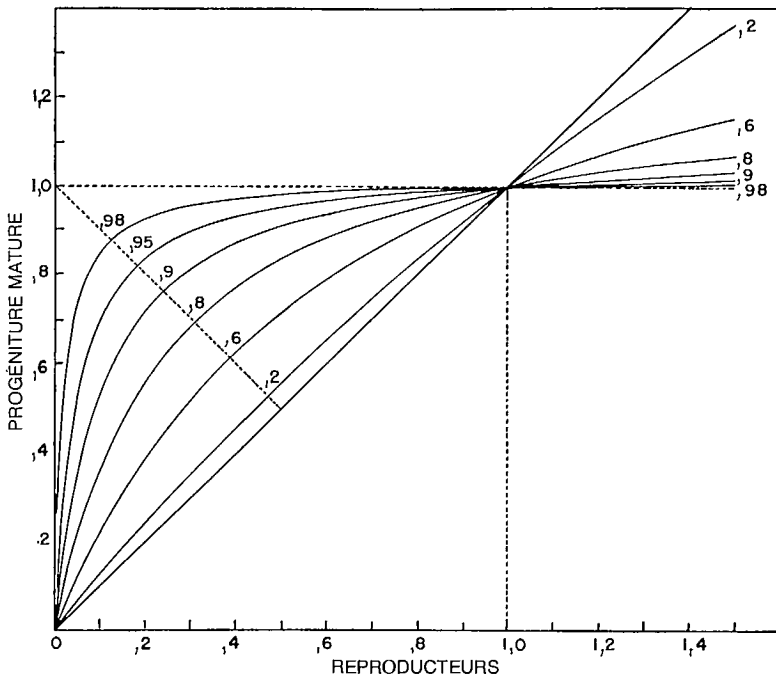


FIG. 11.5 Courbes de reproduction de Beverton-Holt. Les chiffres apparaissant près de chaque courbe représentent la valeur de A dans l'expression (11.21); voir tableau 11.7 pour les autres paramètres. La diagonale tracée à partir de 1,0 sur l'ordonnée est le lieu de reproduction excédentaire maximale.

petits nombres de reproducteurs ; (4) le lieu des rendements maximaux soutenus donne une droite plutôt qu'une courbe. Les paramètres ainsi que certaines autres caractéristiques de ces courbes apparaissent au tableau 11.7.

TABLEAU 11.7 Paramètres des courbes de reproduction de la figure 11.5 et caractéristiques calculées d'après l'appendice III. Le niveau de remplacement du stock est 1 000.

Courbe	1	2	3	4	5	6
Paramètre A dans (11.21)	0,2	0,6	0,8	0,9	0,95	0,98
Paramètre α dans (11.20)	0,0002	0,0006	0,0008	0,0009	0,00095	0,00098
Paramètre β dans (11.20)	0,8	0,4	0,2	0,1	0,05	0,02
Recrutement maximal (R_m)	5 000	1 667	1 250	1 111	1 053	1 021
Rendement maximal soutenu (C_s)	56	225	383	519	635	752
Reproducteurs nécessaires au RMS (P_s)	472	387	309	241	183	124
Recrutement au RMS (R_s)	528	612	692	760	818	876
Taux d'exploitation au RMS (u_s)	0,106	0,367	0,553	0,683	0,777	0,858
Taux d'équilibre limitatif de l'exploitation (quand $P \rightarrow 0$)	0,2	0,6	0,8	0,9	0,95	0,98

11.7.4 PROBLÈME TYPE. La question de savoir quelle courbe fournira la capture maximale soutenue lorsque l'équation $u_s = 0,5$ peut également être résolue par le modèle de Beverton-Holt. D'après l'article 21 de l'appendice III, A doit avoir une valeur de $1 - (1 - u_s)^2 = 0,75$. La courbe se situe donc légèrement au-dessous de celle marquée 0,8 dans la figure 11.5, et suppose un stock reproducteur se situant à 33% de l'abondance première (d'après l'article 16 de l'appendice III).

EXEMPLE 11.4 ADAPTATION D'UNE COURBE DE RECRUTEMENT À UNE POPULATION DE PLIES (données de Beverton 1962).

On confronte au tableau 11.8 et à la figure 11.6 les estimations de recrutement par rapport à la population adulte de plies de la mer du Nord. Les points extérieurs (de droite) du graphique laissent entendre que le recrutement peut approcher d'une asymptote, laquelle est également le maximum, de sorte qu'une courbe de recrutement de Beverton-Holt paraît tout indiquée. L'expression (11.22) ne peut être employée parce qu'elle donne une valeur négative de β et donc une ligne ne passant pas par l'origine. Toutefois, l'expression (11.23) donne $\beta = 0,1606$ et $\alpha = 0,06312$ d'après une régression ordinaire. Ceci détermine la ligne inférieure de la figure 11.6, qui est une ligne de recrutements moyens harmoniques. Les valeurs calculées de R pour le P observé se montent à 355,9, tandis que les valeurs observées se montent à 437 (colonnes 4 et 2 du tableau 11.8). Les valeurs calculées sont donc multipliées par $437/355,9 = 1,228$ dans la dernière colonne du tableau 11.8, et l'on obtient une ligne qui donne une approximation de la ligne des recrutements moyens arithmétiques (ligne supérieure de la figure 11.6).

11.8 AUTRES COURBES DE RECRUTEMENT

11.8.1 MODIFICATIONS DE LA COURBE DE RICKER. Si l'on juge l'expression (11.9) appropriée comme forme de base commode à une courbe de recrutement, on pourra la modifier de plusieurs façons. Ces modifications affecteront le plus souvent des formes (*a*) de dôme plus aplatis, (*b*) de segments droits à plus fortes pentes, (*c*) un taux de reproduction réduit, aux densités de stock très faibles.

TABLEAU 11.8 Biomasse du stock adulte (P) et nombre de la progéniture qui survit jusqu'au recrutement (R) pour la plie de la mer du Nord, les deux en unités arbitraires (extrait de la figure 3 de Beverton 1962).

	1	2	3	4	5
	P	R	P/R	R calculé	R calculé × 1.228
	9	13	0,69	12,3	15,1
	9	20	0,45	12,3	15,1
	9	45	0,20	12,3	15,1
	10	13	0,77	12,6	15,5
	10	13	0,77	12,6	15,5
	10	20	0,50	12,6	15,5
	10	21	0,48	12,6	15,5
	10	26	0,38	12,6	15,5
	11	11	1,00	12,8	15,7
	11	12	0,92	12,8	15,7
	12	8	1,50	13,1	16,1
	12	15	0,80	13,1	16,1
	18	7	2,57	13,9	17,1
	18	10	1,80	13,9	17,1
	19	17	1,12	14,0	17,2
	20	16	1,25	14,1	17,3
	21	11	1,91	14,1	17,3
	21	15	1,40	14,1	17,3
	26	16	1,62	14,4	17,7
	32	33	0,97	14,7	18,1
	35	10	3,50	14,8	18,2
	45	23	1,96	15,0	18,4
	54	13	4,15	15,1	18,5
	70	13	5,38	15,3	18,8
	82	12	6,83	15,4	18,9
	88	24	3,67	15,4	18,9
Total	672	437	46,59	355,9	437,2

Un dôme plus aplati et des pentes à inclinaison plus douce seraient les conséquences habituelles d'une répartition de la population en unités partiellement distinctes, de sorte que les effets de la densité ne soient pas uniformément ressentis au sein du stock. On pourra s'attendre aussi à un aplatissement du dôme lorsqu'il

y a une limite supérieure d'espace disponible pour une population qui manifeste un comportement territorial, ou un nombre limité de niches sûres de l'habitat : en cas extrêmes, le segment droit pourrait être horizontal, comme pour la courbe de Beverton-Holt. L'aplatissement du dôme apparaît également lorsqu'il y a une limite supérieure d'approvisionnement en nourriture, pour laquelle il y a « épreuve », selon l'acceptation de Nicholson (1954) : chaque sujet qui réussit à se nourrir en trouve suffisamment pour achever sa croissance, et les autres meurent sans réduire la quantité de nourriture à la disposition des survivants.

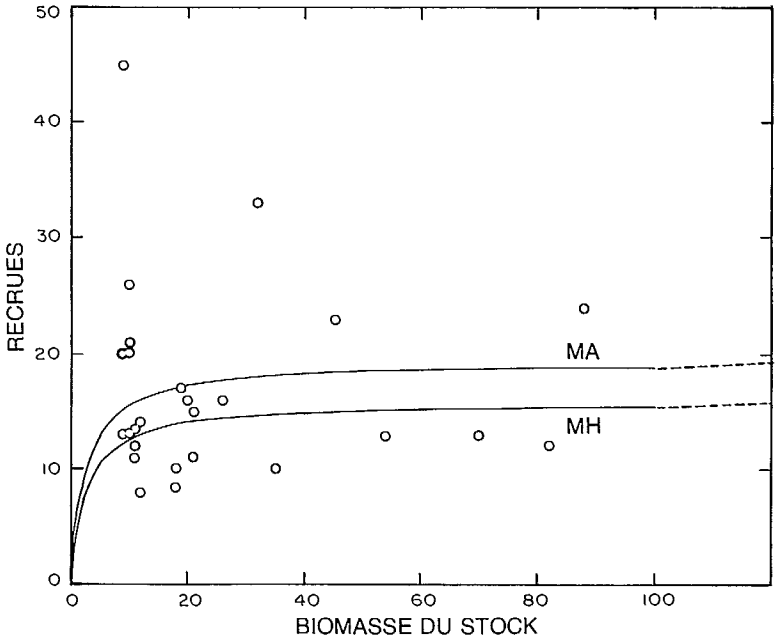


FIG. 11.6 Nombre des recrues chez la plie de la mer du Nord porté contre la biomasse du stock adulte, les deux en unités arbitraires. Ligne inférieure — courbe de Beverton-Holt de recrutements moyens harmoniques adaptée aux données ; ligne supérieure — courbe correspondante en moyennes arithmétiques (à partir des données du tableau 11.8).

Un *segment droit à plus forte pente* résulte de la « mêlée » (Nicholson) pour s'assurer une nourriture limitée, ou pour voir à tout autre besoin, de sorte que tous les membres d'une portée obtiennent quelque chose ; mais plusieurs n'en retirent pas suffisamment pour compléter leur développement ; en cas extrême, aucun n'en obtient assez et tous meurent. Par exemple, une ponte importante d'oeufs de saumon sur une frayère peut représenter une demande d'oxygène qui excède les disponibilités présentes, de sorte qu'aucun oeuf ne pourra survivre.

Un *taux réduit de reproduction aux faibles densités de stock* peut découler d'un besoin d'activité de groupe dans le cycle reproducteur, de la difficulté de trouver des partenaires au sein d'une population éparpillée, de pertes relativement plus élevées du fait des prédateurs lorsque le stock est à un bas niveau, etc.

Neave (1954) a analysé cette possibilité de taux réduit et l'a observée dans la reproduction du saumon rose. Cet effet, associé au précédent, tendrait à produire un *dôme étroit*.

11.8.2 RELATIONS NON PARAMÉTRIQUES. Si l'on prévoit ou observe une possibilité de courbe de reproduction de type irrégulier, on pourra préférer une courbe à main levée adaptée aux données sur le stock et la reproduction. Chapman (1973) proposa une technique commode. Les données sont groupées en plusieurs intervalles (de préférence égaux) d'après P, et l'on détermine pour chacun de ces intervalles les valeurs moyennes de P et de R. Ces moyennes sont ensuite reliées par des droites ou des courbes, à partir desquelles on peut dégager graphiquement le point de recrutement maximal, de même que le rendement maximal soutenu (si la valeur de remplacement de R est connue). Chapman fournit des exemples tirés des populations de saumons nerka et de phoques à fourrure, et Ricker (1968) utilisa aussi le procédé avec le saumon nerka. Généralement, cette méthode ne donne aucune solution absolue puisque les intervalles de longueur sont choisis de façon plus ou moins arbitraire, tout comme la forme du tracé final des différents points de la courbe. Toutefois, cet arbitraire peut parfois être moins rigoureux que ce qui préside au choix d'une forme particulière de courbe.

Pour toute ligne ou courbe, il est possible de calculer graphiquement les relations empiriques du type de celles de l'appendice III. En particulier, lorsque R et P se présentent en unités équivalentes, la capture d'équilibre maximale se produit toujours au point où la courbe présente une pente de 45° et une tangente de +1, et où sa distance verticale absolue, à partir de la diagonale à 45°, est la plus grande.

11.8.3 RELATIONS COMPLEXES. Paulik (1973) décrivit plusieurs courbes que l'on peut tracer en utilisant un paramètre de plus que pour les courbes de type de Ricker ou de Beverton-Holt. Il décrivit également l'emploi de matrices de Leslie et appliqua cette technique au calcul de recrutement et de rendement du saumon chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*), utilisant le programme machine GRSIM de L.E. Gales (*Fishery Analysis Center*, Université de Washington).

La complexité de tels schémas ne doit être limitée que par la disponibilité des données. Certes, des projections spéculatives sont fréquemment élaborées bien au-delà des limites de ce qui est connu. De tels travaux peuvent être révélateurs, mais il faut une continuelle vigilance pour distinguer, dans les résultats, entre faits et spéculations.

11.9 TAUX DE MORTALITÉ COMPENSATOIRE ET INDÉPENDANT DE LA DENSITÉ

Ainsi que noté section 11.6.5, dans le modèle de Ricker, le taux maximal d'accroissement d'un stock est égal à α lorsque $P \rightarrow 0$; c'est donc son taux théorique d'accroissement quand les effets dépendants de la densité (compensatoires) sont nuls. Le taux instantané d'accroissement correspondant est $\log_e \alpha$. Le solde de l'équation (11.9) $e^{-\beta P}$ est une fraction qui réduit le taux potentiel d'accroissement en raison d'interaction entre les membres du stock; autrement dit, c'est le

taux de mortalité compensatoire. Le taux instantané de mortalité compensatoire correspondant est βP .

Si, en moyenne, Y oeufs sont produits par chaque adulte du stock (les deux sexes compris), ils devraient produire un adulte à la densité de remplacement; donc, au remplacement, le taux de survie depuis l'oeuf jusqu'au recrutement est de $1/Y$, et le taux instantané de mortalité totale (d'oeuf à recrue) est $-\log_e(1/Y) = \log_e Y$. Comme le taux instantané virtuel d'accroissement du stock est $\log_e \alpha$ et qu'au remplacement son taux réel est 0, le taux instantané de mortalité compensatoire au remplacement devra également être $\log_e \alpha$. Par différence, le taux instantané de mortalité indépendante de la densité devient $\log_e Y - \log_e \alpha$, lequel par définition est identique à tous les niveaux du stock.

Des statistiques correspondantes ont été élaborées pour l'équation à un paramètre de Ricker (11.14), ainsi que pour les équations (11.20) et (11.21) de Beverton-Holt; elles ont été résumées par Ricker (1973c) et apparaissent ici aux articles 26 et 27 de l'appendice III. Des statistiques similaires peuvent être obtenues pour toute autre relation stock-recrutement.



CHAPITRE 12. — RECRUTEMENT ET PÊCHERIE

12.1 RELATION ENTRE RENDEMENT D'ÉQUILIBRE ET TAUX DE PÊCHE, POUR DIFFÉRENTES COURBES DE RECRUTEMENT (SITUATIONS D'ÉQUILIBRE)

L'importance pratique de la forme que revêt une courbe de reproduction apparaît de la façon la plus nette si l'on compare les rendements de différentes courbes. La figure 12.1 montre la capture d'équilibre prélevée à même des stocks caractérisés par quatre des courbes évoquées plus tôt, relativement au taux d'exploitation. La grande différence de potentiel de rendement y est évidente : la courbe C peut fournir une capture environ cinq fois supérieure à celle de A, bien que les deux stocks soient de même importance avant l'exploitation. Le taux d'exploitation (u) nécessaire à l'atteinte du rendement maximal augmente de A à C (i.e. avec valeurs croissantes du coefficient $a = P_r/P_m$) ; pour des pêcheries de type 1, le taux de pêche serait le logarithme naturel de $1 - u$ (avec changement de signe), et l'effort de pêche requis serait à peu près proportionnel à ce taux de pêche. Toutefois, la capture augmente même plus rapidement que le taux de pêche, de

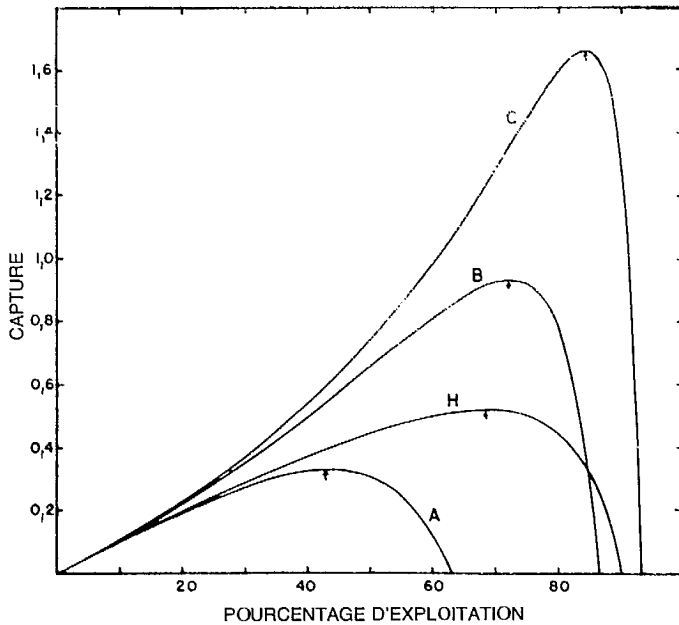


FIG. 12.1 Captures soutenues à divers taux d'exploitation à même des stocks à courbes de recrutement de Ricker A, B et C du tableau 11.5 et courbe de Beverton-Holt n° 4 (H ci-dessus) du tableau 11.7. Les captures sont exprimées en termes du niveau de remplacement du stock et les flèches indiquent la position de la capture d'équilibre maximale (d'après Ricker 1958b).

sorte que la capture par unité d'effort, au niveau du rendement maximal soutenu, devrait être d'environ 55% plus grande pour C que pour A.

Les courbes de rendement de la figure 12.1 tombent beaucoup plus rapidement du côté droit que du gauche. Avec des courbes de ce genre, par conséquent, il sera toujours compliqué d'obtenir le rendement maximal — avec pénalité plus rigoureuse pour trop de pêche que pour trop peu.

Des graphes comparables pourront être tracés pour toute autre courbe de recrutement (mathématique ou empirique), le plus facilement par mesure directe du rendement, à partir de la courbe à la diagonale de remplacement.

12.2 INTERACTION ENTRE COURBE DE RECRUTEMENT ET MODIFICATION DU TAUX DE PÊCHE

12.2.1 EXPLOITATION CROISSANTE.

Des courbes comme celles de la figure 12.1 indiquent des rendements d'équilibre, mais dans de nombreuses pêcheries la capture d'équilibre est connue à très peu — s'il en est — de niveaux d'exploitation. Par conséquent, il est souhaitable d'étudier les effets d'une modification des taux d'exploitation sur ces paramètres de populations, dans la situation où le stock disponible pour la pêche est uniquement déterminé par la courbe de reproduction.

Les figures 12.2 et 12.3 tracent l'historique de la capture par une nouvelle pêcherie s'attaquant à une espèce n'ayant qu'un seul âge de maturité et vulnérable

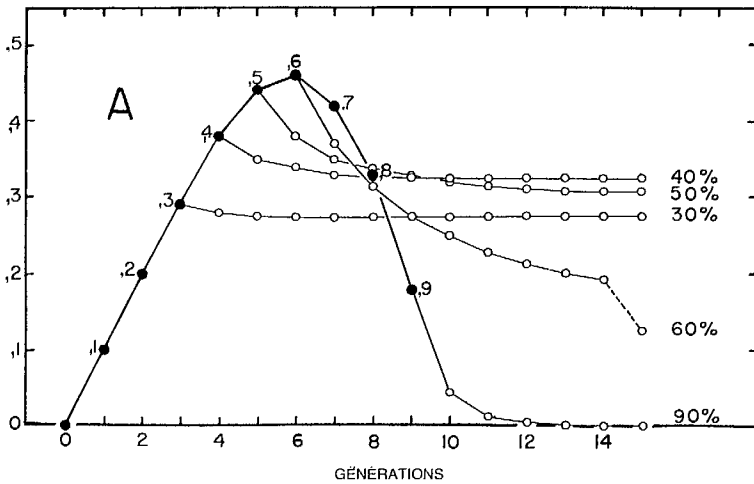


FIG. 12.2 Captures provenant d'un stock dont la reproduction est décrite par la courbe A de la figure 11.2. Cercles pleins — captures obtenues quand le taux d'exploitation accuse des augmentations successives de 10% par génération, commençant avec un stock au niveau de remplacement; cercles vides — captures obtenues quand le taux d'exploitation demeure constant aux niveaux indiqués, commençant à la position indiquée par le cercle plein auquel il est rattaché. Le rendement maximal soutenu est atteint à 43% et est très légèrement supérieur au niveau d'équilibre indiqué à 40%.

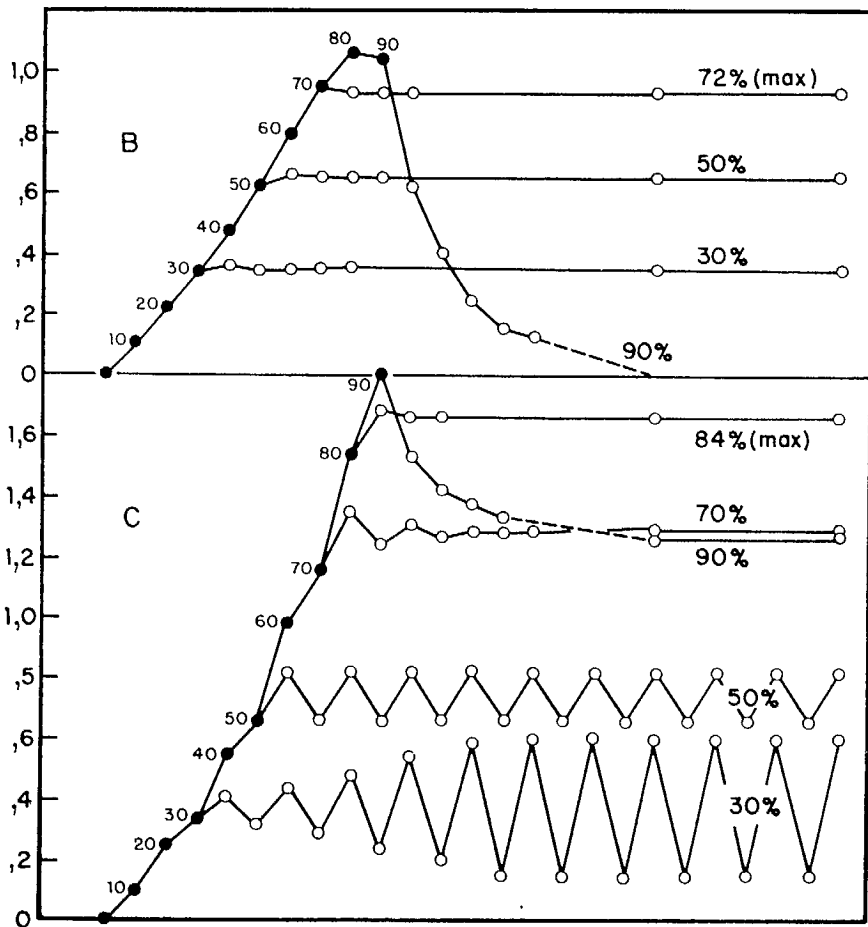


FIG. 12.3 Captures provenant de stocks dont la reproduction est décrite par les courbes B et C de la figure 11.2. Symboles comme dans figure 12.2.

seulement à l'approche de la maturité. Trois modèles de population apparaissent, caractérisés par les courbes de reproduction A, B et C de la figure 11.2 et du tableau 11.5. Chaque population débute au niveau de remplacement du stock et fait l'objet d'une exploitation à 10% à la première génération, à 20% à la deuxième, et ainsi de suite. Les cercles pleins indiquent le cours des événements à mesure que l'exploitation se développe pour atteindre 90%. La stabilisation de la pêche à 90% aurait tôt fait d'exterminer les stocks A et B, mais la courbe C peut supporter un prélèvement supérieur à 90%.

Dans la pratique, la pêche se nivellera probablement à un niveau inférieur à 90%. Ce niveau sera déterminé soit par l'augmentation du coût de l'effort de pêche par unité de capture, ou par une réglementation découlant de l'alarme provoquée par un abaissement du rendement absolu. Divers niveaux de stabilisation sont indiqués par des cercles vides aux figures 12.2 et 12.3, alors que le rendement

d'équilibre correspondant à *tout* taux d'exploitation peut se calculer selon les articles 13 et 14 de l'appendice III.

Pour la population A (fig. 12.2), tandis que la capture d'équilibre maximale est atteinte à un taux d'exploitation de 43%, et que 50% en donne à peu près autant, une nouvelle augmentation à seulement 60% réduit éventuellement la production à moins de la moitié du maximum, tandis qu'à 63% le stock est réduit graduellement à zéro.

Pour la population B (fig. 12.3), la stabilisation de la pêche à tout niveau allant jusqu'à 70% d'exploitation signifie que la capture se stabilise pratiquement au niveau déjà atteint, avec de très minimes fluctuations. La capture maximale d'équilibre est de 0,935 de la reproduction de remplacement et est atteinte à 73% d'exploitation.

La population C (fig. 12.3) est par nature oscillante en l'absence de pêche¹. Même si la pêche débute quand le stock se trouve au niveau de remplacement, elle se développera en quelque sorte par saccades, bien indépendamment de toute fluctuation imputable à des causes de l'environnement. Si l'exploitation se stabilise à 30%, les captures de générations alternées se différencieront de plus en plus, jusqu'à ce qu'elles atteignent un niveau d'alternance stable situé entre 0,15 et 0,60 (de remplacement). À 50% d'exploitation, une oscillation plus légère se manifeste aussitôt. À 70%, une petite oscillation serait rapidement étouffée à une capture soutenue de 1,29. À 90%, la capture tomberait asymptotiquement au niveau stationnaire de 1,27, Le rendement maximal soutenu est de 1,66, et on l'obtient à 84% d'exploitation.

Dans les séries d'événements qui précèdent, si le taux d'exploitation durant la période de développement augmente régulièrement jusqu'à une valeur supérieure à celle nécessaire à un taux maximal soutenu, la capture d'équilibre sera inférieure à la capture de pointe. Ce à quoi on s'attend le moins, c'est que pour la courbe A, il y aura maximum de capture durant la période de développement, même si le taux optimal d'exploitation n'est pas dépassé. Dans la série apparaissant figure 12.2, la capture de première année à 40% d'exploitation est de 15% supérieure au rendement maximal d'équilibre. Toutefois, l'ampleur de ce sommet dans l'évolution des débarquements dépendra de la rapidité avec laquelle l'exploitation optimale sera réalisée. Dans les cas extrêmes, si la population A est soumise d'un seul coup au taux optimal d'exploitation (43%), la capture de première année sera de 30% supérieure au rendement soutenu (= $[0,43 - 0,33]/0,33$). Des sommets plus élevés sont même possibles, sans dépasser le niveau optimal de pêche, sur des stocks dont le paramètre a est inférieur à 1.

12.2.2 COMPARAISON DE SITUATIONS OÙ L'EXPLOITATION AUGMENTE, DIMINUE OU S'ÉQUILIBRE. À la figure 12.4, la courbe supérieure est une courbe de reproduction de type (11.14) où $a = 1,25$ et $P_r = 1\ 000$. Une pêcherie débute au moment où l'importance du stock est au niveau d'équilibre; quant à son taux

¹ Ceci est dû à l'effet découvert par Moran (1950) : quand le segment droit d'une courbe de reproduction coupe la ligne de remplacement avec une pente supérieure à 45°, il n'y a pas de niveau stable d'équilibre d'abondance (voir Ricker 1954b, fig. 7).

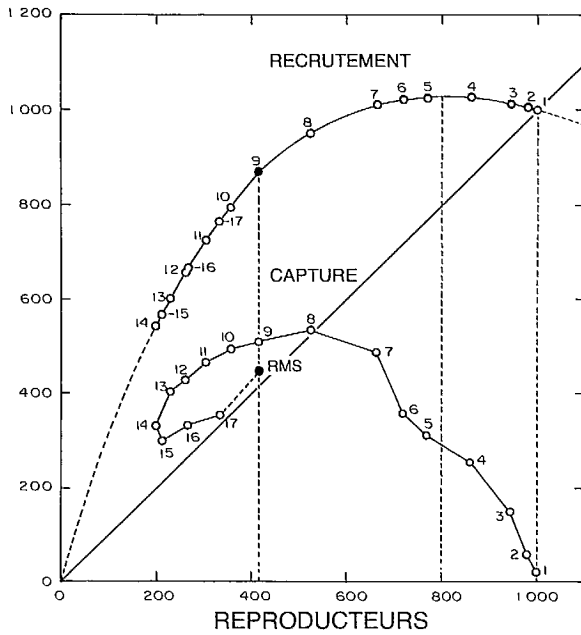


FIG. 12.4 Évolution de la capture et du recrutement dans un stock unique soumis à la série de taux d'exploitation indiqués section 12.2.2. Recrutement et capture sont portés contre le stock reproducteur qui leur a donné naissance, et les générations sont numérotées consécutivement. Courbe supérieure — courbe de recrutement quand $a = 1,25$ dans l'expression (11.14) (d'après Ricker 1973b).

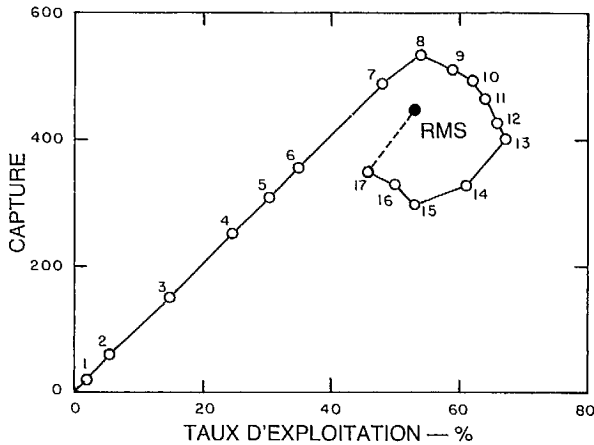


FIG. 12.5 Capture prélevée au cours de générations successives à même le stock unique de la figure 12.4, portée contre le taux d'exploitation qui a prévalu durant l'année de capture (d'après Ricker 1973b).

d'exploitation, il augmente à compter de la génération 1 jusqu'à la génération 14, puis décroît jusqu'à la génération 17; la succession des taux d'exploitation est la suivante : 0,02, 0,06, 0,15, 0,25, 0,30, 0,35, 0,48, 0,56, 0,59, 0,62, 0,64, 0,65, 0,67, 0,61, 0,53, 0,50 et 0,46. Les stocks exploitables chaque année apparaissent en points numérotés sur la courbe de recrutement. La courbe intitulée « capture » à la figure 12.4 montre la capture numérique retirée de chaque génération, ainsi que le point de rendement d'équilibre maximal (RMS). Il est intéressant de noter que tout effectif donné de stock fournit une capture plus grande quand le stock va en décroissant que quand il est en équilibre, ou (plus grande encore) quand il est en voie croissante. De même, la figure 12.5 montre que tout taux donné d'exploitation produira une capture plus importante quand l'exploitation augmente que quand elle est en équilibre ou (plus importante encore) quand l'exploitation diminue. Ricker (1973b) nomma ces effets « mécanisme 1 ».

12.2.3 PROBLÈMES DE GESTION. Pour le gestionnaire des pêches, différents types de courbes de reproduction présentent autant de problèmes différents :

1° Pour l'abrupte courbe C, la *capture* d'équilibre possible est de 66% supérieure à la *population* moyenne initiale. Si la stabilisation se produit à des valeurs modérées d'exploitation, la prise d'année en année aura tendance inhérente à fluctuer, bien que le stock comme ensemble soit plus stable qu'avant le début de la pêche. Ces fluctuations se superposent à celles que provoquera la variabilité de l'environnement et seront une source de complexité jusqu'à ce que la pente de la courbe de reproduction soit définitivement fixée.

2° Pour les stocks à courbe B, le rendement maximal soutenu est un peu inférieur à l'abondance initiale. La stabilisation de la pêche mène directement à la stabilisation de la prise, jusqu'à des valeurs assez élevées de taux d'exploitation. La gestion en pareille situation devrait être des plus aisées, bien que si, au début, la pêcherie se développe au-delà du point de rendement maximal, il faille faire face à certains des problèmes évoqués ci-après.

3° Une population proche de la courbe A présente des problèmes de gestion plus embarrassants. Une pêcherie qui s'accroît de façon continue donnera une prise croissante jusqu'à un point très au-delà du point de rendement maximal soutenu. Par exemple, supposons que l'exploitation augmente de 10% par génération chez un poisson dont le temps de génération est de 5 ans, et que la population d'équilibre non pêchée soit de 1 000 tonnes. Après 25 ans, la capture moyenne aura atteint à 440 tonnes par an, sur base d'une exploitation à 50%. Ceci dépasse de beaucoup le rendement permanent possible de 330 tonnes par an, mais il n'est aucun moyen pour quelqu'un de le savoir. La prise a augmenté de façon continue. Il est vrai que la capture par unité d'effort aura diminué d'un tiers ou d'un peu plus, mais ceci sera à peine perceptible en raison de la variabilité fortuite qui se manifesterait dans toute situation réelle. Même si la chose était remarquée, on s'en préoccuperait vraisemblablement peu, car peu s'attendent que la pêche soit aussi bonne dans une pêcherie établie que lorsque les pêcheurs étaient rares. Donc, il semblera n'y avoir aucun mal à poursuivre la pêche au taux d'exploitation de 50% ou peut-être même davantage.

En fait, il n'y a aucun moyen d'éviter une diminution de capture une fois que le taux d'exploitation aura atteint 50%. Si par un heureux hasard, la pêche est maintenue ferme à ce niveau, la diminution de capture sera graduelle, et le niveau final ne sera que d'environ 30% inférieur au plus haut niveau atteint, ou d'environ 10% moindre que la valeur d'équilibre maximale possible. Mais c'est une période critique. Si l'exploitation devait passer de 50% à seulement 60%, la capture de nouveau s'élèverait légèrement, mais tomberait les années suivantes. Elle baisse rapidement au début puis, plus lentement, approche de l'équilibre à une prise d'environ 27% du maximum atteint (la ligne de 60% à la figure 11.2). Parallèlement, la capture par unité d'effort tombera aussi bas que 14% de ce qu'elle était à l'origine, ou à 28% de ce qu'elle était comme capture maximale. Ceci sera évident et l'on fera appel aux remèdes. Dans une pêcherie de saumon, où l'on dispose d'information sur l'abondance des reproducteurs sur les frayères, il y aura indice additionnel de pénurie : les reproducteurs n'atteindront que 8% de leur nombre comme stock non pêché, ou 27% de leur nombre quand la capture était à son maximum. Tous ces signes annoncent clairement l'« épuisement », d'où imposition probable de restrictions sur la pêche. Restrictions signifient sacrifices temporaires, et il n'est pas sûr qu'elles réussissent à ramener la capture au niveau d'équilibre maximal, lequel évidemment reste encore à déterminer. Toutefois, aucun degré de restriction ne permettra jamais de réaliser une prise soutenue aussi importante que le maximum de la période d'expansion, même si le taux optimal d'exploitation n'a pas été dépassé.

12.3 PÊCHERIES EXPLOITANT DES STOCKS MÉLANGÉS À POTENTIELS DE RECRUTEMENT DIFFÉRENTS

12.3.1 CONDITIONS D'ÉQUILIBRE. Ricker (1958b) a examiné certains problèmes qui se présentent lorsque des stocks à courbes de recrutement différentes sont pêchés en même temps. La figure 12.6 expose la capture d'équilibre prélevée sur des combinaisons de stocks caractérisés par les courbes de recrutement A, B et C du tableau 11.5. Si l'on considère les combinaisons de deux stocks à la fois, l'une ou l'autre des situations suivantes peut se présenter : (1) le rendement maximal peut être accessible à un niveau intermédiaire d'exploitation, de sorte que les deux composantes seront toujours présentes (e.g. courbe A + B); ou (2) le rendement maximal ne pourra être atteint qu'à un niveau d'exploitation qui extermine un stock, n'en laissant qu'un dans la pêcherie (courbe A + C). De même, si les trois stocks, A, B et C doivent être pêchés ensemble, il serait profitable de pêcher à un niveau susceptible d'exterminer A (courbes A + B + C). Il est à noter que les trois graphes ne sont pas des courbes lisses, mais accusent un creux près du taux d'exploitation auquel un stock ne peut plus exister. Paulik *et al.* (1967) ont élaboré un programme machine propre à réaliser ces calculs et mis au point une notation mathématique générale.

12.3.2 ÉVOLUTION VERS L'ÉQUILIBRE. Étant donné qu'une situation d'équilibre, telle que décrite figure 12.6, peut nécessiter plusieurs générations pour se concrétiser, il est souhaitable de savoir ce qui se passe entre-temps. Ricker (1973b)

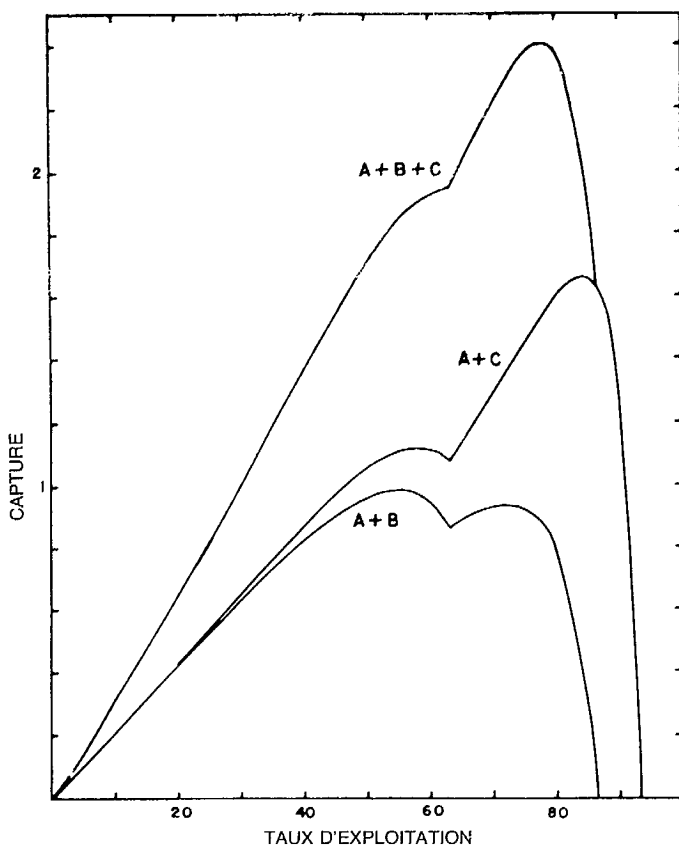


FIG. 12.6 Rendements soutenus quand les trois combinaisons des populations A, B et C de la figure 11.2 sont exploitées en commun (d'après Ricker 1958b).

étude en détail des situations du genre. La figure 12.7 présente ici l'ordre naturel de la capture quand trois stocks non pêchés, chacun en situation d'équilibre avec 1 000 reproducteurs (et recrues), sont pêchés selon cette suite de taux d'exploitation au cours de générations successives : 0,2, 0,4, 0,6, 0,75, 0,8, 0,8, 0,8, 0,8, 0,75, 0,7, 0,65, 0,6 et 0,55, et ainsi de suite. Les trois stocks sont caractérisés par les courbes de reproduction de Ricker où $a = 1, 1,5$ et 2 respectivement (tableau 11.5), et de ce fait ne sont pas aussi dissemblables que les trois de la figure 12.6. Le taux d'exploitation définitif 55% donne à peu près le niveau de capture d'équilibre maximale (RMS) pour les stocks combinés, lequel se situe à 84% de ce que l'on pourrait atteindre si ces stocks étaient exploités séparément, chacun à son taux optimal.

Si nous comparons la figure 12.7 avec le tracé similaire pour un stock unique (fig. 12.4), il y a une différence intéressante : *pour toute quantité donnée de reproducteurs, on assiste à un recrutement plus faible durant une exploitation décroissante que quand l'exploitation est stable ou croissante.* Ceci est démontré

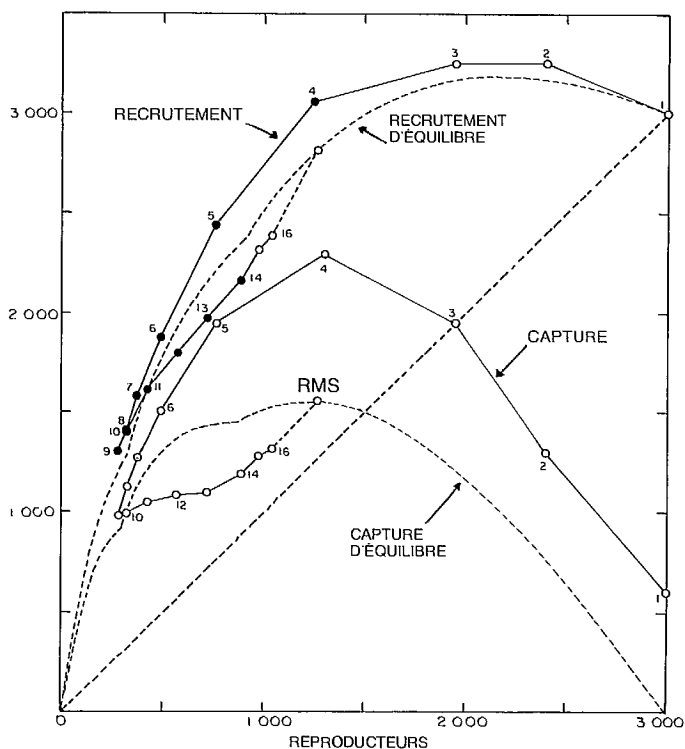


FIG. 12.7 Lignes pleines — capture et recrutement au cours de générations successives portés contre la population reproductrice qui les a produits dans une combinaison de trois stocks, à commencer par la condition d'absence de pêche. Paramètres et taux d'exploitation des stocks au cours de générations successives sont indiqués section 12.3.2; le point final de chaque série représente l'état d'équilibre au rendement maximal soutenu pour un taux d'exploitation de 55%. Lignes courbes brisées — capture et recrutement d'équilibre des populations reproductrices indiquées en abscisse. (L'échelle est la même en ordonnée et en abscisse.)

par l'écart entre les deux segments de la courbe de recrutement de la figure 12.7. Cet écart (appelé « mécanisme 2 » par Ricker 1973b) se produit parce que les stocks moins productifs (ceux à courbe de recrutement proche de la diagonale de remplacement) parviennent à l'équilibre à une fraction moindre de leur abondance initiale que les stocks plus productifs.

Dans la figure 12.7, les stocks combinés atteignent 90% de leur capture maximale d'équilibre seulement après 12 générations écoulées depuis le temps où s'établissait le taux optimal d'exploitation (55%). C'est là une situation plutôt extrême, mais elle illustre l'intervalle de temps pouvant être impliqué : 48 ans pour un poisson qui devient mature à la fin de sa quatrième année. Atteindre en fait l'équilibre complet requiert environ dix autres générations. Le rendement maxi-

mal d'équilibre se situe à 68% du rendement maximal atteint durant la période d'exploitation croissante.

Ni la courbe supérieure ou inférieure de recrutement en trait plein, figure 12.7, ne représente le niveau d'équilibre du recrutement correspondant aux stocks reproducteurs portés en abscisse. Les lignes d'équilibre pour le recrutement et la capture peuvent être localisées de la manière suivante : (1) utiliser l'article 16 de l'appendice III pour estimer le nombre d'équilibre des reproducteurs dans chacun des trois stocks et à chacun d'une série de taux d'exploitation; (2) calculer les recrues correspondantes d'après (11.16); (3) trouver la capture par différence; (4) à chaque taux d'exploitation, additionner ensemble les reproducteurs des trois stocks et faire de même pour recrutements et captures. Les courbes de capture et de recrutement d'équilibre apparaissent figure 12.7. Chacune accuse deux creux, lesquels reflètent la disparition successive des deux stocks les moins productifs, au point où le pourcentage des recrues éliminées dépasse le taux maximal tolérable d'exploitation apparaissant à la dernière ligne du tableau 11.5.

Bien que chaque stock de la figure 12.7 corresponde à une courbe de Ricker, la courbe d'équilibre combinée n'y correspond pas; non plus que les courbes calculées d'après les captures effectuées durant la période de taux d'exploitation soit croissant, soit décroissant. Dans la pratique, on disposera probablement d'une série de stocks de reproducteurs et des recrutements s'y rattachant, lesquels commencent à se manifester quelques années après le début de la pêcherie. Si, par exemple, on pouvait disposer de données touchant les générations 4 à 14 inclusivement (cercles pleins de la figure 12.7), le tracé d'une courbe de Ricker sous-estimerait de 30% le stock original non exploité, alors que l'évaluation du taux optimal d'exploitation serait un peu trop élevé (environ 65%). Ce dernier chiffre cependant permettra de dégager 92% du rendement maximal soutenu, ce qui n'est pas trop loin du compte (pour autre exemple voir Ricker 1973b). En pratique, les contingents de capture sont généralement établis en fonction de la quantité de poisson dont on estime pouvoir disposer chaque année, mais des estimations du taux optimal d'exploitation comme celles-ci sont utiles au départ.

12.3.3 ILLUSTRATION. Une application à la pêcherie de saumon nerka de la rivière Skeena des principes évoqués section 12.3 est décrite par Ricker et Smith (1975). Outre les mécanismes 1 et 2 décrits précédemment, l'histoire de ce stock paraît se compliquer par l'interaction entre différentes classes d'âge dans leur cycle biologique de 4 ou 5 ans.

12.3.4 PROBLÈMES DE GESTION. Si deux stocks ou plus sont pêchés ensemble, les problèmes de gestion évoqués section 12.2.3 deviennent plus aigus (Ricker 1973b). Le maximum de capture durant la phase d'expansion tend à s'élever davantage quand il s'agit de mélanges de stocks (comparer les courbes de capture des figures 12.4 et 12.7), de sorte que les premières indications ont tendance à encourager un plus fort niveau de surexploitation et à entraîner ainsi de plus grands désappointements futurs. Même si le taux optimal de pêche n'est jamais dépassé, il y a un niveau maximal de capture se situant très au-dessus du niveau de rendement soutenu.

Ces considérations valent non seulement pour les pêcheries de saumon où la capture se fait durant la dernière année d'existence, mais également pour les pêcheries d'âges multiples. Pour ces dernières, tout maximum de capture découlant de la courbe de recrutement se confond avec celle produite par l'effet de pêche en expansion mentionné section 10.9, de sorte que l'on ne peut que très rarement l'identifier ou l'évaluer d'après les seules statistiques de capture. L'échantillonnage annuel de la composition par âge et les calculs des recrutements successifs peuvent aider à distinguer entre les deux.

12.3.5 STRATÉGIE DE MISE EN VALEUR. Quelle est, finalement, la meilleure politique pour accroître les rendements, lorsque des mélanges de stocks à productivités différentes (ce qui implique courbes de recrutement différentes) doivent être pêchés en commun? Les stocks les plus productifs sont ceux aux rapports R/P élevés : avec le plus de recrues par reproducteur. Si leur rapport R/P s'élève, en raison par exemple d'élevage en pisciculture ou de frayères améliorées, il faudra un taux plus élevé d'exploitation pour faire face à la récolte. Toutefois, ceci aura pour effet de décimer encore davantage les stocks moins productifs, de sorte qu'à la longue le rendement total peut ne pas augmenter. Le danger est que les recrutements accrus soient presque immédiatement disponibles, tandis que la réduction, par intensification de la pêche, des stocks non améliorés débute une génération plus tard et n'est pleinement effective qu'après plusieurs générations.

La politique d'amélioration opposée consiste à se pencher sur les stocks improductifs et à hausser leur rapport R/P un peu au-dessus de la moyenne. Ceci ne nuira pas aux stocks naturellement productifs. Le meilleur rendement net découlant de cette politique se manifestera si tous les stocks importants sont amenés approximativement au même niveau de productivité, i.e. au même nombre moyen de recrues par reproducteur.

12.4 COMBINAISONS D'ANALYSES DE RECRUTEMENT ET DE RENDEMENT PAR RECRUE

12.4.1 MODÈLE DE BEVERTON-HOLT. Beverton et Holt (1957, p. 64) ont fusionné leur équation de rendement (expression 10.20 ci-dessus) avec leur courbe de recrutement (11.20), pour en arriver à une équation de rendement d'équilibre combiné ou « autorégénérateur ». C'est leur expression (6.23), dans laquelle le rapport γ (nombre d'oeufs produits par recrue) est égal à l'une de leurs équations (6.18), (6.19) ou (6.21) divisée par le nombre des recrues (R). D'autres courbes de recrutement pourraient sans doute être incorporées de la même manière dans leur équation de rendement, mais dans tous les cas l'expression fusionnée sera d'une complexité considérable, et Beverton et Holt ne donnent aucun exemple d'application à ce sujet.

12.4.2 MODÈLE DE WALTERS. Walters (1969) formule en termes analytiques le problème de fusion du recrutement avec la production par recrue et met au point un programme machine qui en facilite la solution. Les âges successifs sont traités individuellement au plan de leur fécondité, taux de mortalité naturelle,

taux de pêche et poids individuel moyen. Tout genre de courbe de recrutement peut être employé. Si les divers paramètres ne sont pas trop complexes, la recherche par ordinateur d'un point optimal pourra être menée en un temps raisonnable. Les fonctions de croissance adoptées par Walters ne prévoient pas la mortalité sélective au sein d'un groupe d'âge, mais cela pourrait facilement s'y insérer. On peut se procurer les programmes en Fortran IV auprès de l'*Institute of Animal Resource Ecology*, Université de la Colombie-Britannique, Vancouver, C.-B. (également sous forme de programme POPS/M dans Abramson 1971).

Le modèle de Walters peut également décrire la transition d'un état vers un autre, année par année, comme par exemple les rendements obtenus à la suite d'un accroissement ou décroissement du taux d'exploitation. Une telle période de transition sera beaucoup plus longue que la période de « pêche en expansion » décrite section 10.9 (associée au recrutement uniforme) car dans le cas en cause, le stock devra atteindre l'équilibre tant dans la production des recrues que dans la composition par âge. Certes, pour les espèces à longue vie, l'atteinte de tout équilibre du genre peut se reporter si loin dans l'avenir qu'elle en devienne de peu d'intérêt pratique, même si l'on suppose que le taux de pêche puisse être stabilisé. La période intérimaire assume dès lors une importance de premier plan.

12.4.3 TECHNIQUE PAR CALCULATEUR ANALOGIQUE DE SILLIMAN. L'emploi de calculateurs analogiques en recherche sur les pêcheries fut initié par Doi (1962), qui en usa pour résoudre l'équation de capture et pour analyser la prédation et la concurrence de deux espèces en se basant sur les équations de Volterra. Silliman (1966, 1967, 1969) utilisa un calculateur analogique pour combiner les analyses de recrutement et de rendement par recrue, en procédant par essai. Il adapta les données de poids par âge à une fonction de Gompertz, ce qui convient au calcul analogique et est aussi utile que la courbe de Brody-Bertalanffy pour décrire les données de croissance observées. Les efforts de pêche connus furent combinés aux valeurs observées ou d'essai du potentiel de capture et du taux de mortalité naturelle, qui à leur tour furent combinées à diverses courbes de recrutement. Les chiffres de capture dégagés furent confrontés à l'évolution du rendement de la pêcherie sur plusieurs décennies, et l'on varia les paramètres d'essai jusqu'à obtention d'une bonne concordance.

Silliman obtint d'excellentes adaptations aux statistiques pour le thon, la morue et autres espèces, et calcula les rendements maximaux soutenus correspondants. Bien entendu, moins il y a de paramètres ou de relations arbitraires à admettre, plus les résultats sont convaincants.

En principe, la même technique peut être employée avec calculateur numérique, en particulier du type produisant des sorties sur imprimantes. Cependant, l'affichage routinier sur l'écran analogique permet de découvrir instantanément l'effet des modifications des paramètres, de sorte que les résultats paraissant absurdes puissent être rejetés immédiatement.

CHAPITRE 13. — ESTIMATION DIRECTE DE LA RELATION ENTRE RENDEMENT D'ÉQUILIBRE, IMPORTANCE DU STOCK ET TAUX DE PÊCHE

13.1 ASPECTS GÉNÉRAUX DES MÉTHODES D'ENTRÉES-SORTIES

La figure 1.2 montre un diagramme des entrées et des sorties d'une population de poissons. Lorsqu'on ne dispose pas des chiffres indispensables à une analyse détaillée de la croissance, de la mortalité et du recrutement, il est parfois possible de lier le rendement directement à l'abondance du stock ou à l'effort de pêche. Les méthodes utilisées supposent assez normalement que le stock de poissons produira ses excédents exploitables en plus grand nombre lorsqu'il aura atteint un niveau intermédiaire d'abondance, et non à son maximum d'abondance. Les raisons d'une production excédentaire moindre aux densités de stock les plus élevées sont au nombre de trois :

1° Au voisinage de la densité maximale, les capacités de reproduction sont réduites, et souvent le nombre effectif des recrues est inférieur à ce qu'il est aux densités inférieures. Dans ce dernier cas, la réduction du stock entraîne l'augmentation du recrutement.

2° Lorsque les disponibilités de nourriture sont limitées, la nourriture est moins efficacement convertie en chair par un grand stock que par un stock plus petit. Chaque poisson du grand stock s'approprie individuellement moins de nourriture, de sorte qu'une plus grande fraction de nourriture sert uniquement à maintenir la vie, et qu'une plus petite est réservée à la croissance.

3° Un stock non exploité groupe en général plus de sujets âgés qu'un stock exploité, toute proportion gardée. Ceci entraîne une production moins forte, au moins de deux façons. (a) Les grands poissons tendent à absorber de plus grosses proies, de sorte qu'un échelon supplémentaire peut être ajouté à la pyramide alimentaire avec perte concomitante d'efficacité dans l'utilisation de la production alimentaire de base. (b) Les poissons âgés convertissent en chair nouvelle une fraction plus faible de la nourriture qu'ils absorbent, en partie à tout le moins, parce que les poissons matures consacrent beaucoup de substance à la maturation des oeufs et au développement de la laitance.

Dans des conditions naturelles raisonnablement stables, l'augmentation nette d'un stock non exploité est nulle, au moins en moyenne : sa croissance est compensée par les mortalités naturelles. L'introduction d'une pêcherie augmente la production par unité de stock suivant l'une des méthodes évoquées plus haut, et de ce fait crée un excédent qui peut être récolté. De cette façon « une pêcherie, en éclaircissant une population de poissons, crée d'elle-même la production qui assurera son maintien » (Baranov 1927). On peut noter que les effets 1 et 3 ci-dessus font souvent augmenter la production *totale* de chair de poisson par la population et

que ce n'est pas simplement une question de diriger une partie de la production existante vers la pêche, encore que cela se produise également.

La question de l'interaction entre un stock de poissons et ses approvisionnements de nourriture a intéressé Petersen (1922) et d'autres, mais il semble que la première tentative approfondie de procéder à un calcul numérique et à des prévisions de capture en fonction de ces rapports revienne à Baranov (1926). Il l'appliqua à deux pêcheries : aux plies de la mer du Nord, et aux gardons de la Caspienne. Comme Petersen, il supposa une production constante de nourriture de poisson dans l'environnement, dont la totalité fut consommée à toutes les densités possibles de stock, en partie pour le maintien du stock (y compris l'élaboration des produits sexuels) et en partie pour la croissance excédant la mortalité naturelle. Dans ses deux exemples, la réaction du stock à une pêche réduite par la Première Guerre mondiale, et à l'accroissement subséquent de la pêche, fournit la base à des calculs numériques. Son argument était que, à un premier stade, la biomasse de poisson dans une nappe d'eau consomme la production annuelle de nourriture et ne fait que se maintenir. Si une pêcherie débute et qu'une partie des poissons est éliminée, le reste mange la nourriture excédentaire et croît donc plus rapidement. De ces prémisses ressort naturellement une équation applicable à une pêcherie équilibrée :

$$B_1 + yb_1 = B$$

B stock initial avant exploitation

B_1 « stock de base » existant

b_1 capture annuelle

y rapport entre la nourriture nécessaire pour produire 1 kg de poisson et la quantité de nourriture nécessaire au maintien de 1 kg de poisson durant un an

Si l'on peut disposer de données sur deux périodes de stabilité, caractérisées par des taux d'exploitation différents, il sera possible de calculer y et B à partir des niveaux observés de capture et de taux d'exploitation, ce dernier étant considéré égal à $b_1/(B_1 + b_1)$. Et connaissant ceux-ci, il sera possible d'aller de l'avant et de prédire les captures futures en fonction de l'effort de pêche qui s'exercera.

Bien que l'expression qui précède soit logiquement correcte, elle ne s'est pas révélée très utile parce que les hypothèses qui la sous-tendent ne sont pas suffisamment réalistes. L'hypothèse d'une production de nourriture indépendante de l'importance du stock de poissons est sujette à caution, de même que l'hypothèse selon laquelle un stock réduit de poissons continuera de consommer au total autant de nourriture que le faisait le stock intact. Deux postulats tacites nous savons aujourd'hui être erronés : qu'une quantité donnée de nourriture servira soit à maintenir soit à produire la même biomasse de poisson, indépendamment de l'âge moyen des poissons en cause. Les poissons âgés réclament beaucoup plus de nourriture pour maintenir une unité de poids corporel, parce que (en dépit de leur métabolisme plus bas) il leur faut expulser une grande quantité d'oeufs ou de sperme chaque année. Les poissons âgés réclament également plus de nourriture pour produire une nouvelle unité de poids corporel (Brett 1970, fig. 5).

Ainsi et bien que Baranov ait souligné que sa théorie n'était qu'approximative et aurait besoin d'ajustements, des études ultérieures laissent entendre qu'en effet elle est beaucoup trop approximative pour être utile. La publication en question fit l'objet de critiques de la part de Edser (1926) et d'un grand nombre de biologistes russes, dont il suffira de mentionner Monastyrsky (1940). Un synopsis de cet échange de vues apparaît au volume 3 du recueil des travaux de Baranov (Zasosov 1971). Bien que cet ouvrage n'ait qu'un intérêt historique, il a tout de même l'avantage de mettre en relief l'originalité et l'ingéniosité bien connues de l'auteur, et il présente tout de même le premier jalon de la méthode aujourd'hui largement utilisée des entrées-sorties.

13.2 COURBE PARABOLIQUE DE PRODUCTION EXCÉDENTAIRE ET COURBE LOGISTIQUE DE CROISSANCE — MÉTHODE DE GRAHAM

13.2.1 PARABOLE DE PRODUCTION EXCÉDENTAIRE ET DÉRIVATIONS. Il ne restait plus à Graham (1935) qu'à présenter un modèle numérique simple et logique, fondé sur le raisonnement ci-dessus. Il supposa que, dans des conditions d'équilibre, le taux instantané de production excédentaire d'un stock (= recrutement, plus croissance, moins mortalité naturelle) était directement proportionnel à sa

biomasse, ainsi qu'à la différence entre la biomasse réelle et la biomasse la plus élevée que le milieu pourra supporter.

$$\frac{dB}{dt} = \frac{kB(B_z - B)}{B_z} \quad (13.1)$$

B importance du stock (biomasse)

B_z importance maximale du stock

k taux instantané d'accroissement du stock à des densités voisines de zéro
($k = V$ de Graham)

t temps, compté conventionnellement en années

De plus, quand la pêche élimine la production excédentaire du stock à mesure qu'elle se concrétise, cela devient le rendement annuel propre à un stock en équilibre :

$$Y_E = F_E B_E = k B_E \left(\frac{B_z - B_E}{B_z} \right) \quad (13.2)$$

$$= k B_E - \left(\frac{k}{B_z} \right) B_E^2 \quad (13.3)$$

B_E masse d'un stock se trouvant en état d'équilibre

F_E taux de pêche qui maintient un stock en équilibre à la masse B_E

Y_E rendement quand le stock est en équilibre

L'équation (13.3) montre que, sur cette base, la relation entre rendement d'équilibre et biomasse d'équilibre est une parabole; on en voit un exemple à la figure 13.1B.

La différentielle de (13.3) par rapport à B_E est :

$$k - \frac{2k B_E}{B_z} \quad (13.4)$$

Ramenant à zéro, nous obtenons la valeur de B_E pour laquelle Y_E est un maximum (appelé importance optimale du stock, B_s) :

$$B_s = \frac{B_z}{2} \quad (13.5)$$

Substituant (13.5) à B_E dans (13.3), le rendement maximal soutenu devient :

$$Y_s = \frac{k B_z}{4} \quad (13.6)$$

Par conséquent, le rendement maximal d'équilibre est obtenu lorsque l'importance du stock équivaut exactement à la moitié de la biomasse maximale d'équilibre; il est égal à un quart de la biomasse maximale multiplié par le taux instantané d'augmentation au niveau d'une biomasse très faible.

De même, si l'on substitue $F_s B_s$ à Y_s dans (13.6) et que l'on divise les deux éléments par (13.5), on obtient le taux de pêche au niveau du rendement maximal soutenu :

$$F_s = \frac{k}{2} \quad (13.7)$$

Comme $F = qf$, le niveau optimal d'effort de pêche est :

$$f_s = \frac{k}{2q} \quad (13.8)$$

13.2.2 COURBE LOGISTIQUE DE CROISSANCE DE LA POPULATION. Si un stock en équilibre à une biomasse donnée B_E est libéré de la pression de la pêche, il commencera à croître selon le taux fixé par l'équation (13.1). Si nous intégrons (13.1), la courbe de croissance devient en fait la courbe « logistique » en forme de S de Verhulst :

$$B = \frac{B_z}{1 + e^{-k(t-t_0)}} \quad (13.9)$$

t_0 est une constante qui adapte l'échelle de temps à une origine se situant au point d'inflexion de la courbe : i.e. $t - t_0 = 0$ lorsque $B = B_z/2$. Parfois, il est utile de transformer (13.9) en une relation linéaire en t :

$$\log_e \left(\frac{B_z}{B} - 1 \right) = kt_0 - kt \quad (13.10)$$

13.2.3 ADAPTATION D'UNE COURBE DE GRAHAM. L'adaptation de l'équation (13.2) à des statistiques d'une pêcherie peut se faire à partir de nombreuses combinaisons de données. 1° ci-après est toujours indispensable; on le combinera indifféremment avec 2°, 3° et 4°.

1° L'importance du stock en valeur absolue B_E et le taux de pêche F_E à un niveau stable d'abondance (c'est-à-dire lorsque le stock se trouve en équilibre avec la pêcherie); ceci s'obtient par l'une des méthodes décrites aux chapitres précédents.

2° Ce qui est le plus facile à combiner avec 1°, c'est le niveau du stock B_z caractéristique de non-exploitation. Dans des conditions favorables, on peut obtenir cette valeur en associant B_z à B_E stable, en proportion de la capture par unité d'effort pour chacune. (En vérité, B_z ne peut exister que s'il n'y a pas de capture, mais la phase initiale d'une pêcherie peut être considérée comme correspondant à peu près à un état d'équilibre naturel.) Toutefois, les conditions favorables dont nous venons de parler peuvent très souvent ne jamais se présenter, aussi la prise par unité d'effort au commencement de l'exploitation risque-t-elle de surestimer l'abondance véritable du stock. L'exemple 13.1 illustre l'utilisation de ces deux informations.

3° À la place de la valeur de B_z , un second niveau d'équilibre de l'exploitation et du stock peut être combiné avec 1°. Ou le nouveau B_E et le nouveau F_E peuvent être estimés indépendamment; ou avec davantage de risque, le nouveau B_E peut être relié à celui déterminé en 1°, utilisant la capture par unité d'effort dans les deux cas; et F_E peut être considéré proportionnel à l'engin utilisé dans chaque cas. L'exemple 13.2 illustre ce procédé.

4° Finalement, les paramètres de stock peuvent être estimés à partir du taux de croissance d'un stock durant la période de non-exploitation, ainsi que le montre l'exemple 13.3.

EXEMPLE 13.1 ADAPTATION D'UNE COURBE DE PRODUCTION EXCÉDENTAIRE DE GRAHAM, ÉTANT DONNÉS B_x ET UN NIVEAU D'ÉQUILIBRE DE PÊCHE (d'après Ricker 1958a).

Cette illustration, ainsi que les deux suivantes, sont librement adaptées des données et calculs de Graham (1935) sur les stocks de poissons de fond de la mer du Nord. Ajoutons cependant que les niveaux de stock indiqués sont absolument fictifs.

Une pêcherie depuis plusieurs années en état d'équilibre quant à l'effort et au rendement est caractérisée par une capture annuelle (Y_E) de 40 000 tonnes, dont 30 000 tonnes de poisson déjà vulnérable dès le début de l'année. Le taux d'exploitation de ces sujets pleinement vulnérables est, selon l'étiquetage, de 30%. Le stock vulnérable présent en début d'année est donc de $30\ 000/0,3 = 100\ 000$ tonnes et, comme le stock est en équilibre avec la pêcherie, cela représente également le stock vulnérable continuellement disponible (B_E). Le taux de pêche F_E est donc de $40\ 000/100\ 000 = 0,4$, ce qui représente également le taux instantané de production excédentaire (taux de recrutement, plus taux de croissance, moins taux de mortalité naturelle).

La capture par unité d'effort est ordinairement de 10 tonnes par bateau et par jour. Toutefois, quelques années auparavant, immédiatement après un long répit dans la pêche, la capture s'élevait à 22 tonnes/jour. Si l'on considère Y/f proportionnel au stock, les caractéristiques du stock non exploité étaient donc $B_x = 100\ 000 \times 22/10 = 220\ 000$ tonnes.

Si nous appliquons ces chiffres à (13.2) :

$$40\ 000 = k \times 100\ 000 \left(\frac{220\ 000 - 100\ 000}{220\ 000} \right)$$

d'où $k = 0,733$. Le rapport entre rendement d'équilibre et importance du stock est donc, d'après (13.3) :

$$Y_E = 0,733 B_E - \frac{0,773 B_E^2}{220\ 000} \quad (13.11)$$

EXEMPLE 13.2 ADAPTATION D'UNE COURBE DE PRODUCTION EXCÉDENTAIRE DE GRAHAM, ÉTANT DONNÉS DEUX NIVEAUX D'ÉQUILIBRE DE PÊCHE (d'après Ricker 1958a).

Si nous supposons que B_x n'est pas connu, mais que l'on dispose d'un second niveau de rendement d'équilibre, en plus de celui décrit dans l'exemple 13.1, nous avons les données suivantes :

Premier niveau	Second niveau
$B_E = 100\ 000$ tonnes	$B_E = 60\ 000$ tonnes
$Y_E = 40\ 000$ tonnes	$Y_E = 32\ 000$ tonnes
$F_E = 0,40$	$F_E = 0,53$

Pour une valeur d'essai de $B_{\infty} = 200\ 000$, la valeur de k est estimée pour chaque niveau d'après (13.2) :

Premier niveau : $k = 0,40 \times 200\ 000 / 100\ 000 = 0,80$

Second niveau : $k = 0,53 \times 200\ 000 / 140\ 000 = 0,76$

D'autres essais montrent que $B_{\infty} = 220\ 000$ rend égales les deux estimations de k , dont la valeur est de 0,733. On peut trouver la meilleure équation descriptive, comme dans l'exemple 13.1 : elle sera égale à (13.11). Les deux niveaux de stock et de rendement sont indiqués figure 13.1B.

À partir de (13.7), les calculs démontrent que le taux de pêche, au rendement d'équilibre maximal, est de $F_s = 0,733/2 = 0,366$, tandis que le rendement réalisé est, d'après (13.6), de $Y_s = 0,733 \times 220\ 000/4 = 40\ 300$ tonnes. Par conséquent, aux deux niveaux de stock envisagés dans cet exemple, l'effort de pêche supplémentaire ne fait qu'entraîner une réduction du volume de la capture annuelle. Même au « premier niveau », où la capture (40 000 tonnes) est *presque* au maximum, on pourrait atteindre le même chiffre avec un niveau supérieur de stock à un taux de pêche de 0,333 avec économie d'effort de $(0,4 - 0,333)/0,4 = 1,6\%$. Ces considérations amenèrent Graham à conclure que la mer du Nord faisait l'objet d'une pêche trop intensive, aussi bien sous l'angle économique que biologique.

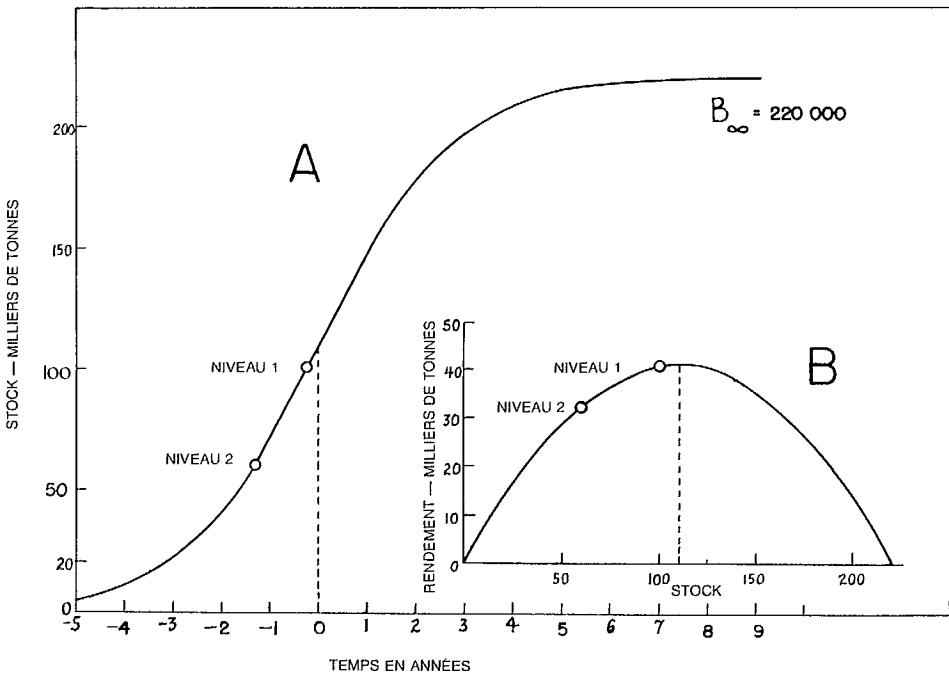


FIG. 13.1 (A) Courbe logistique d'augmentation chez la population des exemples 13.1 — 13.3; (B) relation parabolique concomittante entre rendement et densité du stock. L'échelle en abscisse de A indique le taux auquel le stock, en l'absence de pêche, se déplacerait vers le niveau asymptotique B_{∞} .

EXEMPLE 13.3 ADAPTATION D'UNE COURBE DE PRODUCTION EXCÉDENTAIRE DE GRAHAM ET D'UNE COURBE LOGISTIQUE DE CROISSANCE DE POPULATION, ÉTANT DONNÉS UN TAUX D'ÉQUILIBRE DU STOCK ET SON AUGMENTATION DURANT UNE PÉRIODE SANS PÊCHE (d'après Ricker 1958a).

Reportons-nous à l'état d'équilibre de l'exemple 13.1, caractérisé par $Y_E = 40\ 000$ tonnes, $u_E = 0,30$, $B_E = 100\ 000$ tonnes et $F_E = 0,40$. Après quelques années, la pêche cesse soudainement : supposons que c'est au temps $t = 0$. Durant les 2,7 années suivantes de non-exploitation, le rendement par unité d'effort est passé de 10 tonnes à 19 tonnes par bateau et par jour. Si l'on considère ces quantités comme proportionnelles au stock, le stock final peut être estimé à 190 000 tonnes. Il n'y a aucune preuve directe que le stock était à sa taille d'équilibre maximale, mais il semblerait peu vraisemblable qu'il ait pu y parvenir en un si court temps.

La méthode consiste à utiliser une valeur d'essai de B_x , et à calculer une approche de k en partant de $F = 0,40$ à l'aide de (13.2). Pour un B_x d'essai = 250 000, $k = 0,40 \times 250\ 000 / 150\ 000 = 0,667$. Substituant en (13.10), au temps $t = 0$:

$$\log_e \left(\frac{250\ 000}{100\ 000} - 1 \right) = 0,667t_0$$

D'où t_0 approximatif est de 0,61, ce qui détermine une relation d'essai de type (13.9) :

$$B = \frac{250\ 000}{1 + e^{-0,667(t-0,61)}}$$

Substituant $t = 2,7$, nous obtenons $B = 200\ 000$ tonnes, ce qui est supérieur aux 190 000 tonnes observées. D'autres essais démontrent que $B_x = 220\ 000$ tonnes, $k = 0,733$ et $t_0 = 0,25$ fournissent la meilleure adaptation aux données ; l'équation logistique correspondante de croissance de stock est :

$$B = \frac{220\ 000}{1 + e^{-0,733(t-0,25)}} \quad (13.12)$$

Les données des exemples 13.1 ou 13.2 conviennent également au calcul de (13.12), avec les réserves déjà signalées. La valeur $t_0 = 0,25$ indique que l'état d'équilibre de l'exemple 13.1 se situe à un quart d'année à gauche du point d'inflexion de la courbe logistique, ou « avant ce point », ce dernier cas se produisant lorsque $B_E = 110\ 000$ tonnes. Ayant déterminé ce t_0 , il convient d'utiliser le point d'inflexion comme origine du graphe logistique et de laisser $B_E = 100\ 000$ correspondre à $t = -0,25$. Ce sera l'échelle en abscisse apparaissant à la figure 13.1A. L'équation correspondante est :

$$B_E = \frac{220\ 000}{1 + e^{-0,733t}} \quad (13.13)$$

13.3 RELATION ENTRE RENDEMENT D'ÉQUILIBRE ET EFFORT DE PÊCHE

Dans les exemples qui précèdent, la production excédentaire a été reliée à l'importance du stock dans des conditions d'équilibre. Par le simple réarrangement des termes de (13.2), on pourra montrer que (toujours dans des conditions d'équilibre) il y a relation similaire entre production excédentaire et taux de pêche F , et par conséquent également avec l'effort de pêche effectif f . D'après (13.2), il est clair que :

$$B_E = B_z - \frac{F_E B_z}{k} \quad (13.14)$$

Substituant cette valeur de B_E dans (13.3) :

$$Y_E = F_E B_E = B_z F_E - \left(\frac{B_z}{k}\right) F_E^2 \quad (13.15)$$

Substituant qf_E à F_E :

$$Y_E = F_E B_E = af_E - bf_E^2 \quad (13.16)$$

où $a = qB_z$ et $b = q^2 B_z/k$.

Ainsi, en conditions d'équilibre, la production excédentaire est fonction parabolique du taux de pêche (F) et de l'effort de pêche (f), ainsi que de l'importance du stock (B). Ceci nous procure un nouveau moyen de présenter la relation. Divisant (13.16) par f_E :

$$\frac{Y_E}{f_E} = a - bf_E \quad (13.17)$$

Par conséquent, les valeurs de rendement par unité d'effort (Y_E/f_E) et d'effort (f_E) pour deux niveaux d'équilibre peuvent être remplacées en (13.17) et l'on obtiendra les valeurs de a et b .

Pour estimer le niveau optimal d'effort de pêche (f_s), on procède à la dérivation de (13.16) que l'on ramène à zéro :

$$f_s = a/2b \quad (13.18)$$

Nous obtenons ainsi le même résultat qu'en (13.8). Connaissant f_s , le rendement maximal soutenu sera déterminé en le substituant à f_E dans (13.16) :

$$Y_s = \frac{a^2}{4b} \quad (13.19)$$

Par conséquent, le rendement maximal soutenu (Y_s) et le taux optimal de pêche (f_s) pourront être estimés directement à partir du rapport entre rendement d'équilibre et effort d'équilibre, sans connaître le potentiel de capture (q) du poisson. Naturellement, si l'on connaît q d'autres sources, on pourra le combiner avec Y_s et f_s pour calculer l'importance du stock et le taux de pêche dans des conditions d'équilibre. Les équations qui conviennent sont celles de (13.5) à (13.8).

EXEMPLE 13.4 ESTIMATION DU RENDEMENT MAXIMAL SOUTENU ET DU TAUX DE PÊCHE OPTIMAL D'APRÈS DEUX NIVEAUX D'ÉQUILIBRE DE CAPTURE ET D'EFFORT DE PÊCHE.

D'après l'information donnée aux exemples 13.1 et 13.2, les deux rendements d'équilibre de l'exemple 13.2 correspondaient aux efforts de pêche ci-après :

Premier niveau	Second niveau
$Y_E = 40\ 000$ tonnes	$Y_E = 32\ 000$ tonnes
$f_E = 4\ 000$ jours	$f_E = 5\ 300$ jours
$Y_E/f_E = 10$ tonnes/jour	$Y_E/f_E = 6,04$ tonnes/jour

Substituant ces termes dans (13.17), nous obtenons $a = 22,2$ et $b = 0,00305$. D'après (13.19) et (13.18) :

Rendement maximal soutenu	$Y_s = 22,2^2/(4 \times 0,00305) = 40\ 300$ tonnes
Effort de pêche optimal	$f_s = 22,2/(2 \times 0,00305) = 3\ 640$ jours

Le RMS indiqué ci-dessus est le même que trouvé précédemment dans d'autres exemples. Mais il a été estimé ici sans connaître l'importance absolue du stock ou le potentiel de capture du poisson. Pour ce dernier, il faut de l'information supplémentaire (par exemple, le taux d'exploitation donné dans l'exemple 13.1).

13.4 RELATION ENTRE PRODUCTION EXCÉDENTAIRE ET IMPORTANCE DU STOCK D'APRÈS AUGMENTATION OU DIMINUTION ANNUELLE DU STOCK — MÉTHODE DE SCHAEFER (1954).

13.4.1 CALCUL DE PRODUCTION ANNUELLE. Schaefer (1954) présenta une méthode pour estimer la production excédentaire de chaque année individuellement¹. Cette méthode donne une valeur de Y_E qui peut être rattachée à l'importance du stock ou à l'effort de pêche, sans attendre que le stock ait atteint l'équilibre, et élargit ainsi le champ d'application des méthodes de production excédentaire. Le procédé consiste à diviser le poids de chaque prise annuelle Y par le taux de pêche correspondant F pour obtenir une estimation du stock moyen \bar{B} présent durant l'année en question.

¹ Dans un article intéressant, Thompson (1950) appliqua le concept de la « capture normale » aux pêcheries de flétan du Pacifique. La capture considérée normale était la production moyenne durant une certaine période de temps, une fois complétée la pêche initiale du stock accumulé — 1926–1933 sur les bancs méridionaux de flétan et 1926–1936 sur les bancs occidentaux. D'après la définition de normalité, les retraits excédant la normale s'accompagnèrent d'une diminution de densité du stock (ainsi que le reflétait la diminution de capture par unité d'effort), tandis que les captures inférieures à la normale étaient accompagnées d'une augmentation de capture par unité d'effort durant ces années. Il existe similitude superflue entre ce traitement et celui de Schaefer car ce dernier part également d'une définition selon laquelle les captures en excès de la production excédentaire (la « capture d'équilibre »), en quelque année que ce soit, entraînent nécessairement une diminution du stock, et vice versa. Toutefois, la différence entre ces deux approches est plus importante que la ressemblance : tandis que Thompson s'attache à la constance apparente de la capture « normale » durant la période de temps indiquée, Schaefer se joint à Baranov, Hjort et Graham en soulignant que la capture d'équilibre doit changer à mesure que change l'effectif du stock. En réalité, évidemment, les niveaux normaux utilisés par Thompson ne demeuraient pas normaux les années suivantes, et en outre, une partie des statistiques de population calculées selon ces niveaux sont assez différentes de celles découlant de la structure par âge de la population, ou des résultats des expériences d'étiquetage.

Le niveau d'un stock au seuil d'une nouvelle année est d'environ la moyenne des stocks moyens de l'année qui se termine et de l'année qui s'annonce. La différence entre deux stocks initiaux représente l'augmentation pour l'année considérée, ΔB ; c'est dire que l'augmentation durant l'année 2 de toute série de 3 années est approximativement de :

$$\Delta B_2 = \frac{\bar{B}_3 + \bar{B}_2}{2} - \frac{\bar{B}_2 + \bar{B}_1}{2} = \frac{\bar{B}_3 - \bar{B}_1}{2} \quad (13.20)$$

La production excédentaire ou rendement d'équilibre Y_E pour l'année 2 ci-dessus est le rendement réel Y_2 , plus la modification de l'importance du stock, positive ou négative :

$$Y_E = Y_2 + \Delta B_2 = Y_2 + \frac{\bar{B}_3 - \bar{B}_1}{2} \quad (13.21)$$

Les valeurs de F nécessaires au calcul des estimations de B sont la plupart du temps obtenues (pour au moins une année) par étiquetage ou par l'une quelconque des méthodes décrites aux chapitres précédents. De là, on estime le potentiel de capture q , et les autres F sont estimés proportionnellement à l'effort de pêche réel ($F = qf$ pour chaque année).

Déterminée de cette façon, la production excédentaire peut être portée contre la densité du stock, indépendamment de toute hypothèse reliant les deux. Si l'on obtient une courbe bien définie pour une gamme suffisamment étendue de densités de stock, on peut s'en servir empiriquement pour définir la position du rendement maximal du stock en fonction de l'abondance annuelle correspondante. Si le graphe ne couvre pas toute la gamme considérée d'intérêt, il faudra lui adapter un genre de courbe permettant extrapolation. Dans son article de 1954, Schaefer adopte à cette fin la parabole de Graham, bien qu'avec la réserve que la courbe inclinée vers la gauche semblait recevoir un certain appui des observations alors disponibles.

13.4.2 ADAPTATION D'UNE RELATION PARABOLIQUE AUX PRODUCTIONS ANNUELLES. Comme la production excédentaire Y_E est déterminée pour chaque année séparément, l'équation (13.3) peut être présentée de la façon suivante² :

$$Y_E = F\bar{B} = k\bar{B} - \left(\frac{k}{B_z}\right)\bar{B}^2 \quad (13.22)$$

où \bar{B} et F représentent le stock moyen et le taux moyen de pêche pour chaque année respective. Pour adapter (13.22) à un ensemble de données, il est bien de diviser par B , ce qui donne :

$$\frac{Y_E}{\bar{B}} = k - \frac{k\bar{B}}{B_z} \quad (13.23)$$

On peut donc porter Y_E/\bar{B} contre \bar{B} et tracer une droite fonctionnelle (appendice IV). Son point d'intersection sur l'axe des Y représente k , et la pente de la droite sera k/B_z , de sorte que l'on aura des estimations à la fois de k et de B_z .

² Voir section 13.5 pour comparaison des symboles de Schaefer avec ceux utilisés ici.

Par des arguments similaires à ceux de la section 13.3, on peut démontrer que \bar{B} peut remplacer B_E dans les expressions (13.15) et (13.16), de sorte qu'une régression de Y_E/f par rapport à f pour chaque année individuelle peut également être utilisée pour calculer les statistiques touchant la situation.

13.4.3 RENDEMENT MAXIMAL SOUTENU PAR RAPPORT À L'IMPORTANCE DU STOCK ET À L'EFFORT DE PÊCHE DE LA MÊME ANNÉE. On peut calculer, à partir de la parabole que l'on adapte à la population ou à l'effort, un rendement d'équilibre maximal en utilisant (13.6) ou (13.19). Toutefois, de tels maxima doivent être interprétés avec prudence. Considérons les voies possibles par lesquelles l'importance du stock ou l'effort de pêche peuvent affecter la production excédentaire. Cette dernière est la somme des augmentations individuelles de croissance, plus recrutement, moins mortalité naturelle. La *croissance* est fonction de l'importance du stock : tant que la nourriture est abondante, augmentation de stock signifie augmentation de croissance; mais à de plus fortes densités de stock, la nourriture peut devenir rare et la croissance par unité de biomasse peut diminuer parce qu'une plus grande part de la nourriture consommée sert à la simple subsistance et à l'élaboration des produits sexuels, et qu'une moindre part va aux tissus organiques additionnels. La croissance dépend également de l'âge moyen du stock : les jeunes poissons accusent un plus fort pourcentage d'augmentation de poids à partir d'une consommation donnée de nourriture que les poissons âgés. *L'importance du stock*, à son tour, est fonction de l'effort de pêche durant l'année en cours et les années précédentes, et du recrutement. En plus de subir l'impact d'effets généralement importants de l'environnement, le *recrutement* est fonction de l'importance du stock quelques années auparavant, et cette relation peut être directe ou inverse, selon ce qu'était alors l'importance du stock, surtout du stock mature. Ceci à son tour dépend en partie de la pêche des années antérieures. Enfin, la biomasse éliminée par *mortalité naturelle* au sein du stock pêchable augmente, du moins en proportion de l'importance du stock, mais on ignore généralement si c'est à un taux plus fort selon l'élévation de la densité.

En considérant la relation de Y_E/B à B durant la même année, les principaux facteurs susceptibles de créer des complications seront naturellement : (a) les différences d'âge du stock et (b) les différences de recrutement. Aucun de ces phénomènes n'est lié directement à l'importance du stock durant l'année en cours. Lorsqu'on traite d'un stock composé de plusieurs âges et sur lequel l'effort de pêche s'est généralement accentué, le rapport Y_E/B s'élèvera parce que le stock diminue et rajeunit, et peut-être aussi parce que le recrutement a augmenté en raison d'un déclin chez les grands poissons âgés (bien que ceci ne soit pas certain et qu'il y aura éventuellement glissement vers une diminution si le stock s'avère suffisamment réduit). Si, à un certain moment, la pêche commence à décroître, l'importance du stock commence aussitôt à croître (ou à diminuer moins rapidement), mais aucune tendance du recrutement ne changera avant que les jeunes poissons engendrés par les stocks plus abondants qui en découlent n'atteignent la taille vulnérable à la pêche. L'âge moyen des poissons peut donc continuer à décroître pendant un certain temps, en dépit du fait qu'un taux de pêche plus faible permette une plus grande survie des poissons déjà recrutés.

Notre conclusion générale est que toute relation observée entre Y_E et B la même année ne reflète pas nécessairement un état d'équilibre. En particulier, le niveau de B calculé comme correspondant au rendement maximal soutenu ne représentera pas forcément une bonne estimation de ce dont on a besoin pour le RMS. Le RMS peut exiger un stock plus grand ou plus petit, selon la structure par âge et le contexte antérieur du stock et de la pêcherie. De même, toute relation entre Y_E/f et f d'une même année sera sujette à diverses interprétations, dont la solution exigera une connaissance de la biologie et de l'histoire du stock.

Pourquoi y aurait-il quand même une relation, vu ces circonstances? La raison habituelle en est que l'effort de pêche, donc l'effectif de la population, tend à changer lentement, avec périodes relativement longues de croissance ou de décroissance. Durant ce genre de tendance, l'effort d'une année donnée sera en étroite corrélation avec l'effort de plusieurs années précédentes, de sorte que l'influence de ces années antérieures sera déterminante dans la relation observée.

EXEMPLE 13.5 CALCUL DE LA PRODUCTION EXCÉDENTAIRE DU FLÉTAN DU PACIFIQUE DE LA ZONE 2 ET ADAPTATION D'UNE COURBE DE GRAHAM D'APRÈS RELATION ENTRE PRODUCTION EXCÉDENTAIRE ET BIOMASSE (extrait, avec modification, de Ricker 1958a, selon Schaefer).

Le tableau 13.1 illustre la méthode utilisée par Schaefer (1954) pour calculer la production excédentaire du flétan du Pacifique en zone méridionale. Elle se fonde sur son tableau 1, mais est adaptée pour correspondre aux usages du présent Bulletin, et une plus longue série d'années est utilisée — de 1910 à 1957 (Anon. 1962, tableau 7). Le rendement (colonne 2) et l'effort de pêche (colonne 3) sont connus pour chaque année. Ils sont divisés pour obtenir le rendement par unité d'effort (colonne 4), considéré proportionnel à la biomasse moyenne présente chaque année. Le taux de pêche pour 1926 fut estimé dans l'exemple 5.5 ci-dessus à $F = 0,57$ pour sujets totalement vulnérables (âge moyen de 9 et plus), et progressivement moindre pour sujets plus petits. Le F moyen pour tous les âges présents en 1926 est estimé en pondérant le F pour chaque classe de longueur (tableau 5.7), par rapport conjointement à son abondance dans l'échantillon (troisième colonne du tableau 5.3) et à la biomasse individuelle moyenne des sujets qui la forment, cette biomasse étant considérée proportionnelle au cube du point médian de la classe de longueur. Le taux de pêche moyen ainsi obtenu est $F = 0,434^3$, qui s'applique à 1926, quand l'effort était $f = 478\ 000$ jeux de lignes. Ainsi, le potentiel de capture était de $q = 0,434/478\ 000 = 0,907 \times 10^{-6}$ du stock capturé par 1 jeu de lignes. La capture peut être divisée par le taux de pêche de 1926 pour obtenir une estimation du stock moyen, soit $\bar{B} = 24,7/0,434 = 57,0$ millions de livres cette année-là. On calcule ensuite les valeurs de \bar{B} pour d'autres années en

³ Schaefer (1954) utilisa $F = 0,635$ pour 1926, ce qui correspondait au taux conditionnel de mortalité par pêche de $m = 0,47$ calculé par Thompson et Bell (1934); Ricker (1958a) ajusta cette équation à $F = 0,615$ en raison d'une modification de l'estimation de l'effort de pêche pour l'année de base 1926. Ce chiffre est plus près de la réalité que la valeur moyenne de 1926 puisqu'il tient compte du poids. Toutefois, le F moyen correspondant à un f donné doit changer quelque peu avec le changement de composition par taille du stock; il n'y a ici aucune tentative d'ajustement de ce côté parce que les données nécessaires ne sont pas disponibles.

proportion des estimations connues de Y/f dans la colonne 4. (Les valeurs de F pour les autres années peuvent être calculées en tant que proportionnelles à l'effort f et paraissent colonne 5, mais cette opération n'est pas essentielle.) Les différences entre les stocks à deux années d'intervalle sont alors divisées par 2 pour donner une estimation de l'augmentation ou de la diminution durant l'année intermédiaire (expression 13.20), et paraissent colonne 7. Suivant l'expression (13.21), la production excédentaire apparaît colonne 8, étant égale au rendement, plus l'augmentation du stock (ou moins sa diminution)⁴. Dans la figure 13.2A, les surplus de la colonne 8 sont inscrits vis-à-vis du stock moyen de la colonne 6. Les points laissent entendre qu'un maximum de production excédentaire se situe quelque part autour de 30 millions de livres. Une courbe fonctionnelle de Graham a été appliquée au graphe de Y_E/\bar{B} par rapport à \bar{B} , selon deux méthodes :

$$\begin{array}{ll} \text{Régression par MG (fig. 13.2A)} & Y_E/\bar{B} = 0,612 - 3,00 \times 10^{-9}\bar{B} \\ \text{Régression de Nair-Bartlett} & Y_E/\bar{B} = 0,635 - 3,25 \times 10^{-9}\bar{B} \end{array}$$

Voici les statistiques qui en découlent :

Expression	Symbole	MG	Nair
(13.23)	k	0,612	0,635
(13.23)	k/B_{∞}	$3,00 \times 10^{-9}$	$3,25 \times 10^{-9}$
(13.5)	B_s	204×10^6	195×10^6
(13.6)	Y_s	102×10^6	98×10^6
(13.7)	F_s	$31,2 \times 10^6$	$31,0 \times 10^6$
(13.8)	f_s	0,306	0,318
		337 000	350 000

EXEMPLE 13.6 ADAPTATION D'UNE COURBE DE GRAHAM AU FLÉTAN DU PACIFIQUE À L'AIDE DE LA RELATION ENTRE PRODUCTION EXCÉDENTAIRE ET EFFORT DE PÊCHE.

L'équation (13.17) indique un autre moyen d'adapter une courbe aux données sur le flétan, par régression de Y_E/f_E par rapport à f_E . La méthode de calcul de Y_E employée dans l'exemple 13.5 suppose que l'effort de pêche pour chaque année sera celui maintenant le stock en état d'équilibre ; ainsi, les valeurs d'effort en colonne 3 du tableau 13.1 peuvent être ramenées à f_E . Deux estimations de régression fonctionnelle de Y_E/f (colonne 10) par rapport à f s'établissent comme suit :

$$\begin{array}{ll} \text{Régression par MG} & Y_E/f = 231,8 - 0,408 \times 10^{-3}f \\ \text{Nair-Bartlett} & Y_E/f = 216,3 - 0,368 \times 10^{-3}f \end{array}$$

La ligne de régression par MG apparaît à la figure 13.2B. On dégage les statistiques qui en découlent (pour la ligne MG) en posant $a = 231,8$, $b = 0,408$ et en substituant ces valeurs dans (13.18) pour obtenir f_s . Comme $q = 0,907 \times 10^{-6}$ ainsi que décrit à l'exemple 13.5, F_s est égal à $f_s q = 0,258$, et la valeur de k est

⁴ Schaefer l'appelle « capture d'équilibre », étant donné qu'il faudrait l'enlever pour maintenir le stock à son présent niveau. Toutefois, la notion s'applique qu'il y ait capture ou non ; en fait, la « capture » d'équilibre peut parfois être négative.

TABLEAU 13.1 Rendement en millions de livres, effort de pêche en milliers de jeux de lignes et statistiques qui en découlent pour le flétan du Pacifique de la zone 2 (d'après données de la Commission internationale du flétan du Pacifique, Anon. 1962).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Année	Y	f	Y/f	F	B	ΔB	Y _E	Y _E /B	Y _E /f	Moyenne de 5 ans de f	Moyenne de 3 ans de B
	10 ⁶ lb	10 ³ jeux	lb/jeu	-	10 ⁶ lb	-	10 ⁶ lb	-	lb/jeu	10 ³ jeux	10 ⁶ lb
1910	51,0	189	271	0,172	298
1911	56,1	237	237	0,215	261	-52,0	4,1	0,02	17	244	251
1912	59,6	340	176	0,309	194	-60,0	-0,4	0,00	0	312	199
1913	55,4	432	128	0,392	141	-28,5	26,9	0,19	62	349	157
1914	44,5	360	124	0,327	137	-5,5	39,0	0,28	108	354	136
1915	44,0	375	118	0,340	130	-5,5	38,7	0,30	103	362	131
1916	30,3	265	114	0,241	126	-20,5	9,8	0,08	37	336	115
1917	30,8	379	81	0,344	89	-15,0	15,8	0,18	42	329	104
1918	26,3	302	87	0,274	96	+0,5	26,8	0,28	89	332	92
1919	26,6	325	82	0,295	90	-2,0	24,6	0,27	76	374	93
1920	32,4	387	84	0,351	92	-3,0	29,4	0,32	76	396	89
1921	36,6	479	76	0,435	84	-12,0	24,6	0,29	51	435	81
1922	30,5	488	62	0,443	68	-10,5	20,0	0,29	41	464	72
1923	28,0	494	57	0,448	63	-4,5	23,5	0,37	48	475	64
1924	26,2	473	55	0,429	61	-3,5	22,7	0,37	48	475	60
1925	22,6	441	51	0,400	56	-2,0	20,6	0,37	47	471	58
1926	24,7	478	51,7	0,434	57	-1,0	23,7	0,42	50	480	56
1927	22,9	469	49	0,425	54	-2,5	20,4	0,38	44	508	54
1928	25,4	537	47	0,487	52	-5,0	20,4	0,39	38	543	50
1929	24,6	617	40	0,560	44	-7,0	17,6	0,40	28	555	45
1930	21,4	616	35	0,559	38	+0,5	21,9	0,58	35	550	42

1931	21,6	534	41	0,484	45	+8,0	29,6	0,66	55	530	46
1932	22,0	445	49	0,404	54	+6,0	28,0	0,52	63	489	52
1933	22,5	438	52	0,397	57	+3,5	26,0	0,46	59	439	57
1934	22,6	411	55	0,373	61	+5,5	28,1	0,46	68	424	62
1935	22,8	366	62	0,332	68	-0,5	22,3	0,33	61	421	63
1936	24,9	459	54	0,416	60	-1,0	23,9	0,40	52	406	65
1937	26,0	431	60	0,391	66	+8,0	34,0	0,51	79	414	67
1938	25,0	363	69	0,392	76	+0,5	25,5	0,34	70	429	70
1939	27,4	452	61	0,410	67	-3,5	23,9	0,36	53	422	71
1940	27,6	440	63	0,399	69	0,0	27,6	0,40	63	412	68
1941	26,0	426	61	0,387	67	+1,0	27,0	0,40	63	408	69
1942	24,3	378	64	0,343	71	+6,5	30,8	0,43	82	381	73
1943	25,3	346	73	0,314	80	+11,0	36,3	0,45	105	353	81
1944	26,5	314	84	0,285	93	+4,5	31,0	0,33	99	338	87
1945	24,4	303	81	0,275	89	+0,5	24,9	0,28	82	330	92
1946	29,7	351	85	0,319	94	+3,0	32,7	0,35	93	323	93
1947	28,7	334	86	0,303	95	+3,0	31,7	0,33	95	320	96
1948	28,4	312	91	0,283	100	+2,0	30,4	0,30	97	316	98
1949	26,9	299	90	0,271	99	+3,0	29,9	0,30	100	310	102
1950	27,0	282	96	0,266	106	+3,5	30,5	0,29	108	293	104
1951	30,6	321	96	0,291	106	+15,0	45,6	0,43	142	277	116
1952	30,8	252	123	0,229	136	+27,0	57,8	0,42	229	272	134
1953	33,0	229	145	0,208	160	+6,0	39,0	0,24	170	262	148
1954	36,7	274	134	0,249	148	-12,0	24,7	0,17	90	252	148
1955	28,7	234	123	0,212	136	-2,5	26,2	0,19	112	262	142
1956	35,4	272	130	0,247	143	-11,5	23,9	0,17	88	...	131
1957	31,3	302	103	0,274	113

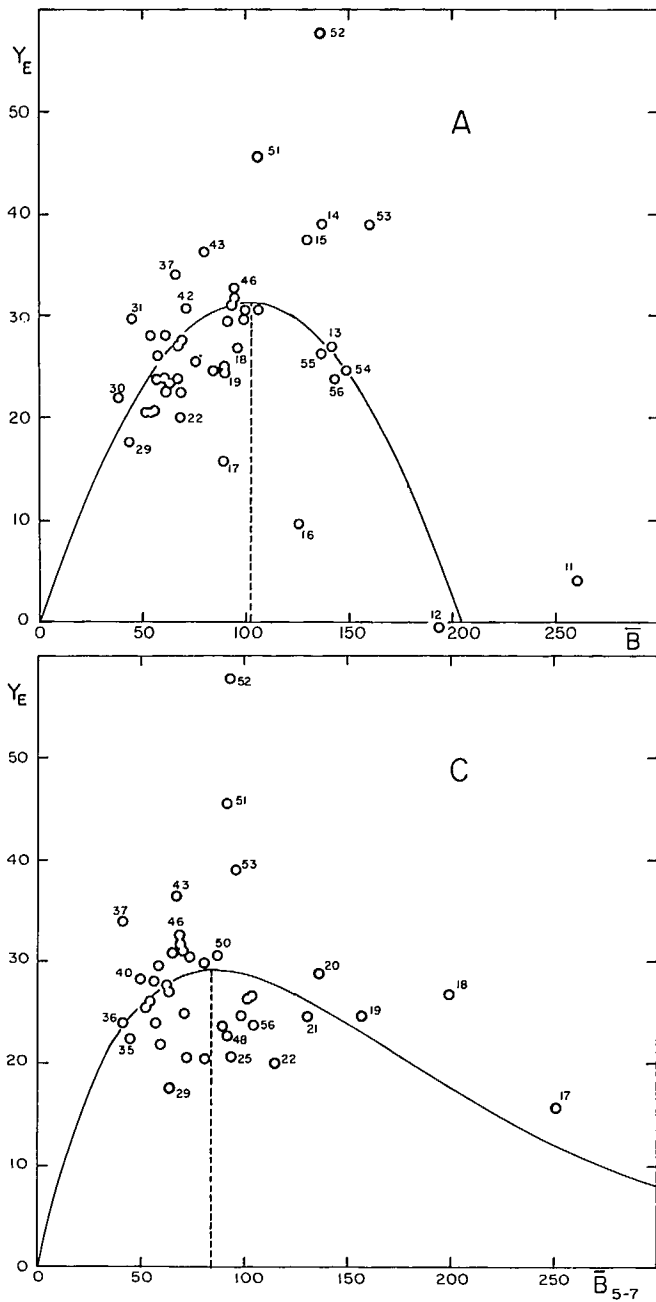
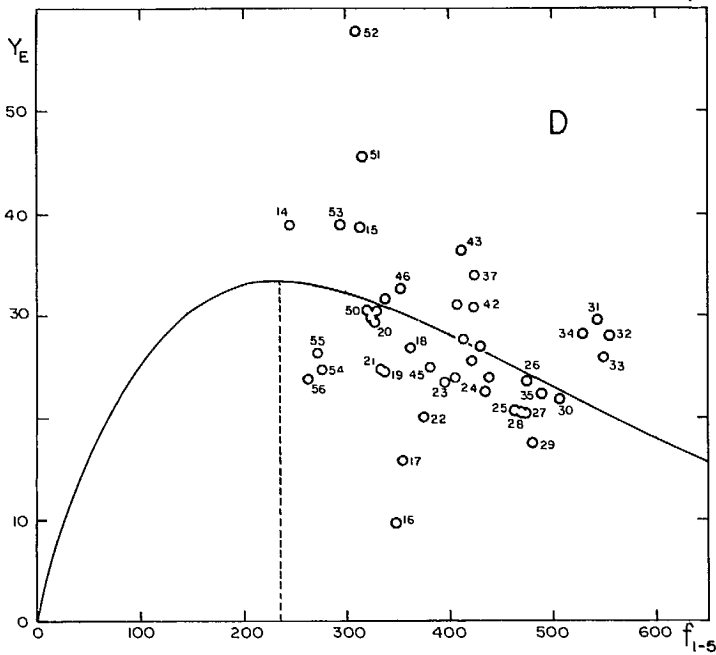
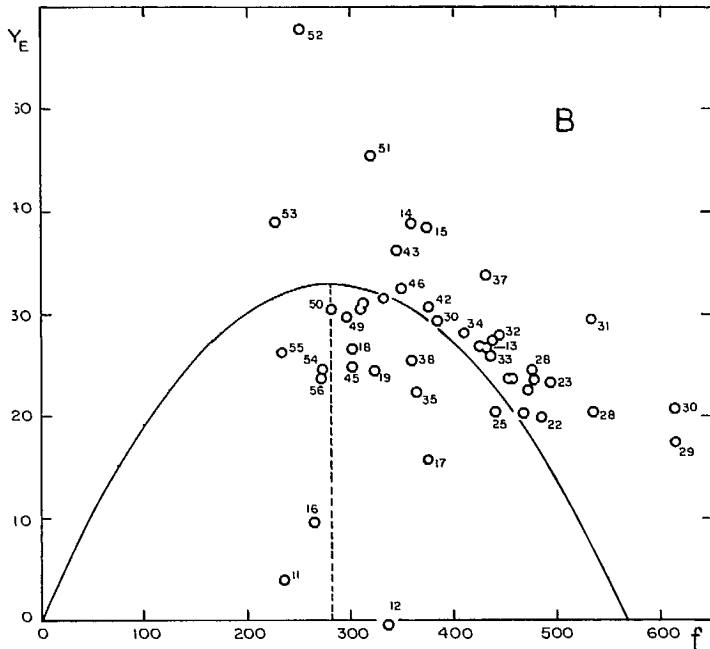


FIG. 13.2 Quatre approches à l'estimation du rendement maximal d'équilibre du flétan du Pacifique de la zone 2. (A) Graphe de production excédentaire (Y_E) par rapport à biomasse moyenne de la population (\bar{B}) la même année (modèle de Graham-Schaefer ou logistique, première variable aléatoire); (B) graphe de Y_E par rapport à effort de pêche (f) durant la même année (modèle de Graham-Schaefer, seconde variable aléatoire); (C) graphe de Y_E par rapport à \bar{B}_{5-7} , qui est la biomasse



moyenne de la population 5 à 7 ans auparavant (modèle de Ricker ou de recrutement); (D) graphe de Y_E durant l'année en cours par rapport à effort de pêche moyen (\bar{f}_{1-5}) des 5 années antérieures (modèle de Gulland-Fox ou exponentiel). Les chiffres placés près de certains points marquent l'année durant laquelle Y_E (valeur en ordonnée) fut observé (d'après données du tableau 13.1).

deux fois cette valeur, d'après (13.7). On peut alors utiliser les autres statistiques à l'aide des expressions suivantes :

Expression	Symbole	Régression par MG	Nair
(13,7)	k	0,515	0,533
(13,6)	B_z	256×10^6	239×10^6
(13,5)	B_s	128×10^6	119×10^6
(13,19)	Y_s	$33,0 \times 10^6$	$31,8 \times 10^6$
	F_s	0,258	0,267
(13,18)	f_s	284 000	294 000

Elles sont énumérées dans le même ordre qu'à l'exemple 13.5, bien que l'ordre de calcul en soit différent.

13.5 CALCUL D'UNE COURBE PARABOLIQUE DE RENDEMENT LORSQUE LE POTENTIEL DE CAPTURE (q) N'EST PAS CONNU INDÉPENDAMMENT — MÉTHODE DE SCHAEFER (1957).

Alors qu'il traitait d'une pêcherie d'albacore à nageoires jaunes (*Thunnus albacares*), Schaefer (1957) ne disposait d'aucune estimation directe du potentiel de capture q et entreprit donc d'en dégager une à partir des données. Sa méthode n'est pas décrite ici en détail, mais voici une concordance entre les symboles de Schaefer et ceux utilisés dans le présent manuel :

Schaefer	Ici	Schaefer	Ici
\bar{fP}	Y_E	U	Y/f ou U
k_1	k/B_z	ΔU	$q \Delta B$
k_2	q	M	$q B_z$
P	B	a	$k/q^2 B_z$
L	B_z	C	Y
L_u	$q B_z$	C/\bar{U}	f

L'équation de base de Schaefer, avec ses symboles, est :

$$\frac{1}{k_2} \sum_{i=1}^{i=n} \frac{\Delta U_i}{\bar{U}_i} = naM - a \sum_{i=1}^{i=n} \bar{U}_i - \sum_{i=1}^{i=n} \frac{C_i}{\bar{U}_i} \quad (13.24)$$

Il résout cette équation et trouve les valeurs de k_2 , a et M en divisant les données en deux parties (pas nécessairement égales mais présentant autant de contraste que possible) et en utilisant les sommes partielles ainsi obtenues, de même que la somme de l'entière série, pour obtenir trois équations de type (13.24). En général, la précision d'une telle estimation est faible, et il n'y a pas de solution unique puisque la série peut être divisée de plusieurs façons. Toutefois, lorsque les données contiennent des valeurs d'effort et de rendement se rapprochant du rendement maximal soutenu, des différences assez grandes de q affectent très peu l'estimation du rendement maximal soutenu.

13.6 MODÈLE DE PRODUCTION GÉNÉRALISÉE — MÉTHODE DE PELLA ET TOMLINSON

L'expression (8) de Pella et Tomlinson (1969) présente une forme plus générale de (13.3), dans laquelle l'exposant 2 est remplacé par une quantité variable m . Dans notre notation, cela devient :

$$Y_E = F\bar{B} = k\bar{B} - \left(\frac{k}{B_z^{m-1}} \right) \bar{B}^m \quad (13.25)$$

(Le C de Pella et Tomlinson est ici égal à Y_E ; $P = \bar{B}$; $H = -k/B_z^{m-1}$; et $K = -k$). Dans un état d'équilibre, l'équation (13.25) peut être refondue sous forme d'une relation entre Y_E et F ou f , analogue à (13.25) et (13.16). Il s'agit alors de l'expression (9) de Pella et Tomlinson qui, avec nos symboles, devient :

$$Y_E = F(B_z^{m-1} - B_z^{m-1}F/k) \frac{1}{m-1} = qf(B_z^{m-1} - B_z^{m-1}qf/k) \frac{1}{m-1} \quad (13.26)$$

De même que (13.3), la courbe décrite par l'expression (13.25) commence à l'origine ($\bar{B} = 0, Y_E = 0$), s'élève à un maximum, puis retombe de nouveau vers l'abscisse au point ($\bar{B} = B_z, Y_E = 0$); voir figure 1 de Pella et Tomlinson.

Pella et Tomlinson montrent des courbes de Y_E par rapport à \bar{B} (leur fig. 1) et de Y_E par rapport à f (fig. 2). La pente de l'élément gauche de (13.25) est plus abrupte que celle de l'élément droit quand $m < 2$ et moins abrupte quand $m > 2$. Comme \bar{B} croissant correspond à f décroissant, avec f en abscisse l'asymétrie précédente est inversée dans l'expression (13.26). L'expression (13.25) peut être adaptée aux estimations de production excédentaire réalisées selon la méthode de la section 13.4. Il est nécessaire d'utiliser l'ordinateur car il y a quatre paramètres à estimer (k, B_z, q et m), et plusieurs itérations sont nécessaires. Le programme GENPROD est donné par Pella et Tomlinson (1969); ils le modifièrent ultérieurement (GENPROD-2) dans Abramson (1971). Même si l'on peut obtenir de bons tracés d'après les données observées, à moins de fixer rigoureusement la valeur de m , les autres paramètres sont souvent peu plausibles. Donc ce modèle ne s'est pas encore avéré en pratique très utile. Dans l'interprétation des résultats d'une adaptation de GENPROD, il faut tenir compte des mêmes considérations que celles discutées section 13.4.3.

13.7 RELATION ENTRE PRODUCTION EXCÉDENTAIRE ET IMPORTANCE DU STOCK POUR LES ANNÉES PRODUCTRICES DU RECRUTEMENT COURANT — MÉTHODE DE RICKER

Ricker (1958a) fait remarquer que le recrutement est une composante de la production excédentaire (Y_E), et peut parfois être le facteur dominant responsable des changements de Y_E sur une période d'années. Ceci donne à croire qu'il y a lieu de relier Y_E d'une année donnée à l'importance du stock adulte (\bar{B}) qui a produit la principale classe d'âge recrutée durant l'année en question (ou à l'importance

moyenne des stocks qui produisent deux classes de recrutement abondantes ou plus). Un graphe de Y_E par rapport à ce \bar{B} indiquera la possibilité d'une relation et l'on pourra, le cas échéant, tracer une des courbes mathématiques de recrutement.

La figure 13.3 indique la reproduction excédentaire (recrues adultes, moins reproducteurs) correspondant aux cinq courbes de recrutement de la figure 11.2.

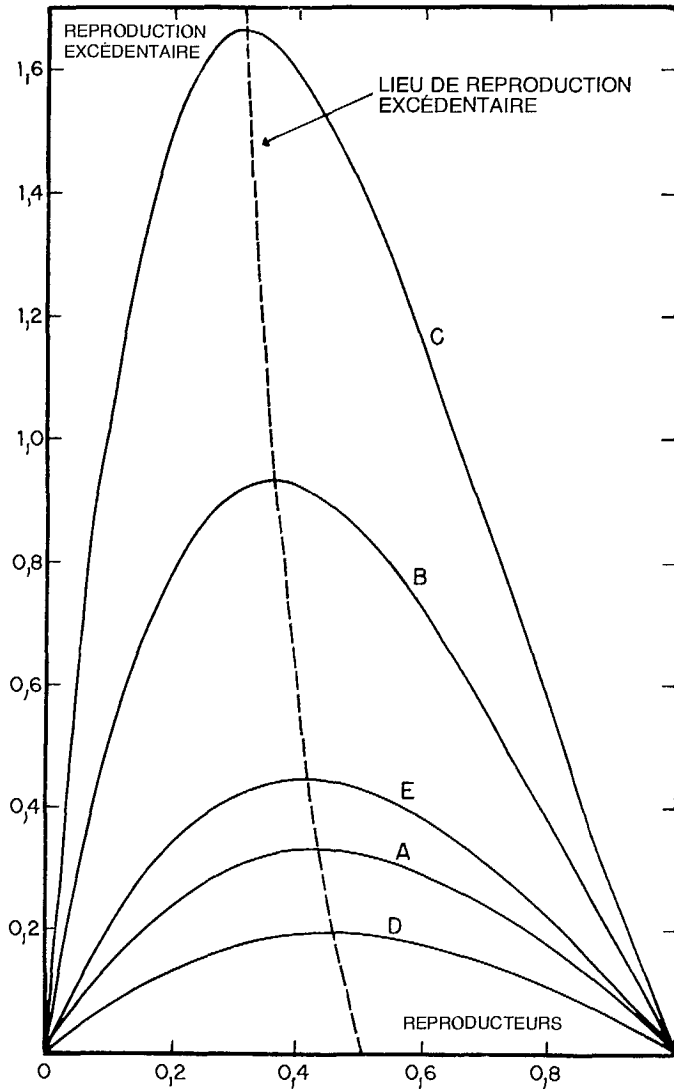


FIG. 13.3 Courbes de reproduction excédentaire (reproduction d'équilibre, moins stock adulte, $R_E - P_E$) portée contre densité du stock adulte (P_E), pour les cinq courbes de la figure 11.2. L'unité des deux axes est le niveau de remplacement de la reproduction.

Celles-ci ne s'appliqueront directement qu'à des stocks accusant un seul âge de maturité et que l'on récolte lorsque matures, mais elles indiqueront les formes asymétriques que les courbes de production affectent si elles se trouvent très influencées par le recrutement.

Pour adapter une courbe type de reproduction à ce genre de données, on pourra utiliser les procédés décrits section 11.6. Par exemple, dans l'équation (11.15), R sera la valeur de Y_E pour l'année courante et P représentera la valeur moyenne de \bar{B} pour les années qui contribuèrent largement au présent recrutement. L'équation devient donc :

$$\log_e Y_E - \log_e \bar{B} = \alpha + \beta \bar{B} \quad (13.27)$$

Une ligne de régression fournira les estimations de α et de β , donc également des éléments suivants :

- $Y_s = \alpha/\beta e$ — valeur maximale de Y_E , ce qui est le niveau maximal de production excédentaire, donc le rendement maximal soutenu
- $B_s = 1/\beta$ — importance optimale du stock, i.e. permettant une production excédentaire maximale
- $F_s = Y_s/B_s$ — taux instantané de pêche au rendement maximal soutenu

EXEMPLE 13.7 RELATION ENTRE PRODUCTION EXCÉDENTAIRE DU FLÉTAN DE LA ZONE 2 ET IMPORTANCE DU STOCK 5 À 7 ANS PLUS TÔT.

D'après la figure 2.12 et d'autres données, il semble que les flétans ralliaient la pêcherie depuis l'âge 3 ou 4 jusqu'à l'âge 8 ou 9, la plupart aux âges 5 à 7. Sur cette base, chaque chiffre de production excédentaire (Y_E) du tableau 13.1 devrait être relié à la moyenne de l'importance du stock 5 à 7 ans plus tôt (\bar{B}_{5-7}). La colonne 12 du tableau 13.1 donne les moyennes des 3 années de B centrées sur l'année médiane, et ces moyennes sont liées à la production excédentaire 6 ans plus tard, à la figure 13.2C.

On a tracé la courbe (13.27); avec \bar{B}_{5-7} et Y_E en millions de livres, la ligne de régression par MG a la forme suivante :

$$\log_e Y_E - \log_e \bar{B}_{5-7} = -0,06325 - 0,011867 \bar{B}_{5-7}$$

La courbe apparaît figure 13.2C.

À partir de cette expression, $\log_e \alpha = -0,06325$, $\alpha = 0,9387$; et $\beta = -0,011867$. D'après les relations indiquées section 13.7 :

Importance du stock au RMS = $\bar{B}_s = 1/0,011867 = 84,3$ millions lb

RMS = $Y_s = 0,9387/0,011867 \times 2,7183 = 29,1$ millions lb

Taux de pêche optimal = $F_s = 29,1/84,3 = 0,345$

Utilisant la valeur de $q = 0,907 \times 10^{-6}$ de l'exemple 13.5 pour le potentiel de capture, l'effort de pêche nécessaire pour atteindre le rendement maximal soutenu est de $f_s = F_s/q = 380\ 000$ jeux de lignes.

Les valeurs de rendement estimées ci-dessus sont des moyennes géométriques. La variance de la ligne de régression est de 0,05593. L'appliquant à (11.6), le rapport entre les valeurs de moyenne arithmétique de Y_E et les valeurs calculées de moyenne géométrique est de 1,028. Ainsi, l'estimation de MA de Y_s devient $29,9 \times 10^6$ millions de livres et sur cette base, F_s est $29,9/84,3 = 0,355$ et $f_s = 391\ 000$ jeux de lignes.

13.8 RELATION ENTRE CAPTURE PAR UNITÉ D'EFFORT ET EFFORT DE PÊCHE DES ANNÉES QUI PRÉCÈDENT IMMÉDIATEMENT — MÉTHODE DE GULLAND

13.8.1 POSTULATS GÉNÉRAUX. Gulland (1961) propose une autre façon d'étudier le rapport entre condition actuelle d'un stock et événements antérieurs. Il souligne qu'en tout temps, l'abondance d'une classe d'âge exploitée dépend en partie des taux de pêche et, par conséquent, des niveaux d'effort de pêche ayant prévalu durant les années où la classe d'âge était exploitée. Une certaine relation devrait donc exister entre l'abondance et l'effort passé, et ce d'autant mieux que le recrutement et la mortalité naturelle auront été raisonnablement stables. Il compare la capture par unité d'effort (Y/f) d'un stock composé d'un certain nombre de classes d'âge, avec la moyenne des efforts de pêche sur plusieurs années immédiatement antérieures (\bar{f}). Le nombre idéal des années à adopter dépend en partie des taux de survie qui prévalent, lesquels à leur tour sont affectés par le taux de pêche. Gulland utilisa la moyenne des efforts de pêche des 3 années immédiatement antérieures à l'année en cours pour la morue d'Islande (*Gadus morhua*) et la plie (*Pleuronectes platessa*), en raison du fait qu'environ 7 classes d'âge contribuent de façon appréciable à la pêcherie; pour l'aiglefin (*Melanogrammus aeglefinus*), il utilisa une moyenne de 2 ans. En réalité il n'est généralement pas essentiel d'en arriver précisément au meilleur intervalle, puisqu'en général les efforts de pêche d'années voisines tendent à être semblables.

La relation obtenue entre Y/f et le \bar{f} précédent s'est parfois matérialisée en une ligne à peu près droite, parfois en une courbe. Que la ligne soit droite ou courbe, Gulland (p. 9) argumente de la façon suivante. « Cette ligne, obtenue à partir de données sur un effort de pêche variable, sera très proche de la relation réelle entre capture par unité d'effort (abondance) et effort en condition d'équilibre. Supposons par exemple un effort croissant durant les quelques dernières années et un effort moyen de \bar{f} durant les 3 dernières années; alors le plus jeune groupe d'âge aura supporté plus que \bar{f} , et s'avérera moins abondant que dans la situation d'équilibre avec l'effort f ; les poissons dans la pêcherie depuis 3 ans seront également aussi abondants que dans la situation d'équilibre, tandis que les poissons âgés seront plus abondants, ayant été exposés durant leur existence à un effort moyen inférieur à f . L'abondance dans son ensemble . . . sera voisine de celle soumise à un effort f constant. »

La relation entre Y/f et \bar{f} pour les années antérieures peut être différenciée pour fournir des estimations de rendement maximal soutenu et de taux de pêche

optimal, tel qu'illustré plus loin. Tout comme à la section 13.3, il n'est pas nécessaire de connaître le potentiel de capture de la population.

13.8.2 RELATION LINÉAIRE. Si le graphe de Y/f par rapport à \bar{f} est linéaire, et que les arguments développés ci-dessus sont applicables, nous pourrions poser :

$$\frac{Y_E}{\bar{f}_E} = a - b\bar{f}_E \quad (13.28)$$

Par exemple, Gulland (1961) constata que le tracé de Y/f par rapport à \bar{f} , pour la morue islandaise sur plusieurs années, n'accusait pas de courbure, bien qu'il y en ait soupçon pour la période 1947 à 1958.

On peut adapter une ligne de régression fonctionnelle à partir de (13.28) et estimer a et b . Comme les expressions (13.28) et (13.17) sont identiques, les estimations d'effort de pêche optimal et de rendement maximal soutenu sont telles qu'indiquées dans les expressions (13.18) et (13.19).

13.8.3 RELATION CURVILIGNE (MODÈLE EXPONENTIEL DE GULLAND-FOX). Compte tenu des processus biologiques en cause, la relation entre capture numérique par unité d'effort (C/f) et \bar{f} des années antérieures devrait être négative et concave vers le haut. C'est que toute augmentation de \bar{f} affectant une classe d'âge entraîne une augmentation proportionnelle du taux moyen de pêche \bar{F} , donc (si la mortalité naturelle est négligeable) une augmentation proportionnelle de \bar{Z} . L'abondance d'une classe d'âge d'une importance initiale donnée est fonction, au cours de toute année subséquente, du produit ΠS_i de ses taux de survie S_i durant ses années d'exploitation; cependant, la somme des efforts de pêche Σf_i ces années-là est plus ou moins proportionnelle à la somme des taux instantanés de mortalité ΣZ_i ; et $\Sigma Z_i = -\log_e(\Pi S_i)$. Dans la mesure où la capture par unité d'effort est représentée par l'abondance, on pourrait s'attendre que le logarithme de C/f une année donnée se rapproche d'une fonction linéaire négative des mortalités antérieures ΣZ_i , donc des efforts Σf_i . Ceci sous-entend la relation concave entre C/f et \bar{f} évoquée plus haut.

L'existence d'une mortalité naturelle appréciable tendra à rendre la ligne *moins* courbe que prévu d'après nos propos. Toutefois, si le rendement est en terme de poids (Y) au lieu de nombre, plus l'effort moyen \bar{f} sera grand, plus petite sera la taille moyenne du poisson dans la prise, ce qui tend à rendre la ligne de Y/f par rapport à \bar{f} *plus* courbe que celle de C/f par rapport à \bar{f} . La combinaison de ce dernier effet avec l'effet de mortalité naturelle pourra donner une ligne qui s'accordera étroitement avec la relation simple suivante :

$$\log_e(Y/f) = a + b\bar{f} \quad (13.29)$$

Garrod (1969) suggéra d'adapter une relation exponentielle négative du genre aux courbes dégagées par la méthode de Gulland, et Fox (1970) en mit au point les calculs en détail. Pour ce qui suit, il convient d'utiliser le symbole de

Schaefer $U_E = Y_E/f_E$ pour une capture d'équilibre par unité d'effort et U_∞ pour la valeur de U_E lorsque la population en est à son abondance d'équilibre maximale. Appliquant (13.29) aux situations d'équilibre d'après le raisonnement de Gulland cité section 13.8.1, nous avons :

$$\log_e(Y_E/f_E) = \log_e U_E = a - bf_E \quad (13.30)$$

Quand $f_E \rightarrow 0$, $a \rightarrow \log_e U_\infty$, ce qui entraîne $a = \log_e U_\infty$. Prenant les antilogarithmes et multipliant par f_E , (13.30) devient :

$$Y_E = f_E U_\infty e^{-bf_E} \quad (13.31)$$

Une droite fonctionnelle appliquée à (13.30) estimera les valeurs de b et de a , et par conséquent de U_∞ .

L'expression (13.31) a la même forme que la courbe de reproduction de Ricker (expression 11.9), et l'on peut en dégager les mêmes statistiques. La différentielle de (13.31) par rapport à f_E est :

$$(1 - bf_E)U_\infty e^{-bf_E} \quad (13.32)$$

Ramenant à zéro, et comme $U_\infty e^{-bf_E}$ ne peut être égal à zéro, (13.31) sera un maximum lorsque bf_E sera égal à 1; ainsi, l'effort correspondant au rendement maximal soutenu sera $f_s = 1/b$. Substituant ceci dans (13.31), nous aurons le rendement maximal soutenu :

$$Y_s = \frac{U_\infty}{be} = \frac{e^{a-1}}{b} \quad (13.33)$$

Bien qu'en général, il ne soit pas essentiel de connaître l'importance du stock et le taux de pêche, on peut les estimer si l'on dispose d'une estimation du potentiel de capture (q). La meilleure source proviendra d'une information indépendante, par exemple de l'étiquetage; mais une estimation (assez piètre d'habitude) peut s'obtenir d'une manière semblable à la méthode de Schaefer décrite section 13.5. Fox (1970, p. 83) donne la formule nécessaire à ce sujet.

On peut résumer de la façon suivante les statistiques d'état d'équilibre qui donnent le rendement maximal pour ce modèle exponentiel de Gulland-Fox :

Effort de pêche optimal : $f_s = \frac{1}{b} \quad (13.34)$

Rendement maximal soutenu : $Y_s = \frac{U_\infty}{be} = \frac{e^{a-1}}{b} \quad (13.35)$

Capture par unité d'effort au RMS : $U_s = \frac{Y_s}{f_s} = e^{a-1} \quad (13.36)$

Si l'on dispose d'une estimation du potentiel de capture (q), on peut alors avoir :

$$\text{Taux de pêche optimal : } F_s = qf_s = \frac{q}{b} \quad (13.37)$$

$$\text{Stock nécessaire au RMS : } B_s = \frac{Y_s}{F_s} = \frac{U_\infty}{qe} = \frac{e^{a-1}}{q} \quad (13.38)$$

On peut également disposer de :

$$\text{Capture maximale par effort : } U_\infty = e^a \quad (13.39)$$

$$\text{Importance maximale du stock : } B_\infty = \frac{B_s U_\infty}{U_s} = \frac{e^a}{q} \quad (13.40)$$

Il faut apporter aux rendements ci-dessus une réserve, identique à celle faite section 11.6.3. En appliquant une ligne à (13.30), on utilise les logarithmes de capture par unité d'effort, et la position de la ligne est déterminée sur cette base. Par conséquent, toute estimation de grandeur de Y_E tendra à être moindre que celle pouvant être faite sur base non logarithmique. Les valeurs calculées de Y_E pourront être relevées en utilisant les équations (11.5) ou (11.6), avec s égal à l'écart type des points par rapport à la ligne de l'équation (13.30).

Ce modèle de Gulland-Fox est de forme aussi rigide que celui de Graham. L'importance du stock produisant le rendement maximal soutenu est toujours de $1/e = 37\%$ de l'importance maximale (équations 13.38 et 13.40). On gagnera en souplesse en adaptant une courbe empirique aux données observées et en calculant les points graphiquement, ainsi que Gulland le fit pour la plie et l'aiglefin.

EXEMPLE 13.8 RELATION ENTRE CAPTURE DE FLÉTAN PAR UNITÉ D'EFFORT ET EFFORT DE PÊCHE DES 5 ANNÉES QUI PRÉCÈDENT IMMÉDIATEMENT.

La colonne 11 du tableau 13.1 montre les moyennes de 5 années d'effort de pêche. On calcule la régression du logarithme naturel de Y/f (colonne 4) par rapport à l'effort moyen durant les 5 années précédentes, utilisant une régression fonctionnelle⁵, et l'expression (13.30) prend alors la forme de :

$$\log_e(Y/f) = 5,959 - 4,258 \times 10^{-6} \bar{f}_{1-5}$$

Les valeurs de Y calculées à partir de cette équation donnent la courbe de la figure 13.2D. Les points inscrits sur cette figure, cependant, sont plutôt Y_E que Y , de sorte que la courbe n'est pas le meilleur tracé pour ces points. Un graphe de Y par rapport à \bar{f}_{1-5} serait beaucoup moins dispersé que la ligne en question, mais une grande partie de cette concordance vient du fait que f , pour une année donnée, est lié à \bar{f}_{1-5} .

⁵ Les chiffres indiqués furent obtenus à partir de la régression par MG. La méthode symétrique de Nair-Bartlett donne un résultat très semblable : $b = 4,273 \times 10^{-6}$ (appendice IV).

D'après (13.34) à (13.36) et (13.39) nous avons :

Effort de pêche optimal : $f_s = 1/4,258 \times 10^{-6} = 235\ 000$ jeux de lignes

Rendement maximal

soutenu : $Y_s = e^{4,959}/4,258 \times 10^{-6} = 33,4 \times 10^6$ lb

Capture par unité d'effort

au RMS : $U_s = e^{4,959} = 142$ lb/jeu de ligne

Capture maximale par unité

d'effort : $U_\infty = e^{5,959} = 387$ lb/jeu de ligne

Étant donné un potentiel de capture $= q = 0,907 \times 10^{-6}$ (d'après l'exemple 13.5), alors selon (13.37), (13.38) et (13.40) :

Taux de pêche optimal : $F_s = 0,907 \times 10^{-6}/4,258 \times 10^{-6} = 0,213$

Importance optimale du stock : $B_s = e^{4,959}/0,907 \times 10^{-6} = 157 \times 10^6$ lb

Importance maximale du stock : $B_\infty = e^{5,959}/0,907 \times 10^{-6} = 426 \times 10^6$ lb

La variance des points de la régression ordinaire du $\log_e(Y/f)$ par rapport à f est 0,02426. Utilisant ceci pour s^2 dans l'équation (11.6), le facteur qui devra multiplier Y/f pour obtenir les valeurs arithmétiques moyennes sera 1,012. Ainsi, la valeur moyenne arithmétique de capture par unité d'effort au RMS devient $U_s = 144$ lb/jeu de lignes et le rendement absolu devient $33,8 \times 10^6$ lb. La différence n'a naturellement pas d'importance dans cet exemple.

EXEMPLE 13.9 INTERPRÉTATION DES STATISTIQUES BIOLOGIQUES ESTIMÉES POUR LE FLÉTAN DE LA ZONE 2.

Le tableau 13.2 compare quatre ensembles différents d'estimations calculées pour le stock de flétans du Pacifique. Les deux estimations de Graham-Schaefer, A et B, sont fondées sur la même théorie, mais sur deux lignes de régression différentes. L'estimation B laisse supposer un rendement maximal soutenu légèrement supérieur à celui de A, qui serait obtenu en partant d'un stock plus important et grâce à un effort bien supérieur. L'estimation C de Ricker prévoit un RMS proche de celui de A, mais en partant d'un stock beaucoup plus petit et en s'appuyant sur un effort beaucoup plus important, de sorte que Y/f tombe à 77 lb/jeu de lignes. L'estimation D de Gulland-Fox prédit un rendement voisin de celui de B, mais en partant d'un stock plus important, avec un effort inférieur, de sorte que Y/f est égal à 142 lb/jeu de lignes. Cependant, les estimations C et D ne sont pas entièrement comparables à celles de A et B, ou à celles de l'une vis-à-vis l'autre, étant donné que les régressions ont été établies à partir d'un nombre différent d'années.

Comme le flétan peut atteindre un grand âge, il faut s'attendre à un décalage important avant que l'ampleur de sa population et la structure par âge s'ajustent à l'actuel taux de pêche (c'est là un aspect de l'effet de pêche en expansion mentionné section 10.9). Une autre considération, c'est que l'effort de pêche a augmenté assez régulièrement dès avant 1910 jusqu'en 1929; durant cette période, il y aurait donc forte corrélation entre l'effort d'une année et l'effort de toute année sur tout nombre

fixe d'années antérieures. Comme l'importance de la population diminuait régulièrement, c'est donc que le même genre de corrélations existent à ce sujet. De 1930 à 1953, d'autre part, l'effort a diminué et le stock a augmenté, de sorte que les corrélations disparaissent temporairement, mais se forment de nouveau à mesure que progresse cette période. Ainsi, si on n'avait que la période de pêche croissante (ou décroissante), on serait à peine en droit de tirer la moindre conclusion quant au rendement maximal soutenu par la méthode de Graham-Schaefer (exemples 13.5 et 13.6; A et B du tableau 13.2).

TABLEAU 13.2 Comparaison de quatre estimations de statistiques biologiques de la population de flétans de la zone 2. La première estimation de Schaefer provient de la régression par rapport à \bar{B} ; la seconde, de la régression par rapport à l'effort de pêche (f). Les estimations marquées d'un astérisque nécessitent l'obtention d'une estimation du potentiel de capture (q) d'une source extérieure.

Statistique	Symbole	Unité	Schaefer (\bar{B})	Schaefer (f)	Ricker	Gulland- Fox
Courbe de la figure 13.2	A	B	C	D
Rendement maximal soutenu	Y_s	lb $\times 10^{-6}$	31,2	33,0	29,9	33,4
Taux de pêche au RMS	F_s	0,306	0,258*	0,355	0,213*
Effort de pêche au RMS	f_s	jeux $\times 10^{-3}$	337	284	391*	235
Importance du stock au RMS	B_s	lb $\times 10^{-6}$	102	128*	84	157*
Capture par unité d'effort au RMS	U_s	lb/jeu	93	116	77	142
Importance maximale du stock	B_∞	lb $\times 10^{-6}$	204	256*	426*
Capture maximale par unité d'effort	U_∞	lb/jeu	387

Le tableau 13.1 et la figure 13.2A montrent que durant la période de décroissement de la population (1910–1929), le surplus produit à n'importe quel niveau de stock était ordinairement bien inférieur à celui qu'on observait au cours de la période d'accroissement de la population (1930–1952). Ceci peut être le résultat d'une structure par âge plus avancé durant la première période, étant donné que de grands sujets âgés continuaient d'être présents, en petit nombre (mais poids appréciable), durant une bonne partie de l'ère d'exploitation intensive. À noter également que durant les toutes dernières années indiquées, 1953–1956, la moyenne Y_c/B était tombée proche de la moyenne de 1914–1916 (quand B était à peu près le même), ce qui peut refléter le fait que les poissons âgés avaient de nouveau été à même de s'accumuler en quantité depuis que l'effort de pêche avait commencé à se relâcher en 1931.

Un effet possible du recrutement sur la production excédentaire apparaît dans le groupe C des estimations du tableau 13.2 et à la figure 13.2C. La toute première année mentionnée, 1917, laisse croire à une tendance vers de petits excédents à partir de stocks importants. Cette tendance est confirmée par les surplus de 1911–1916, qui atteignent en moyenne 20 millions de lb (colonne 8 du tableau 13.1) et représentent essentiellement la progéniture des classes d'âge de 1900 à

1910, période durant laquelle l'importance du stock dépassait certainement de beaucoup les 250 millions de livres. Toutefois, le tracé de la figure 13.2C tombe certes plus rapidement quand les stocks sont grands que les données disponibles ne laissent supposer.

Finalement, la pêche exerce un effet indéniable sur l'abondance du stock. On l'évalue par la méthode de Gulland dans le graphique D de la figure 13.2. Bien que les points des graphiques C et D présentent des courbes de même forme, leur disposition est très différente et ils tablent sur une logique différente. Vraisemblablement, le niveau de recrutement, de même que l'importance de la pêche antérieure, a pu contribuer au niveau actuel de rendement maximal soutenu, et les meilleures estimations dérivées du tableau 13.2 peuvent être les moyennes des deux dernières colonnes.

APPENDICE I. TABLE DES FONCTIONS EXPONENTIELLES ET DÉRIVÉES

Nous reproduisons dans cette table, en termes de taux instantané de mortalité Z , taux de mortalité annuel A et taux de survie annuel S , les fonctions dont on a souvent besoin dans les calculs du présent manuel.

$$(1 - A) = S = e^{-Z}$$

À noter que la colonne 5, intitulée A/ZS , est aussi égale à $(e^Z - 1)/Z$.

La précision des chiffres contenus dans cette table ne dépasse pas en général environ 0,05% : le dernier chiffre n'est donc pas toujours fiable.

La table abrégée qui suit donne quelques valeurs de Z pour des valeurs rondes de A et S .

S	A	Z	S	A	Z
1,00	0,00	0,0000	0,50	0,50	0,6931
0,95	0,05	0,0513	0,45	0,55	0,7985
0,90	0,10	0,1054	0,40	0,60	0,9163
0,85	0,15	0,1625	0,35	0,65	1,0498
0,80	0,20	0,2231	0,30	0,70	1,2040
0,75	0,25	0,2877	0,25	0,75	1,3863
0,70	0,30	0,3567	0,20	0,80	1,6094
0,65	0,35	0,4308	0,15	0,85	1,8971
0,60	0,40	0,5108	0,10	0,90	2,3026
0,55	0,45	0,5978	0,05	0,95	2,9957

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Z	S	A	A/Z	A/ZS	A ²	Z ²	A ² /Z ²	Z-A	A ² /(Z-A)	Z ² /(Z-A)	e ^Z	Z
,01	,9900	,0100	,9950	1,005	,0001	,0001	,9900	,0000	1,988	2,007	1,0101	,01
,02	,9802	,0198	,9901	1,010	,0004	,0004	,9800	,0002	1,973	2,013	1,0202	,02
,03	,9704	,0296	,9851	1,015	,0009	,0009	,9704	,0004	1,961	2,020	1,0305	,03
,04	,9608	,0392	,9803	1,020	,0015	,0016	,9609	,0008	1,948	2,027	1,0408	,04
,05	,9512	,0488	,9754	1,025	,0024	,0025	,9514	,0012	1,935	2,034	1,0513	,05
,06	,9418	,0582	,9706	1,031	,0034	,0036	,9417	,0018	1,922	2,041	1,0618	,06
,07	,9324	,0676	,9658	1,036	,0046	,0049	,9327	,0024	1,909	2,047	1,0725	,07
,08	,9231	,0769	,9610	1,041	,0059	,0064	,9234	,0031	1,896	2,053	1,0833	,08
,09	,9139	,0861	,9563	1,046	,0074	,0081	,9148	,0039	1,884	2,060	1,0942	,09
,10	,9048	,0952	,9516	1,052	,0090	,0100	,9050	,0048	1,871	2,067	1,1052	,10
,11	,8958	,1042	,9470	1,057	,0108	,0121	,8967	,0058	1,860	2,074	1,1163	,11
,12	,8869	,1131	,9423	1,062	,0128	,0144	,8880	,0069	1,848	2,081	1,1275	,12
,13	,8781	,1219	,9377	1,068	,0149	,0169	,8792	,0081	1,835	2,087	1,1388	,13
,14	,8694	,1306	,9332	1,073	,0171	,0196	,8708	,0094	1,824	2,094	1,1503	,14
,15	,8607	,1393	,9286	1,079	,0194	,0225	,8622	,0107	1,812	2,101	1,1618	,15
,16	,8521	,1479	,9241	1,084	,0219	,0256	,8540	,0121	1,800	2,108	1,1735	,16
,17	,8437	,1563	,9196	1,090	,0244	,0289	,8457	,0137	1,789	2,115	1,1853	,17
,18	,8353	,1647	,9152	1,096	,0271	,0324	,8372	,0153	1,776	2,122	1,1972	,18
,19	,8270	,1730	,9107	1,101	,0300	,0361	,8294	,0170	1,765	2,129	1,2092	,19
,20	,8187	,1813	,9063	1,107	,0329	,0400	,8215	,0187	1,754	2,136	1,2214	,20
,21	,8106	,1894	,9020	1,113	,0359	,0441	,8136	,0206	1,743	2,142	1,2337	,21
,22	,8025	,1975	,8976	1,119	,0390	,0484	,8057	,0225	1,732	2,149	1,2461	,22
,23	,7945	,2055	,8933	1,124	,0422	,0529	,7980	,0245	1,721	2,157	1,2586	,23
,24	,7866	,2134	,8890	1,130	,0455	,0576	,7904	,0266	1,710	2,163	1,2712	,24
,25	,7788	,2212	,8848	1,136	,0489	,0625	,7829	,0288	1,699	2,170	1,2840	,25
,26	,7711	,2289	,8806	1,142	,0524	,0676	,7754	,0310	1,688	2,177	1,2969	,26
,27	,7634	,2366	,8764	1,148	,0560	,0729	,7680	,0334	1,677	2,184	1,3100	,27
,28	,7558	,2442	,8722	1,154	,0596	,0784	,7607	,0358	1,667	2,191	1,3231	,28
,29	,7483	,2517	,8679	1,160	,0633	,0841	,7535	,0383	1,656	2,198	1,3364	,29
,30	,7408	,2592	,8639	1,166	,0672	,0900	,7464	,0408	1,646	2,205	1,3499	,30
,31	,7334	,2666	,8598	1,172	,0710	,0961	,7393	,0434	1,635	2,212	1,3634	,31
,32	,7261	,2739	,8558	1,179	,0750	,1024	,7324	,0462	1,625	2,219	1,3771	,32
,33	,7189	,2811	,8517	1,185	,0790	,1089	,7255	,0489	1,614	2,226	1,3910	,33
,34	,7118	,2882	,8477	1,191	,0831	,1156	,7187	,0518	1,604	2,233	1,4049	,34
,35	,7047	,2953	,8437	1,197	,0872	,1225	,7119	,0547	1,595	2,240	1,4191	,35
,36	,6977	,3023	,8398	1,204	,0914	,1296	,7052	,0577	1,585	2,247	1,4333	,36
,37	,6907	,3093	,8359	1,210	,0956	,1369	,6986	,0607	1,575	2,254	1,4477	,37
,38	,6839	,3161	,8319	1,216	,0999	,1444	,6921	,0639	1,565	2,261	1,4623	,38
,39	,6771	,3229	,8281	1,223	,1043	,1521	,6857	,0671	1,555	2,268	1,4770	,39
,40	,6703	,3297	,8242	1,230	,1087	,1600	,6793	,0703	1,546	2,275	1,4918	,40
,41	,6637	,3364	,8204	1,236	,1131	,1681	,6730	,0736	1,536	2,282	1,5068	,41
,42	,6570	,3430	,8166	1,243	,1176	,1764	,6667	,0770	1,526	2,289	1,5220	,42
,43	,6505	,3495	,8128	1,250	,1221	,1849	,6606	,0805	1,517	2,297	1,5373	,43
,44	,6440	,3560	,8090	1,256	,1267	,1936	,6545	,0840	1,508	2,305	1,5527	,44
,45	,6376	,3623	,8053	1,263	,1313	,2025	,6485	,0876	1,498	2,311	1,5683	,45

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Z	S	A	A/Z	A/ZS	A ²	Z ²	A ² /Z ²	Z-A	A ² /(Z-A)	Z ² /(Z-A)	e ^Z	Z
,46	,6313	,3687	,8016	1,270	,1360	,2116	,6425	,0913	1,489	2,318	1,5841	,46
,47	,6250	,3750	,7979	1,277	,1406	,2209	,6366	,0950	1,480	2,325	1,6000	,47
,48	,6188	,3812	,7942	1,283	,1453	,2304	,6308	,0988	1,471	2,332	1,6161	,48
,49	,6126	,3874	,7906	1,291	,1501	,2401	,6250	,1026	1,463	2,340	1,6323	,49
,50	,6065	,3935	,7869	1,297	,1548	,2500	,6194	,1065	1,454	2,347	1,6487	,50
,51	,6005	,3995	,7833	1,304	,1596	,2601	,6136	,1105	1,444	2,354	1,6653	,51
,52	,5945	,4055	,7798	1,312	,1644	,2704	,6081	,1145	1,436	2,362	1,6820	,52
,53	,5886	,4114	,7762	1,319	,1692	,2809	,6025	,1186	1,427	2,368	1,6989	,53
,54	,5827	,4173	,7727	1,326	,1741	,2916	,5971	,1227	1,419	2,377	1,7160	,54
,55	,5769	,4230	,7691	1,333	,1789	,3025	,5915	,1270	1,409	2,382	1,7333	,55
,56	,5712	,4288	,7657	1,341	,1839	,3136	,5864	,1312	1,401	2,390	1,7507	,56
,57	,5655	,4345	,7622	1,348	,1888	,3249	,5811	,1355	1,393	2,398	1,7683	,57
,58	,5599	,4401	,7588	1,355	,1937	,3364	,5758	,1399	1,384	2,405	1,7860	,58
,59	,5543	,4457	,7554	1,363	,1986	,3481	,5707	,1443	1,377	2,412	1,8040	,59
,60	,5488	,4512	,7520	1,370	,2036	,3600	,5655	,1488	1,368	2,419	1,8221	,60
,61	,5434	,4566	,7486	1,378	,2085	,3721	,5603	,1534	1,359	2,426	1,8404	,61
,62	,5379	,4621	,7453	1,386	,2135	,3844	,5555	,1579	1,352	2,434	1,8589	,62
,63	,5326	,4674	,7419	1,393	,2185	,3969	,5504	,1626	1,344	2,441	1,8776	,63
,64	,5273	,4727	,7386	1,401	,2234	,4096	,5455	,1673	1,336	2,448	1,8965	,64
,65	,5220	,4780	,7353	1,409	,2285	,4225	,5408	,1720	1,328	2,456	1,9155	,65
,66	,5169	,4831	,7320	1,416	,2334	,4356	,5358	,1769	1,319	2,462	1,9348	,66
,67	,5117	,4883	,7288	1,424	,2384	,4489	,5312	,1817	1,312	2,471	1,9542	,67
,68	,5066	,4934	,7256	1,432	,2434	,4624	,5265	,1866	1,303	2,478	1,9739	,68
,69	,5016	,4984	,7224	1,440	,2484	,4761	,5217	,1916	1,296	2,485	1,9937	,69
,70	,4966	,5034	,7191	1,448	,2534	,4900	,5177	,1966	1,289	2,492	2,0138	,70
,71	,4916	,5084	,7160	1,456	,2585	,5041	,5127	,2016	1,282	2,500	2,0340	,71
,72	,4868	,5132	,7128	1,464	,2634	,5184	,5081	,2068	1,274	2,507	2,0544	,72
,73	,4819	,5181	,7097	1,473	,2684	,5329	,5037	,2119	1,267	2,515	2,0751	,73
,74	,4771	,5229	,7066	1,481	,2734	,5476	,4993	,2171	1,259	2,522	2,0959	,74
,75	,4724	,5276	,7035	1,489	,2784	,5625	,4949	,2224	1,252	2,530	2,1170	,75
,76	,4677	,5323	,7004	1,498	,2833	,5776	,4905	,2277	1,244	2,537	2,1383	,76
,77	,4630	,5370	,6974	1,506	,2884	,5929	,4864	,2330	1,238	2,545	2,1598	,77
,78	,4584	,5416	,6944	1,515	,2933	,6084	,4821	,2384	1,230	2,552	2,1815	,78
,79	,4538	,5462	,6913	1,523	,2983	,6241	,4780	,2438	1,224	2,560	2,2034	,79
,80	,4493	,5507	,6883	1,532	,3033	,6400	,4739	,2493	1,216	2,567	2,2255	,80
,81	,4449	,5551	,6854	1,541	,3081	,6561	,4698	,2548	1,209	2,575	2,2479	,81
,82	,4404	,5596	,6824	1,550	,3132	,6724	,4658	,2604	1,203	2,582	2,2705	,82
,83	,4360	,5640	,6795	1,558	,3181	,6889	,4618	,2660	1,196	2,590	2,2933	,83
,84	,4317	,5683	,6765	1,567	,3230	,7056	,4578	,2717	1,189	2,597	2,3164	,84
,85	,4274	,5726	,6736	1,576	,3279	,7225	,4538	,2774	1,182	2,605	2,3396	,85
,86	,4232	,5768	,6707	1,585	,3327	,7396	,4498	,2832	1,175	2,612	2,3632	,86
,87	,4190	,5810	,6679	1,594	,3376	,7569	,4460	,2890	1,168	2,619	2,3869	,87
,88	,4148	,5853	,6651	1,603	,3426	,7744	,4421	,2948	1,162	2,627	2,4109	,88
,89	,4107	,5893	,6622	1,612	,3472	,7921	,4383	,3007	1,155	2,634	2,4351	,89
,90	,4066	,5934	,6594	1,622	,3521	,8100	,4347	,3066	1,148	2,642	2,4596	,90

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Z	S	A	A/Z	A/ZS	A ²	Z ²	A ² /Z ²	Z-A	A ² /(Z-A)	Z ² /(Z-A)	e ^Z	Z
,91	,4025	,5975	,6566	1,631	,3570	,8281	,4311	,3125	1,142	2,650	2,4843	,91
,92	,3985	,6015	,6538	1,641	,3618	,8464	,4275	,3185	1,136	2,657	2,5093	,92
,93	,3946	,6054	,6510	1,650	,3665	,8649	,4239	,3246	1,129	2,665	2,5345	,93
,94	,3906	,6094	,6483	1,660	,3714	,8836	,4203	,3306	1,123	2,673	2,5600	,94
,95	,3867	,6133	,6455	1,669	,3761	,9025	,4167	,3367	1,117	2,680	2,5857	,95
,96	,3829	,6172	,6429	1,679	,3809	,9216	,4133	,3429	1,111	2,688	2,6117	,96
,97	,3791	,6209	,6401	1,688	,3855	,9409	,4097	,3491	1,104	2,695	2,6379	,97
,98	,3753	,6247	,6374	1,698	,3903	,9604	,4064	,3553	1,098	2,703	2,6645	,98
,99	,3716	,6284	,6348	1,708	,3949	,9801	,4029	,3616	1,092	2,710	2,6912	,99
1,00	,3679	,6321	,6321	1,718	,3996	1,0000	,3996	,3679	1,086	2,718	2,7183	1,00
1,01	,3642	,6358	,6295	1,728	,4042	1,0201	,3962	,3742	1,080	2,726	2,7456	1,01
1,02	,3606	,6394	,6269	1,738	,4088	1,0404	,3929	,3806	1,074	2,734	2,7732	1,02
1,03	,3570	,6430	,6243	1,749	,4134	1,0609	,3897	,3870	1,068	2,741	2,8011	1,03
1,04	,3535	,6465	,6217	1,759	,4180	1,0816	,3865	,3935	1,062	2,749	2,8292	1,04
1,05	,3499	,6501	,6191	1,769	,4226	1,1025	,3833	,3999	1,057	2,757	2,8577	1,05
1,06	,3465	,6535	,6166	1,780	,4271	1,1236	,3801	,4065	1,051	2,764	2,8864	1,06
1,07	,3430	,6570	,6140	1,790	,4316	1,1449	,3770	,4130	1,045	2,772	2,9154	1,07
1,08	,3396	,6604	,6115	1,801	,4361	1,1664	,3739	,4196	1,039	2,780	2,9447	1,08
1,09	,3362	,6638	,6090	1,811	,4406	1,1881	,3708	,4262	1,034	2,788	2,9743	1,09
1,10	,3329	,6671	,6065	1,822	,4450	1,2100	,3678	,4329	1,028	2,795	3,0042	1,10
1,11	,3296	,6704	,6040	1,833	,4494	1,2321	,3647	,4396	1,022	2,803	3,0344	1,11
1,12	,3263	,6737	,6015	1,843	,4539	1,2544	,3618	,4463	1,017	2,811	3,0649	1,12
1,13	,3230	,6770	,5991	1,855	,4583	1,2769	,3589	,4530	1,012	2,819	3,0957	1,13
1,14	,3198	,6802	,5966	1,866	,4627	1,2996	,3560	,4598	1,006	2,826	3,1268	1,14
1,15	,3166	,6834	,5942	1,877	,4670	1,3225	,3531	,4666	1,001	2,834	3,1582	1,15
1,16	,3135	,6865	,5918	1,888	,4713	1,3456	,3503	,4735	0,995	2,842	3,1899	1,16
1,17	,3104	,6896	,5894	1,899	,4755	1,3689	,3474	,4804	0,990	2,850	3,2220	1,17
1,18	,3073	,6927	,5870	1,910	,4798	1,3924	,3446	,4873	0,985	2,857	3,2544	1,18
1,19	,3042	,6958	,5847	1,922	,4841	1,4161	,3419	,4942	0,980	2,865	3,2871	1,19
1,20	,3012	,6988	,5823	1,933	,4883	1,4400	,3391	,5012	0,974	2,873	3,3201	1,20
1,21	,2982	,7018	,5800	1,945	,4925	1,4641	,3364	,5082	0,969	2,881	3,3535	1,21
1,22	,2952	,7048	,5777	1,957	,4967	1,4884	,3337	,5152	0,964	2,889	3,3872	1,22
1,23	,2923	,7077	,5754	1,969	,5008	1,5129	,3310	,5223	0,959	2,897	3,4212	1,23
1,24	,2894	,7106	,5731	1,980	,5050	1,5376	,3284	,5294	0,954	2,904	3,4556	1,24
1,25	,2865	,7135	,5708	1,992	,5091	1,5625	,3258	,5365	0,949	2,912	3,4903	1,25
1,26	,2837	,7163	,5685	2,005	,5131	1,5876	,3232	,5436	0,944	2,921	3,5254	1,26
1,27	,2808	,7192	,5663	2,017	,5172	1,6129	,3207	,5508	0,939	2,928	3,5609	1,27
1,28	,2780	,7220	,5640	2,029	,5213	1,6384	,3182	,5580	0,934	2,936	3,5966	1,28
1,29	,2753	,7247	,5618	2,041	,5252	1,6641	,3156	,5653	0,929	2,944	3,6328	1,29
1,30	,2725	,7275	,5596	2,054	,5293	1,6900	,3132	,5725	0,924	2,952	3,6693	1,30
1,31	,2698	,7302	,5574	2,066	,5332	1,7161	,3107	,5798	0,920	2,960	3,7062	1,31
1,32	,2671	,7329	,5552	2,079	,5371	1,7424	,3083	,5871	0,915	2,968	3,7434	1,32
1,33	,2645	,7355	,5530	2,091	,5410	1,7689	,3058	,5945	0,910	2,975	3,7810	1,33
1,34	,2618	,7382	,5509	2,104	,5449	1,7956	,3034	,6018	0,906	2,984	3,8190	1,34
1,35	,2592	,7408	,5487	2,117	,5488	1,8225	,3011	,6092	0,901	2,992	3,8574	1,35

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Z	S	A	A/Z	A/ZS	A ²	Z ²	A ² /Z ²	Z-A	A ² /(Z-A)	Z ² /(Z-A)	e ^Z	Z
1,36	,2567	,7433	,5466	2,129	,5525	1,8496	,2987	,6167	0,896	2,999	3,8962	1,36
1,37	,2541	,7459	,5444	2,142	,5564	1,8769	,2964	,6241	0,891	3,007	3,9354	1,37
1,38	,2516	,7484	,5423	2,155	,5601	1,9044	,2941	,6316	0,887	3,015	3,9749	1,38
1,39	,2491	,7509	,5402	2,169	,5639	1,9321	,2919	,6391	0,882	3,023	4,0149	1,39
1,40	,2466	,7534	,5381	2,182	,5676	1,9600	,2896	,6466	0,878	3,031	4,0552	1,40
1,41	,2441	,7558	,5361	2,196	,5712	1,9881	,2873	,6541	0,873	3,039	4,0960	1,41
1,42	,2417	,7582	,5340	2,209	,5749	2,0164	,2851	,6617	0,869	3,047	4,1371	1,42
1,43	,2393	,7607	,5319	2,223	,5787	2,0449	,2830	,6693	0,864	3,055	4,1787	1,43
1,44	,2369	,7631	,5299	2,237	,5823	2,0736	,2808	,6769	0,860	3,063	4,2207	1,44
1,45	,2346	,7654	,5279	2,250	,5858	2,1025	,2786	,6846	0,856	3,071	4,2631	1,45
1,46	,2322	,7678	,5259	2,265	,5895	2,1316	,2766	,6922	0,852	3,079	4,3060	1,46
1,47	,2299	,7701	,5239	2,279	,5931	2,1609	,2745	,6999	0,847	3,087	4,3492	1,47
1,48	,2276	,7724	,5219	2,293	,5966	2,1904	,2724	,7076	0,843	3,096	4,3929	1,48
1,49	,2254	,7746	,5199	2,306	,6000	2,2201	,2703	,7154	0,839	3,103	4,4371	1,49
1,50	,2231	,7769	,5179	2,321	,6036	2,2500	,2683	,7231	0,835	3,112	4,4817	1,50
1,51	,2209	,7791	,5160	2,336	,6070	2,2801	,2662	,7309	0,830	3,120	4,5267	1,51
1,52	,2187	,7813	,5140	2,350	,6104	2,3104	,2642	,7387	0,826	3,128	4,5722	1,52
1,53	,2165	,7835	,5121	2,365	,6139	2,3409	,2622	,7465	0,822	3,136	4,6182	1,53
1,54	,2144	,7856	,5101	2,379	,6172	2,3716	,2602	,7544	0,818	3,144	4,6646	1,54
1,55	,2122	,7878	,5082	2,395	,6206	2,4025	,2583	,7622	0,814	3,152	4,7115	1,55
1,56	,2101	,7899	,5063	2,410	,6239	2,4336	,2564	,7701	0,810	3,160	4,7588	1,56
1,57	,2080	,7920	,5044	2,425	,6273	2,4649	,2545	,7780	0,806	3,168	4,8066	1,57
1,58	,2060	,7941	,5026	2,440	,6306	2,4964	,2526	,7860	0,802	3,176	4,8550	1,58
1,59	,2039	,7961	,5007	2,456	,6338	2,5281	,2507	,7939	0,798	3,184	4,9037	1,59
1,60	,2019	,7981	,4988	2,470	,6370	2,5600	,2488	,8019	0,794	3,192	4,9530	1,60
1,61	,1999	,8001	,4970	2,486	,6402	2,5921	,2470	,8099	0,790	3,201	5,0028	1,61
1,62	,1979	,8021	,4951	2,502	,6434	2,6244	,2452	,8179	0,787	3,209	5,0531	1,62
1,63	,1959	,8041	,4933	2,518	,6466	2,6569	,2434	,8259	0,783	3,217	5,1039	1,63
1,64	,1940	,8060	,4915	2,534	,6496	2,6896	,2415	,8340	0,779	3,225	5,1552	1,64
1,65	,1920	,8080	,4897	2,549	,6529	2,7225	,2398	,8421	0,775	3,233	5,2070	1,65
1,66	,1901	,8099	,4879	2,566	,6559	2,7556	,2380	,8501	0,772	3,242	5,2593	1,66
1,67	,1882	,8118	,4861	2,583	,6590	2,7889	,2363	,8582	0,768	3,250	5,3122	1,67
1,68	,1864	,8136	,4843	2,598	,6619	2,8224	,2345	,8664	0,764	3,258	5,3656	1,68
1,69	,1845	,8155	,4825	2,615	,6650	2,8561	,2328	,8745	0,760	3,266	5,4195	1,69
1,70	,1827	,8173	,4808	2,632	,6680	2,8900	,2311	,8827	0,757	3,274	5,4739	1,70
1,71	,1809	,8191	,4790	2,648	,6709	2,9241	,2394	,8909	0,753	3,282	5,5290	1,71
1,72	,1791	,8209	,4773	2,665	,6739	2,9584	,2278	,8991	0,750	3,290	5,5845	1,72
1,73	,1773	,8227	,4756	2,682	,6768	2,9929	,2261	,9073	0,746	3,299	5,6407	1,73
1,74	,1755	,8245	,4738	2,700	,6798	3,0276	,2245	,9155	0,743	3,307	5,6973	1,74
1,75	,1738	,8262	,4721	2,716	,6826	3,0625	,2229	,9238	0,739	3,315	5,7546	1,75
1,76	,1720	,8280	,4704	2,735	,6856	3,0976	,2213	,9320	0,736	3,324	5,8124	1,76
1,77	,1703	,8297	,4687	2,752	,6884	3,1329	,2197	,9403	0,732	3,332	5,8709	1,77
1,78	,1686	,8314	,4670	2,770	,6912	3,1684	,2182	,9486	0,729	3,340	5,9299	1,78
1,79	,1670	,8330	,4654	2,787	,6939	3,2041	,2166	,9570	0,725	3,348	5,9895	1,79
1,80	,1653	,8347	,4637	2,805	,6967	3,2400	,2150	,9653	0,722	3,356	6,0496	1,80

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Z	S	A	A/Z	A/ZS	A ²	Z ²	A ² /Z ²	Z-A	A ² /(Z-A)	Z ² /(Z-A)	eZ	Z
1,81	,1637	,8363	,4621	2,825	,6994	3,2761	,2135	,9736	0,718	3,364	6,1104	1,81
1,82	,1620	,8380	,4604	2,842	,7022	3,3124	,2120	,9820	0,715	3,373	6,1719	1,82
1,83	,1604	,8396	,4588	2,860	,7049	3,3489	,2105	,9904	0,712	3,381	6,2339	1,83
1,84	,1588	,8412	,4572	2,879	,7076	3,3856	,2090	,9988	0,708	3,390	6,2965	1,84
1,85	,1572	,8428	,4555	2,898	,7103	3,4225	,2075	1,0072	0,705	3,398	6,3598	1,85
1,86	,1557	,8443	,4539	2,915	,7128	3,4596	,2060	1,0157	0,702	3,406	6,4237	1,86
1,87	,1541	,8459	,4523	2,935	,7155	3,4969	,2046	1,0241	0,699	3,415	6,4883	1,87
1,88	,1526	,8474	,4508	2,954	,7181	3,5344	,2032	1,0326	0,695	3,423	6,5535	1,88
1,89	,1511	,8489	,4492	2,973	,7206	3,5721	,2017	1,0411	0,692	3,431	6,6194	1,89
1,90	,1496	,8504	,4476	2,992	,7232	3,6100	,2003	1,0496	0,689	3,439	6,6859	1,90
1,91	,1481	,8519	,4460	3,011	,7257	3,6481	,1989	1,0581	0,686	3,448	6,7531	1,91
1,92	,1466	,8534	,4445	3,032	,7283	3,6864	,1976	1,0666	0,683	3,456	6,8210	1,92
1,93	,1451	,8549	,4429	3,052	,7309	3,7249	,1962	1,0751	0,680	3,465	6,8895	1,93
1,94	,1437	,8563	,4414	3,072	,7332	3,7636	,1948	1,0837	0,677	3,473	6,9588	1,94
1,95	,1423	,8577	,4398	3,091	,7356	3,8025	,1935	1,0923	0,673	3,481	7,0287	1,95
1,96	,1409	,8591	,4383	3,111	,7381	3,8416	,1921	1,1009	0,670	3,490	7,0993	1,96
1,97	,1395	,8605	,4368	3,131	,7405	3,8809	,1908	1,1095	0,667	3,498	7,1707	1,97
1,98	,1381	,8619	,4353	3,152	,7429	3,9204	,1895	1,1181	0,664	3,506	7,2427	1,98
1,99	,1367	,8633	,4338	3,173	,7453	3,9601	,1882	1,1267	0,661	3,515	7,3155	1,99
2,00	,1353	,8647	,4323	3,195	,7477	4,0000	,1869	1,1353	0,659	3,523	7,3891	2,00
2,01	,1340	,8660	,4308	3,216	,7500	4,0401	,1856	1,1440	0,656	3,532	7,4633	2,01
2,02	,1327	,8673	,4294	3,237	,7523	4,0804	,1844	1,1527	0,653	3,540	7,5383	2,02
2,03	,1313	,8687	,4279	3,258	,7546	4,1209	,1831	1,1613	0,650	3,548	7,6141	2,03
2,04	,1300	,8700	,4265	3,280	,7568	4,1616	,1819	1,1700	0,647	3,557	7,6906	2,04
2,05	,1287	,8713	,4250	3,301	,7591	4,2025	,1806	1,1787	0,644	3,565	7,7679	2,05
2,06	,1275	,8725	,4236	3,323	,7613	4,2436	,1794	1,1874	0,641	3,573	7,8460	2,06
2,07	,1262	,8738	,4221	3,345	,7636	4,2849	,1782	1,1962	0,638	3,582	7,9248	2,07
2,08	,1249	,8751	,4207	3,368	,7657	4,3264	,1770	1,2049	0,635	3,591	8,0045	2,08
2,09	,1237	,8763	,4193	3,390	,7679	4,3681	,1758	1,2137	0,632	3,600	8,0849	2,09
2,10	,1225	,8775	,4179	3,412	,7701	4,4100	,1746	1,2225	0,630	3,607	8,1662	2,10
2,11	,1212	,8788	,4165	3,435	,7722	4,4521	,1734	1,2312	0,627	3,616	8,2482	2,11
2,12	,1200	,8800	,4151	3,458	,7743	4,4944	,1723	1,2400	0,624	3,624	8,3311	2,12
2,13	,1188	,8812	,4137	3,481	,7764	4,5369	,1711	1,2488	0,622	4,633	8,4149	2,13
2,14	,1177	,8823	,4123	3,504	,7785	4,5796	,1700	1,2577	0,619	3,641	8,4994	2,14
2,15	,1165	,8835	,4109	3,528	,7806	4,6225	,1689	1,2665	0,616	3,650	8,5849	2,15
2,16	,1153	,8847	,4096	3,551	,7826	4,6656	,1677	1,2753	0,614	3,658	8,6711	2,16
2,17	,1142	,8858	,4082	3,575	,7847	4,7089	,1666	1,2842	0,611	3,667	8,7583	2,17
2,18	,1130	,8870	,4069	3,599	,7867	4,7524	,1655	1,2930	0,608	3,675	8,8463	2,18
2,19	,1119	,8881	,4055	3,623	,7887	4,7961	,1644	1,3019	0,606	3,684	8,9352	2,19
2,20	,1108	,8892	,4042	3,648	,7907	4,8400	,1634	1,3108	0,603	3,692	9,0250	2,20
2,21	,1097	,8903	,4028	3,672	,7926	4,8841	,1623	1,3197	0,601	3,701	9,1157	2,21
2,22	,1086	,8914	,4015	3,697	,7946	4,9284	,1612	1,3286	0,598	3,709	9,2073	2,22
2,23	,1075	,8925	,4002	3,721	,7965	4,9729	,1602	1,3375	0,596	3,718	9,2999	2,23
2,24	,1065	,8935	,3989	3,747	,7984	5,0176	,1591	1,3465	0,593	3,726	9,3933	2,24
2,25	,1054	,8946	,3976	3,772	,8003	5,0625	,1581	1,3554	0,590	3,735	9,4877	2,25

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Z	S	A	A/Z	A/ZS	A ²	Z ²	A ² /Z ²	Z-A	A ² /(Z-A)	Z ² /(Z-A)	c ^Z	Z
2,26	,1044	,8956	,3963	3,798	,8022	5,1076	,1571	1,3644	0,588	3,744	9,583	2,26
2,27	,1033	,8967	,3950	3,823	,8040	5,1529	,1560	1,3733	0,585	3,752	9,679	2,27
2,28	,1023	,8977	,3937	3,849	,8059	5,1984	,1550	1,3823	0,583	3,761	9,777	2,28
2,29	,1013	,8987	,3925	3,876	,8077	5,2441	,1540	1,3913	0,581	3,770	9,875	2,29
2,30	,1003	,8997	,3912	3,902	,8095	5,2900	,1530	1,4002	0,578	3,778	9,974	2,30
2,31	,0993	,9007	,3899	3,928	,8113	5,3361	,1520	1,4093	0,576	3,786	10,074	2,31
2,32	,0983	,9017	,3887	3,955	,8131	5,3824	,1511	1,4183	0,573	3,795	10,176	2,32
2,33	,0973	,9027	,3874	3,982	,8149	5,4289	,1501	1,4273	0,571	3,804	10,278	2,33
2,34	,0963	,9037	,3862	4,009	,8166	5,4756	,1491	1,4363	0,569	3,812	10,381	2,34
2,35	,0954	,9046	,3849	4,036	,8184	5,5225	,1482	1,4454	0,566	3,821	10,486	2,35
2,36	,0944	,9056	,3837	4,064	,8201	5,5696	,1472	1,4544	0,564	3,829	10,591	2,36
2,37	,0935	,9065	,3825	4,092	,8218	5,6169	,1463	1,4635	0,562	3,838	10,697	2,37
2,38	,0926	,9074	,3813	4,120	,8235	5,6644	,1454	1,4726	0,559	3,847	10,805	2,38
2,39	,0916	,9084	,3801	4,148	,8251	5,7121	,1444	1,4816	0,557	3,855	10,913	2,39
2,40	,0907	,9093	,3789	4,176	,8268	5,7600	,1435	1,4907	0,555	3,864	11,023	2,40
2,41	,0898	,9102	,3777	4,205	,8284	5,8081	,1426	1,4998	0,552	3,872	11,134	2,41
2,42	,0889	,9111	,3765	4,234	,8301	5,8564	,1417	1,5089	0,550	3,881	11,246	2,42
2,43	,0880	,9120	,3753	4,263	,8317	5,9049	,1408	1,5180	0,548	3,890	11,359	2,43
2,44	,0872	,9128	,3741	4,292	,8333	5,9536	,1400	1,5272	0,546	3,898	11,473	2,44
2,45	,0863	,9137	,3729	4,322	,8349	6,0025	,1391	1,5363	0,543	3,907	11,588	2,45
2,46	,0854	,9146	,3718	4,352	,8364	6,0516	,1382	1,5454	0,541	3,916	11,705	2,46
2,47	,0846	,9154	,3706	4,382	,8380	6,1009	,1374	1,5546	0,539	3,924	11,822	2,47
2,48	,0837	,9163	,3695	4,412	,8395	6,1504	,1365	1,5637	0,537	3,933	11,941	2,48
2,49	,0829	,9171	,3683	4,442	,8410	6,2001	,1356	1,5729	0,535	3,942	12,061	2,49
2,50	,0821	,9179	,3672	4,473	,8426	6,2500	,1348	1,5821	0,533	3,950	12,182	2,50
2,51	,0813	,9187	,3660	4,504	,8441	6,3001	,1340	1,5913	0,530	3,959	12,305	2,51
2,52	,0805	,9195	,3649	4,535	,8456	6,3504	,1332	1,6005	0,528	3,968	12,429	2,52
2,53	,0797	,9203	,3638	4,567	,8470	6,4009	,1323	1,6097	0,526	3,977	12,554	2,53
2,54	,0789	,9211	,3626	4,598	,8485	6,4516	,1315	1,6189	0,524	3,985	12,680	2,54
2,55	,0781	,9219	,3615	4,630	,8499	6,5025	,1307	1,6281	0,522	3,994	12,807	2,55
2,56	,0773	,9227	,3604	4,662	,8514	6,5536	,1299	1,6373	0,520	4,003	12,936	2,56
2,57	,0765	,9235	,3593	4,695	,8528	6,6049	,1291	1,6465	0,518	4,011	13,066	2,57
2,58	,0758	,9242	,3582	4,728	,8542	6,6564	,1283	1,6558	0,516	4,020	13,197	2,58
2,59	,0750	,9250	,3571	4,760	,8556	6,7081	,1275	1,6650	0,514	4,029	13,330	2,59
2,60	,0743	,9257	,3560	4,794	,8570	6,7600	,1268	1,6743	0,512	4,038	13,464	2,60
2,61	,0735	,9265	,3550	4,827	,8583	6,8121	,1260	1,6835	,5098	4,046	13,599	2,61
2,62	,0728	,9272	,3539	4,861	,8597	6,8644	,1252	1,6928	,5078	4,055	13,736	2,62
2,63	,0721	,9279	,3528	4,895	,8610	6,9169	,1245	1,7021	,5059	4,064	13,874	2,63
2,64	,0714	,9286	,3518	4,929	,8624	6,9696	,1237	1,7114	,5039	4,073	14,013	2,64
2,65	,0707	,9293	,3507	4,964	,8637	7,0225	,1230	1,7206	,5020	4,081	14,154	2,65
2,66	,0699	,9300	,3496	4,999	,8650	7,0756	,1222	1,7299	,5000	4,090	14,296	2,66
2,67	,0693	,9307	,3486	5,034	,8663	7,1289	,1215	1,7392	,4981	4,099	14,440	2,67
2,68	,0686	,9314	,3476	5,069	,8676	7,1824	,1208	1,7486	,4962	4,108	14,585	2,68
2,69	,0679	,9321	,3465	5,105	,8688	7,2361	,1201	1,7579	,4943	4,116	14,732	2,69
2,70	,0672	,9328	,3455	5,141	,8701	7,2900	,1194	1,7672	,4924	4,125	14,880	2,70

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Z	S	A	A/Z	A/ZS	A ²	Z ²	A ² /Z ²	Z-A	A ² /(Z-A)	Z ² /(Z-A)	e ^Z	Z
2,71	,0665	,9335	,3444	5,177	,8714	7,3441	,1186	1,7765	,4905	4,134	15,029	2,71
2,72	,0659	,9341	,3434	5,213	,8726	7,3984	,1179	1,7859	,4886	4,143	15,180	2,72
2,73	,0652	,9348	,3424	5,250	,8738	7,4529	,1172	1,7952	,4867	4,152	15,333	2,73
2,74	,0646	,9354	,3414	5,287	,8750	7,5076	,1166	1,8046	,4849	4,160	15,487	2,74
2,75	,0639	,9361	,3404	5,325	,8762	7,5625	,1159	1,8139	,4831	4,169	15,643	2,75
2,76	,0633	,9367	,3393	5,362	,8774	7,6176	,1152	1,8233	,4812	4,178	15,800	2,76
2,77	,0627	,9373	,3384	5,400	,8786	7,6729	,1145	1,8327	,4794	4,187	15,959	2,77
2,78	,0620	,9380	,3374	5,438	,8798	7,7284	,1138	1,8420	,4776	4,196	16,119	2,78
2,79	,0614	,9386	,3364	5,477	,8809	7,7841	,1132	1,8514	,4758	4,204	16,281	2,79
2,80	,0608	,9392	,3354	5,516	,8821	7,8400	,1125	1,8608	,4740	4,213	16,445	2,80
2,81	,0602	,9398	,3344	5,555	,8832	7,8961	,1118	1,8702	,4723	4,222	16,610	2,81
2,82	,0596	,9404	,3335	5,595	,8843	7,9524	,1112	1,8796	,4705	4,231	16,777	2,82
2,83	,0590	,9410	,3325	5,634	,8855	8,0089	,1106	1,8890	,4687	4,240	16,945	2,83
2,84	,0584	,9416	,3315	5,674	,8866	8,0656	,1099	1,8984	,4670	4,249	17,116	2,84
2,85	,0578	,9422	,3306	5,715	,8877	8,1225	,1093	1,9078	,4653	4,257	17,288	2,85
2,86	,0573	,9427	,3296	5,756	,8887	8,1796	,1086	1,9173	,4635	4,266	17,462	2,86
2,87	,0567	,9433	,3287	5,797	,8898	8,2369	,1080	1,9267	,4618	4,275	17,637	2,87
2,88	,0561	,9439	,3277	5,838	,8909	8,2944	,1074	1,9361	,4601	4,284	17,814	2,88
2,89	,0556	,9444	,3268	5,880	,8919	8,3521	,1068	1,9456	,4584	4,293	17,993	2,89
2,90	,0550	,9450	,3258	5,922	,8930	8,4100	,1062	1,9550	,4568	4,302	18,174	2,90
2,91	,0545	,9455	,3249	5,964	,8940	8,4681	,1056	1,9645	,4551	4,311	18,357	2,91
2,92	,0539	,9461	,3240	6,007	,8950	8,5264	,1050	1,9739	,4534	4,320	18,541	2,92
2,93	,0534	,9466	,3231	6,050	,8961	8,5849	,1044	1,9834	,4518	3,328	18,728	2,93
2,94	,0529	,9471	,3222	6,094	,8971	8,6436	,1038	1,9929	,4501	4,337	18,916	2,94
2,95	,0523	,9477	,3212	6,138	,8981	8,7025	,1032	2,0023	,4485	4,346	19,106	2,95
2,96	,0518	,9482	,3203	6,182	,8990	8,7616	,1026	2,0118	,4469	4,355	19,298	2,96
2,97	,0513	,9487	,3194	6,226	,9000	8,8209	,1020	2,0213	,4453	4,364	19,492	2,97
2,98	,0508	,9492	,3185	6,271	,9010	8,8804	,1015	2,0308	,4437	4,373	19,688	2,98
2,99	,0503	,9497	,3176	6,316	,9020	8,9401	,1009	2,0403	,4421	4,382	19,886	2,99
3,00	,0498	,9502	,3167	6,362	,9029	9,0000	,1003	2,0498	,4405	4,391	20,086	3,00

APPENDICE II. LIMITES DE CONFIANCE POUR DES VARIABLES (x) RÉPARTIES SELON DISTRIBUTION DE FRÉQUENCES DE POISSON, POUR DES COEFFICIENTS DE CONFIANCE (= $1 - P$) DE 0,95 ET 0,99¹

Coefficient de confiance = 0,95					Coefficient de confiance = 0,99						
x	Limite inférieure	Limite supérieure	x	Limite inférieure	Limite supérieure	x	Limite inférieure	Limite supérieure	x	Limite inférieure	Limite supérieure
0	0,0	3,7				0	0,0	5,3			
1	0,1	5,6	26	17,0	38,0	1	0,03	7,4	26	14,7	42,2
2	0,2	7,2	27	17,8	39,2	2	0,1	9,3	27	15,4	43,5
3	0,6	8,8	28	18,6	40,4	3	0,3	11,0	28	16,2	44,8
4	1,0	10,2	29	19,4	41,6	4	0,6	12,6	29	17,0	46,0
5	1,6	11,7	30	20,2	42,8	5	1,0	14,1	30	17,7	47,2
6	2,2	13,1	31	21,0	44,0	6	1,5	15,6	31	18,5	48,4
7	2,8	14,4	32	21,8	45,1	7	2,0	17,1	32	19,3	49,6
8	3,4	15,8	33	22,7	46,3	8	2,5	18,5	33	20,0	50,8
9	4,0	17,1	34	23,5	47,5	9	3,1	20,0	34	20,8	52,1
10	4,7	18,4	35	24,3	48,7	10	3,7	21,3	35	21,6	53,3
11	5,4	19,7	36	25,1	49,8	11	4,3	22,6	36	22,4	54,5
12	6,2	21,0	37	26,0	51,0	12	4,9	24,0	37	23,2	55,7
13	6,9	22,3	38	26,8	52,2	13	5,5	25,4	38	24,0	56,9
14	7,7	23,5	39	27,7	53,3	14	6,2	26,7	39	24,8	58,1
15	8,4	24,8	40	28,6	54,5	15	6,8	28,1	40	25,6	59,3
16	9,2	26,0	41	29,4	55,6	16	7,5	29,4	41	26,4	60,5
17	9,9	27,2	42	30,3	56,8	17	8,2	30,7	42	27,2	61,7
18	10,7	28,4	43	31,1	57,9	18	8,9	32,0	43	28,0	62,9
19	11,5	29,6	44	32,0	59,0	19	9,6	33,3	44	28,8	64,1
20	12,2	30,8	45	32,8	60,2	20	10,3	34,6	45	29,6	65,3
21	13,0	32,0	46	33,6	61,3	21	11,0	35,9	46	30,4	66,5
22	13,8	33,2	47	34,5	62,5	22	11,8	37,2	47	31,2	67,7
23	14,6	34,4	48	35,3	63,6	23	12,5	38,4	48	32,0	68,9
24	15,4	35,6	49	36,1	64,8	24	13,2	39,7	49	32,8	70,1
25	16,2	36,8	50	37,0	65,9	25	14,0	41,0	50	33,6	71,3

Pour valeurs plus grandes de x , les formules de E. S. Pearson sont à peu près correctes :

$$\text{Pour } 1 - P = 0,99 : x + 1,92 \pm 1,960 \sqrt{x + 1,0}$$

$$\text{Pour } 1 - P = 0,99 : x + 3,32 \pm 2,576 \sqrt{x + 1,7}$$

Plus approximativement, on peut considérer x variable normalement distribuée, avec écart type = \sqrt{x} .

¹ D'après Ricker 1937, légèrement modifié.



APPENDICE III. CARACTÉRISTIQUES ET RELATIONS DE DEUX TYPES DE COURBES DE RECRUTEMENT, CHACUNE EXPRIMÉE DIFFÉREMMENT

Caractéristiques et relations de deux types de courbes de recrutement, chacune exprimée différemment. Dans le cas des courbes 1 et 3, les articles précédés d'un (*) sont valides, quelles que soient les unités adoptées pour R et P; pour ce qui est des autres articles, R et P doivent être en mêmes unités et R doit égaier P à l'abondance de remplacement.

- P abondance des parents (stock)
- R abondance de la progéniture (recrues)
- C capture, en nombre
- Y nombre moyen des oeufs fécondés produits par poisson mature (mâles et femelles ensemble)
- Z taux de mortalité totale (de l'oeuf au poisson mature)
- α, β paramètres (différents pour les deux types de courbes)
- a, A paramètres
- r comme notation inférieure, indique condition d'abondance et de recrutement de remplacement
- m comme notation inférieure, indique condition de recrutement maximal
- E comme notation inférieure, indique condition d'équilibre (mortalité compensée par recrutement)
- s comme notation inférieure, indique condition de rendement maximal soutenu (RMS)
- c comme notation inférieure, indique composante compensatoire de mortalité naturelle
- i comme notation inférieure, indique composante indépendante de la densité de mortalité naturelle

La plupart des expressions sont les mêmes que celles données par Ricker (1973c), qui en décrit la dérivation; voir aussi Paulik *et al.* (1967). L'article 16 est un réarrangement de 13. Les articles 20 et 21 sont tirés des expressions A22 et A24 de Ricker (1958a), le premier étant une forme plus simple du n° 19 de la publication de 1973.

Appendice III (suite)

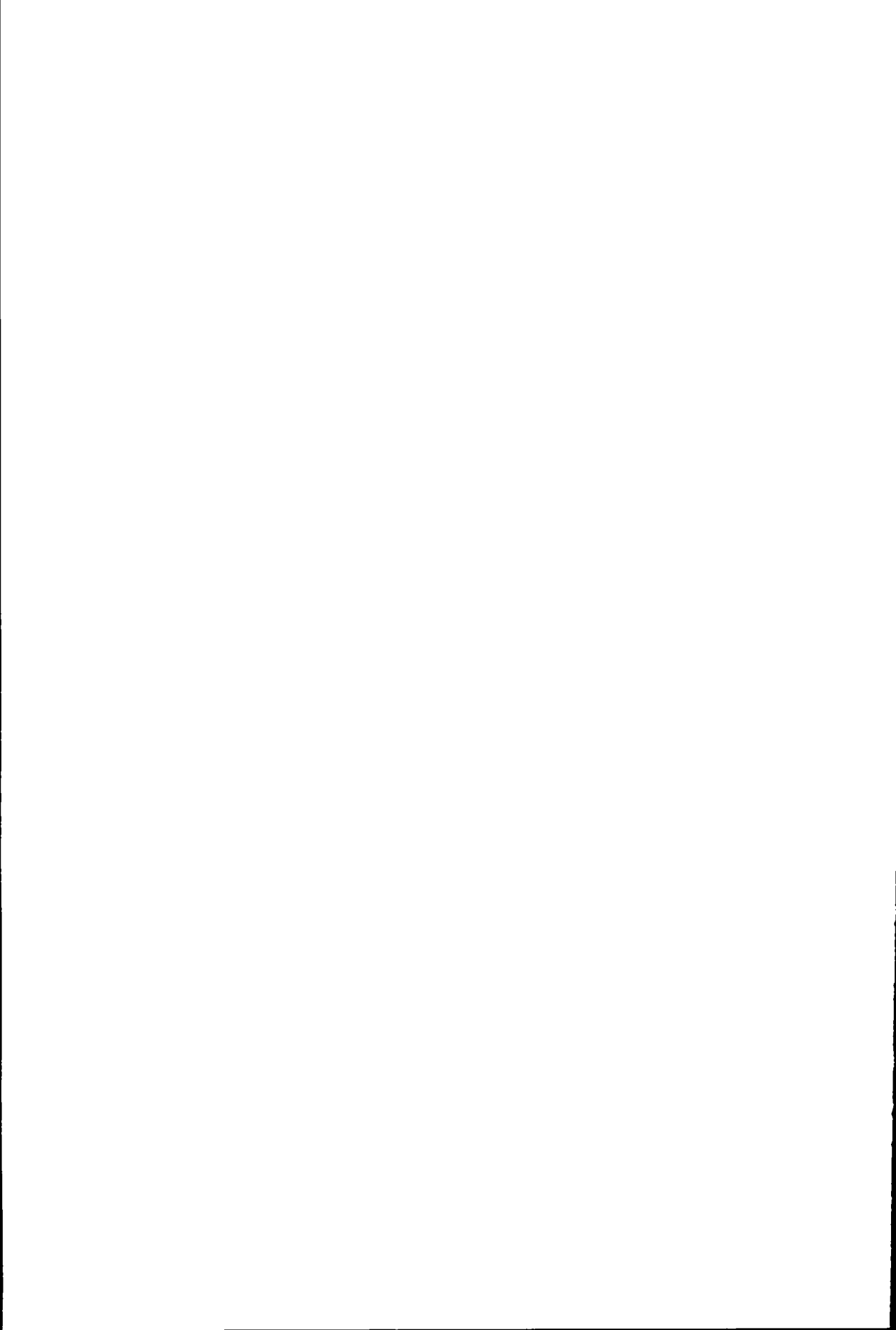
Courbe n°	1	2	3	4
1.* Équation	$R = \alpha P e^{-\beta P}$	$R = P e^{a(1-P/P_r)}$	$R = \frac{P}{\alpha P + \beta}$	$R = \frac{P}{1 - A(1-P/P_r)}$
2.* Pente de la courbe	$(1 - \beta P)\alpha e^{-\beta P}$	$(1 - aP/P_r)e^{a(1-P/P_r)}$	$\frac{\beta}{(\alpha P + \beta)^2}$	$\frac{1 - A}{(1 - A[1-P/P_r])^2}$
3.* Pente à l'origine	α	e^a	$\frac{1}{\beta}$	$\frac{1}{1 - A}$
4. Pente au rendement maximal soutenu (RMS)	1	1	1	1
5.* Pente au recrutement maximal	0	0	0	0
6. Pente au niveau de remplacement du stock	$1 - \log_e \alpha$	$1 - a$	β	$1 - A$
7.* Pente au niveau maximal du stock	0	0	0	0
8. Niveau de remplacement du stock	$P_r = R_r = \frac{\log_e \alpha}{\beta}$	$\frac{P_r}{P_r} = \frac{R_r}{P_r} = 1$	$P_r = R_r = \frac{1 - \beta}{\alpha}$	$\frac{P_r}{P_r} = \frac{R_r}{P_r} = 1$
9.* Reproducteurs nécessaires au recrutement maximal	$P_m = \frac{1}{\beta}$	$\frac{P_m}{P_r} = \frac{1}{a}$	$P_m = \infty$	$\frac{P_m}{P_r} = \infty$

10.* Recrutement maximal	$R_m = \frac{\alpha}{\beta e}$	$\frac{R_m}{P_r} = \frac{e^{a-i}}{a}$	$R_m = \frac{1}{\alpha}$	$\frac{R_m}{P_r} = \frac{1}{A}$
11. Rapport des reproducteurs de remplacement aux reproducteurs de recrutement maximal	$P_r/P_m = \log_e \alpha$	$P_r/P_m = a$	non applicable	non applicable
12. Rendement soutenu	$C_E = P_E(\alpha e^{-\beta P_E} - 1)$	$C_E = P_E(e^{a(1-P_E/P_r)} - 1)$	$C_E = P_E \left(\frac{1}{\alpha P_E + \beta} - 1 \right)$	$C_E = P \left(\frac{1}{1 - A(1-P/P_r)} - 1 \right)$
13. Taux d'exploitation d'équilibre	$u_E = C_E/R_E = 1 - \frac{1}{\alpha e^{-\beta P}}$	$u_E = C_E/R_E = 1 - e^{-a(1-P_E/P_r)}$	$u_E = C_E/R_E = 1 - \alpha P - \beta$	$u_E = C_E/R_E = A(1 - P/P_r)$
14. Taux limitatif d'exploitation d'équilibre (quand $P \rightarrow 0$)	$1 - \frac{1}{\alpha}$	$1 - e^{-a}$	$1 - \beta$	A
15. Taux limitatif de pêche d'équilibre (quand $P \rightarrow 0$)	$\log_e \alpha$	a	$-\log_e \beta$	$-\log_e(1 - A)$
16. Reproducteurs nécessaires au maintien d'un taux d'exploitation d'équilibre u_E	$P_E = \frac{\log_e(\alpha[1-u_E])}{\beta}$	$\frac{P_E}{P_r} = 1 + \frac{\log_e(1-u_E)}{a}$	$P_E = \frac{1 - u_E - \beta}{\alpha}$	$\frac{P_E}{P_r} = 1 - \frac{u_E}{A}$
17. Reproducteurs nécessaires au RMS	P_s se trouve en solvant : $(1 - \beta P_s)\alpha e^{-\beta P_s} = 1$	P_s/P_r se trouve en solvant : $(1 - \alpha P_s/P_r)e^{a(1-P_s/P_r)} = 1$	$P_s = \frac{\sqrt{\beta} - \beta}{\alpha}$	$\frac{P_s}{P_r} = \frac{A - 1 + \sqrt{1 - A}}{A}$
18. Recrutement au RMS	R_s se trouve en substituant P_s dans (1)	R_s/P_r se trouve en substituant P_s/P_r dans (1)	$R_s = \frac{1 - \sqrt{\beta}}{\alpha}$	$\frac{R_s}{P_r} = \frac{1 - \sqrt{1 - A}}{A}$

Appendice III (fin)

Courbe n°	1	2	3	4
19. Rendement maximal soutenu (RMS)	$C_s = P_s(\alpha e^{-\beta P_s} - 1)$	$C_s = P_s(e^{a(1-P_s/P_r)} - 1)$	$C_s = \frac{(1 - \sqrt{\beta})^2}{\alpha}$	$\frac{C_s}{P_r} = \frac{(1 - \sqrt{1-A})^2}{A}$
20. Taux d'exploitation au RMS	$u_s = \beta P_s$	$u_s = a P_s / P_r$	$u_s = 1 - \sqrt{\beta}$	$u_s = 1 - \sqrt{1-A}$
21. Paramètres de courbe quand u_s est connu	$\log_e \alpha = u_s - \log_e(1-u_s)$ $\beta = u_s / P_s$	$a = u_s - \log_e(1-u_s)$	$\alpha = (1 - \beta) / P_r$ $\beta = (1 - u_s)^2$	$A = 1 - (1 - u_s)^2$
22. Taux de recrutement (a) réel	$R/P = \alpha e^{-\beta P}$	$R/P = e^{a(1-P/P_r)}$	$\frac{R}{P} = \frac{1}{\alpha P + \beta}$	$\frac{R}{P} = \frac{1}{1 - A(1 - P/P_r)}$
(b) instantané	$\log_e \alpha - \beta P$	$a(1 - P/P_r)$	$-\log_e(\alpha P + \beta)$	$-\log_e(1 - A[1 - P/P_r])$
23. Taux de recrutement au stock minimal (a) réel	$R_0/P_0 = \alpha$	$R_0/P_0 = e^a$	$R_0/P_0 = \frac{1}{\beta}$	$R_0/P_0 = \frac{1}{1 - A}$
(b) instantané	$\log_e \alpha$	a	$-\log_e \beta$	$-\log_e(1 - A)$
24. Taux de recrutement au stock maximal (a) réel	$R_m/P_m = \alpha e^{-1}$	$R_m/P_m = e^{a-1}$	non applicable	non applicable
(b) instantané	$\log_e \alpha - 1$	$a - 1$		

25. Taux de recrutement au remplacement (a) réel	$R_r/P_r = 1$	$R_r/P_r = 1$	$R_r/P_r = 1$	$R_r/P_r = 1$
(b) instantané	0	0	0	0
26. Taux instantané de mortalité compensatoire	$Z_c = \beta P$	$Z_c = aP/P_r$	$Z_c = \log_e(1 + \alpha P/\beta)$	$Z_c = \log_e\left(1 + \frac{AP}{P_r(1-A)}\right)$
27. Taux instantané de mortalité indépendante de la densité	$Z_i = \log_e Y - \log_e \alpha$	$Z_i = \log_e Y - a$	$Z_i = \log_e Y + \log_e \beta$	$Z_i = \log_e Y + \log_e(1-A)$



APPENDICE IV. LIGNES DE RÉGRESSION

RÉGRESSIONS UTILISÉES

Les coefficients de régression linéaire utilisés dans le présent ouvrage découlent des principes énoncés par Ricker (1973a).

a) On utilise des régressions « prévisionnelles » ordinaires quand les observations en abscisse (X) sont indépendantes de la variabilité naturelle et connues de façon précise. On les utilise aussi dans certains cas, quand s'impose une régression fonctionnelle, mais la variabilité de mesure en X est probablement faible comparée à celle observée en Y, et les données ne sont pas suffisantes pour donner une estimation utile par l'une des méthodes par MA décrites plus loin.

b) On utilise des régressions fonctionnelles quand les valeurs de X sont sujettes à la variabilité naturelle et représentent un échantillon symétrique (pas nécessairement aléatoire) à même une distribution réelle ou imaginaire d'ampleur indéfinie. Les régressions fonctionnelles sont soit de type MG, soit de type MA, décrits plus loin.

c) Pour (a) comme pour (b) ci-dessus, la régression sert à la fois à décrire une relation et à prédire Y d'après X.

FORMULES

1. RÉGRESSION PAR MG. Supposons que Y et X représentent les N paires de variables aléatoires, y et x les mêmes variables aléatoires mesurées d'après leurs moyennes et r le coefficient de régression linéaire entre Y et X.

$$\begin{array}{l} \text{Régression ordinaire de Y} \\ \text{par rapport à X :} \end{array} \qquad b = \frac{\sum xy}{\sum x^2} \qquad (a)$$

$$\begin{array}{l} \text{Régression fonctionnelle par MG} \\ \text{de Y par rapport à X} \end{array} \qquad v = \left(\frac{\sum y^2}{\sum x^2} \right)^{\frac{1}{2}} = \frac{b}{r} \qquad (b)$$

$$\begin{array}{l} \text{Variance de } b \text{ et } v : \end{array} \qquad \frac{\sum y^2 - (\sum xy)^2 / \sum x^2}{(\sum x^2)(N - 2)} \qquad (c)$$

$$\begin{array}{l} \text{Limites de confiance pour } v : \end{array} \qquad v(\sqrt{B+1} \pm \sqrt{B}) \qquad (c')$$

ou $B = F(1 - r^2)/(N - 2)$, F étant le rapport de variance pour $n_1 = 1$ et $n_2 = N - 2$ degrés de liberté.

La régression par MG est une estimation non biaisée de la régression fonctionnelle, si l'une ou l'autre des conditions suivantes est remplie:

- a) variabilité de Y et de X presque complètement naturelle (erreur de mesure entrant peu en ligne de compte);
- b) rapport des variances totales de Y et X approximativement identique au rapport de leurs mesures de variance.

Que ni l'une ni l'autre de ces conditions ne s'applique, on se servira généralement des formules de MA qui suivent pour estimer la régression fonctionnelle.

2(a). RÉGRESSION PAR MA DE WALD. Supposons que la distribution soit disposée par ordre numérique de X et divisée en deux moitiés (dans le cas d'une série à nombre impair, on omet le membre médian). Supposons encore que $\sum X_1$, $\sum XY_1$ et $\sum X_2$, $\sum Y_2$ soient les sommes des variables aléatoires dans les deux moitiés. On dispose maintenant la série dans l'ordre de Y et calcule les

sommes similaires : appelons-les $\Sigma'X_1$, $\Sigma'X_2$ et $\Sigma'Y_2$ et $\Sigma'Y_1$. L'estimation symétrique de la régression de Wald est :

Régression fonctionnelle
de Wald par MA de Y par
rapport à X :

$$\frac{(\Sigma Y_2 - \Sigma Y_1) + (\Sigma' Y_2 - \Sigma' Y_1)}{(\Sigma X_2 - \Sigma X_1) + (\Sigma' X_2 - \Sigma' X_1)} \quad (d)$$

2(b). RÉGRESSION PAR MA DE NAIR-BARTLETT. Supposons la distribution disposée dans l'ordre de X et Y, comme ci-dessus, et ensuite divisée en 3 parties pour chaque ordre, de sorte que les deux extrêmes soient égaux et que la partie centrale se rapproche le plus possible des deux autres.

Régression fonctionnelle
de Nair-Bartlett de Y par
rapport à X :

$$\frac{(\Sigma Y_3 - \Sigma Y_1) + (\Sigma' Y_3 - \Sigma' Y_1)}{(\Sigma X_3 - \Sigma X_1) + (\Sigma' X_3 - \Sigma' X_1)} \quad (e)$$

La formule de Nair-Bartlett l'emporte d'un peu sur celle de Wald dans le cas d'observations nombreuses et/ou de faible variabilité. On pourra consulter Ricker (1973a) et les références qu'il donne pour estimer les limites de confiance de ces estimations.

3. POINTS D'INTERSECTION. Une ligne de régression, de quelque type qu'elle soit, est tracée de façon à passer par le point représentant la moyenne de toutes les observations de chaque sorte (\bar{X} , \bar{Y}).

4. LIGNES PASSANT PAR POINT FIXE. La pente de la régression fonctionnelle d'une ligne devant passer par un point fixe (X_1 , Y_1) est considérée :

$$b = \frac{\Sigma(Y - Y_1)}{\Sigma(X - X_1)} \quad (f)$$

5. Dans plusieurs cas, on a adapté une parabole du type :

$$Y = aX + bX^2 \quad (g)$$

en divisant le tout par X et en calculant la régression linéaire de Y/X par rapport à X : la pente est alors une estimation de b et le point d'intersection sur l'axe des Y, une estimation de a.

On a souvent fait remarquer qu'une régression de type Y/X par rapport à X est statistiquement douteuse. X apparaissant au dénominateur de la première variable et au numérateur de la seconde, la variabilité aléatoire aura tendance à engendrer une pente négative (courbe, il est vrai) en l'absence de toute relation véritable. Toutefois, en présence d'une relation de quelque importance, la composante aléatoire n'ajoute que peu à la pente de toute ligne droite qui est adaptée. Il y a ordinairement accord excellent (sans toutefois être parfait) entre les lignes de régression prédictive adaptées selon cette méthode et celles adaptées en minimisant directement la somme des carrés des déviations par rapport à la parabole de l'expression (g).

RÉFÉRENCES¹

- AASS, P., 1972, Age determination and year-class fluctuation of cisco, *Coregonus albula* L., in the Mjøsa hydroelectric reservoir, Norway. *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm* 52 : 5-2.
- ABRAMSON, N.J., 1971, Computer programs for fish stock assessment, *FAO (Food Agric. Organ. U.N.) Fish. Tech. Pap.* 101 : 1-154.
- ADAMS, L., 1951, Confidence limits for the Petersen or Lincoln index used in animal population studies. *J. Wildl. Manage.* 15 : 13-19.
- ALLEN, K.R., 1950, The computation of production in fish populations, *N.Z. Sci. Rev.* 8 : 89.
- 1951, The Horokiwi Stream : a study of a trout population, *N.Z. Mar. Dep. Fish. Res. Div. Bull. New Ser.* 10 : 231 p.
- 1953, A method for computing the optimum size-limit for a fishery. *Nature* 172 : 210.
- 1954, Factors affecting the efficiency of restrictive regulations in fisheries management, I. Size limits, *N.Z. J. Sci. Technol. Sect. B.* 35 : 498-529.
- 1955, Factors affecting the efficiency of restrictive regulations in fisheries management, II. Bag limits, *N.Z. J. Sci. Technol. Sect. B.* 36 : 305-334.
- 1966a, Determination of age distribution from age-length keys and length distributions, IBM 7090, 7094, Fortran IV, *Trans. Am. Fish. Soc.* 95 : 230-231.
- 1966b, Some methods for the estimation of exploited populations, *J. Fish. Res. Board Can.* 23 : 1553-1574.
- 1967, Computer programs available at St. Andrews Biological Station, *Fish. Res. Board Can. Tech. Rep.* 20 : 32 p. + Append.
- 1968, Simplification of a method of computing recruitment rates, *J. Fish. Res. Board Can.* 25 : 2701-2702.
- 1969, An application of computers to the estimation of exploited populations, *J. Fish. Res. Board Can.* 26 : 179-189.
- 1973, Analysis of stock-recruitment relation in Antarctic fin whales (*Balaenoptera physalus*), *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 164 : 132-137.
- ANDREEV, N.N., 1955, Some problems in the theory of the capture of fish by gill nets. *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Morsk. Rybn. Khoz. Okeanogr.* 30 : 109-127 (En russe)
- ANON, 1962, Report on North American halibut stocks with reference to Articles III(1)(a) and IV of the International Convention for the High Seas Fisheries of the North Pacific Ocean, *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.* 7 : 1-18.
- BAILEY, N.J.J., 1951, On estimating the size of mobile populations from recapture data, *Biometrika* 38 : 293-306.
- 1952, Improvements in the interpretation of recapture data, *J. Anim. Ecol.* 21 : 120-127.
- BAJKOV, A., 1933, Fish population and productivity of lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 62 : 307-316.
- BARANOV, F.I., 1914, The capture of fish by gillnets, *Mater. Poznaniyu Russ. Rybolovstva* 3(6) : 56-99. (En russe)
- 1918, On the question of the biological basis of fisheries, *Nauchn. Issled. Ikhtiologicheskii Inst. Izv.* 1 : 81-128. (En russe)
- 1926, On the question of the dynamics of the fishing industry, *Byull. Rybn. Khoz.* (1925) 8 : 7-11. (En russe)
- 1927, More about the poor catch of vobla, *Byull. Rybn. Khoz.* 7(7). (En russe)
- 1948, *Theory and assessment of fishing gear*, 2nd ed. Pishchepromizdat, Moscow. 436 p. (En russe)
- BERST, A.H., 1961, Selectivity and efficiency of experimental gill nets in South Bay and Georgian Bay of Lake Huron, *Trans. Am. Fish. Soc.* 90 : 413-418.
- VON BERTALANFFY, L., 1934, Untersuchungen über die Gesetzlichkeit des Wachstums, I. *Roux' Archiv* 131 : 613.
- 1938, A quantitative theory of organic growth, *Hum. Biol.* 10 : 181-213.
- BEVERTON, R.J.H., 1953, Some observations on the principles of fishery regulation, *J. Cons. int. Explor. Mer* 19 : 56-68.
- 1954, Notes on the use of theoretical models in the study of the dynamics of exploited fish populations, *U.S. Fish. Lab., Beaufort, N.C., Misc. Contrib.* 2 : 159 p.

¹ Les travaux cités incluent ceux mentionnés dans le texte ainsi que d'autres, d'intérêt général.

1962. Long-term dynamics of certain North Sea fish populations. p. 242-259. In E. D. LeCren and M. W. Holdgate [éd.], *The exploitation of natural animal populations*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- BEVERTON, R.J.H. ET S.J. HOLT. 1956. A review of methods for estimating mortality rates in fish populations, with special reference to sources of bias in catch sampling. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 140 : 67-83.
1957. On the dynamics of exploited fish populations. *U.K. Min. Agric. Fish., Fish. Invest. (Ser. 2)* 19 : 533 p.
- BEVERTON, R.J.H. ET B.B. PARRISH. 1956. Commercial statistics in fish population studies. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 140 : 58-66.
- BISHOP, Y.M.M.. 1959. Errors in estimates of mortality obtained from virtual populations. *J. Fish. Res. Board Can.* 16 : 73-90.
- BLACK, E.C.. 1957. Alterations in the blood level of lactic acid in certain salmonoid fishes following muscular activity. 1. Kamloops trout, *Salmo gairdneri*, *J. Fish. Res. Board Can.* 14 : 117-134.
- BOIKO, E.G.. 1934. Estimation of the supply of Kuban zanders. *Raboty Dono-Kubanskoi Nauchnoi Rybokhozyaistvennoi Stantsii* 1 : 1-43. (En russe)
1964. Forecasting supplies and catches of Azov zanders, *Trudy Vsesoyuznogo N.-I. Inst. Morsk. Rybn. Khoz. Okeanogr.* 50 : 45-88. (En russe)
- BRAATEN, D.O.. 1969. Robustness of the DeLury population estimator. *J. Fish. Res. Board Can.* 26 : 339-355.
- BRETT, J.R.. 1970. Fish — the energy cost of living. pages 37-52. In W. S. McNeil [éd.], *Marine aquiculture*. Oregon State University Press, Corvallis, Oreg.
- BRODY, S.. 1927. Growth rates. *Univ. Missouri Agric. Exp. Sta. Bull.* 97.
1945. *Bioenergetics and growth*, Reinhold Publishing Corp., New York, N.Y. 1023 p.
- BURD, A.C. ET J. VALDIVIA. 1970. The use of virtual population analysis on the Peruvian anchoveta data. *Instituto del Mar (Callao)*.
- BURKENROAD, M.D.. 1948. Fluctuation in abundance of Pacific halibut. *Bull. Bingham Oceanogr. Collect. Yale Univ.* 11(4) : 81-129.
1951. Some principles of marine fishery biology. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Tex.* 2 : 177-212.
- CARLANDER, K.D.. 1950. *Handbook of freshwater fishery biology*, Wm. C. Brown Co., Dubuque, Iowa. 281 p.
- CARLANDER, K.D. ET L.E. HINER. 1943. Fisheries investigation and management report for Lake Vermillion. St. Louis County. *Minn. Dep. Conserv., Div. Game Fish Sect. Res. Plann., Fish. Invest. Rep.* 54 : 175 p.
- CARLANDER, K.D. ET W.M. LEWIS. 1948. Some precautions in estimating fish populations. *Prog. Fish-Cult.* 10 : 134-137.
- CARLANDER, K.D. ET R.R. WHITNEY. 1961. Age and growth of walleyes in Clear Lake, Iowa, 1935-1957. *Trans. Am. Fish. Soc.* 90 : 130-138.
- CASSIE, R.M.. 1954. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 5 : 513-522.
- CHAPMAN, D.G.. 1948. A mathematical study of confidence limits of salmon populations calculated by sample tag ratios. *Int. Pac. Salmon Fish. Comm. Bull.* 2 : 67-85.
1951. Some properties of the hypergeometric distribution with applications to zoological sample censuses. *Univ. Calif. Publ. Stat.* 1 : 131-160.
1952. Inverse, multiple and sequential sample censuses. *Biometrics* 8 : 286-306.
1954. The estimation of biological populations. *Ann. Math. Stat.* 25 : 1-15.
1955. Population estimation based on change of composition caused by a selective removal. *Biometrika* 42 : 279-290.
1961. Statistical problems in dynamics of exploited fisheries populations. *Proc. 4th Berkeley Symp. Math. Stat. and Probability, Contr. Biol. and Probl. Med.* 4 : 153-168. Univ. Calif. Press.
1973. Spawner-recruit models and estimation of the level of maximum sustainable catch. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 164 : 325-332.
- CHAPMAN, D.G. ET C.O. JUNGE. 1954. The estimation of the size of a stratified animal population. *Ann. Math. Stat.* 27 : 375-389.
- CHATWIN, B.M.. 1953. Tagging of chum salmon in Johnstone Strait, 1945 and 1950. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 96 : 33 p.
1958. Mortality rates and estimates of theoretical yield in relation to minimum size of lingcod (*Ophiodon elongatus*) from the Strait of Georgia, British Columbia. *J. Fish. Res. Board Can.* 15 : 831-849.
- CHEVALIER, J.R.. 1973. Cannibalism as a factor in first year survival of walleye in Oneida Lake. *Trans. Am. Fish. Soc.* 102 : 739-744.

- CHRISTIE, W.J., 1963, Effects of artificial propagation and weather on recruitment in Lake Ontario whitefish fishery, *J. Fish. Res. Board Can.* 20 : 597-646.
- CHUGUNOV, N.L., 1935, An attempt at a biostatistical determination of the stocks of fishes in the North Caspian. *Rybn. Khaz.* 15(6) : 24-29; 15(8) : 17-21. (En russe)
- CHUGUNOVA, N.I., 1959, *Handbook for the study of age and growth of fishes*. Akademiya Nauk Press, Moscow. 164 p. (Version anglaise, 1963. *Age and growth studies in fish*. Office of Technical Services, Washington, D.C. 132 p.)
- CLARK, F.N. ET J.F. JANSSEN, 1945a, Results of tagging experiments in California waters on the sardine (*Sardinops caerulea*), *Calif. Dep. Fish Game Fish Bull.* 16 : 1-42.
- 1945b, Measurement of the losses in the recovery of sardine tags, *Calif. Dep. Fish Game Fish Bull.* 61 : 63-90.
- CLARK, F.N. ET J.C. MARR, 1956, Population dynamics of the Pacific sardine, *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep. July 1, 1953 - March 31, 1955*. p. 11-48.
- CLARKE, G.L., W.T. EDMONDSON ET W. E. RICKER, 1946, Mathematical formulation of biological productivity, *Ecol. Monogr.* 16 : 336-337.
- CLAYDEN, A.D., 1972, Simulation of the changes in abundance of the cod (*Gadus morhua* L.) and the distribution of fishing in the North Atlantic, *U.K. Min. Agr. Fish. Food, Fish. Invest. (Ser. 2)* 27 : 1-58.
- CLOPPER, C.J. ET E.S. PEARSON, 1934, The use of confidence or fiducial limits applied to the case of the binomial, *Biometrika* 26 : 404-413.
- CLUTTER, R.I. ET L.E. WHITESEL, 1956, Collection and interpretation of sockeye salmon scales, *Bull. Int. Pac. Salmon Fish. Comm.* 9 : 1-159.
- COOPER, G.P. ET K.F. LAGLER, 1956, The measurement of fish population size, *Trans. 21st N. Am. Wildl. Nat. Resour. Conf.* p. 281-297.
- CORMACK, R.M., 1969, The statistics of capture-recapture methods, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 6 : 455-506.
- COX, E.L., 1949, Mathematical bases for experimental sampling of size of certain biological populations, *Va. Agric. Exp. Stn. Stat. Lab. Rep.* 42 p.
- CRAIG, C.C., 1953, Use of marked specimens in estimating populations, *Biometrika* 40 : 170-176.
- CREASER, C.H., 1926, The structure and growth of the scales in fishes, etc., *Univ. Mich. Mus. Zool. Misc. Pub.* 17 : 82 p.
- CROSSMAN, E.J., 1956, Growth, mortality and movements of a sanctuary population of maskinonge (*Esox masquinongy* Mitchell), *J. Fish. Res. Board Can.* 13 : 599-612.
- CUCIN, D. ET H.A. REGIER, 1966, On the dynamics and exploitation of lake whitefish in southern Georgian Bay, *J. Fish. Res. Board Can.* 23 : 221-418.
- CUSHING, D.H., 1968, *Fisheries biology. A study in population dynamics*, Univ. Wisconsin Press, Madison, Wis. 200 p.
- 1973, The dependence of recruitment on parent stock, *J. Fish. Res. Board Can.* 30(12, 2) : 1965-1976.
- CUSHING, D.H. ET J.G.K. HARRIS, 1973, Stock and recruitment and the problem of density-dependence, *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 164 : 142-155.
- DAHL, K., 1919, Studies of trout and trout-waters in Norway, *Salmon Trout Mag.* 18 : 16-33.
- 1943, *Ørret og ørretvan. Studier og forsok*, nouvelle éd. : J.W. Coppeleus, Oslo. 182 p.
- DAMAS, D., 1909, Contribution à la biologie des gadidés, *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 10, App. 2 : 277 p.
- DANNEVIG, G., 1953, Tagging experiments on cod, Lofoten 1947-1952 : some preliminary results, *J. Cons. int. Explor. Mer* 19 : 195-203.
- DARROCH, J.N., 1958, The multiple-recapture census, I, Estimation of closed population, *Biometrika* 45 : 343-359.
- 1959, The multiple-recapture census, II, Estimation when there is immigration or death, *Biometrika* 46 : 336-351.
- 1961, The two-sample capture-recapture census when tagging and sampling are stratified, *Biometrika* 48 : 241-260.
- DAVIDSON, F.A., 1940, The homing instinct and age at maturity of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), *Bull. U.S. Bur. Fish.* 48(15) : 27-39.
- DAVIDSON, F.A., E. VAUGHAN, S.J. HUTCHISON ET A.L. PRITCHARD, 1943, Factors affecting the upstream migration of the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), *Ecology* 24 : 149-168.
- DAVIS, W.S., 1964, Graphic representation of confidence intervals for Petersen population estimates, *Trans. Am. Fish. Soc.* 93 : 227-232.

- DEASON, H.J. ET R. HILE, 1947, Age and growth of the kiyi, *Leucichthys kiyi* Koelz, in Lake Michigan. *Trans. Am. Fish. Soc.* 74 : 88-142.
- DELURY, D.B., 1947, On the estimation of biological populations, *Biometrics* 3 : 145-167.
1951, On the planning of experiments for the estimation of fish populations, *J. Fish. Res. Board Can.* 8 : 281-307.
1958, The estimation of population size by a marking and recapture procedure, *J. Fish. Res. Board Can.* 15 : 19-25.
- DEMING, W.E., 1943, *Statistical adjustment of data*. 2^e éd., John Wiley and Sons, New York, N.Y. 261 p.
- DERZHAVIN, A.N., 1922, The stellate sturgeon (*Acipenser stellatus* Pallas), a biological sketch. *Byull. Bakinskoi Ikhtiologicheskoi Stantsii* 1 : 1-393. (En russe)
- DICKIE, L.M., 1955, Fluctuations in abundance of the giant scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin), in the Digby area of the Bay of Fundy, *J. Fish. Res. Board Can.* 12 : 797-857.
1968, Mathematical models of growth, p. 120-123. In W.E. Ricker [éd.]. *Methods for assessment of fish production in fresh waters*. International Biological Programme Handbook No. 3. Blackwell Scientific Publ., Oxford and Edinburgh. 313 p.
1974, Interaction between fishery management and environmental protection, *J. Fish. Res. Board Can.* 30 : 2496-2506.
- DICKIE, L.M. ET F.D. MCCracken, 1955, Isopleth diagrams to predict yields of a small flounder fishery, *J. Fish. Res. Board Can.* 12 : 187-209.
- DOI, T. 1955a, On the fisheries of "iwasi" (sardine, anchovy and round herring) in the Inland Sea, II. Relationship of yield to environments and prediction of fluctuations of fisheries, *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 21 : 82-87.
1955b, Dynamical analysis on porgy (*Pagrosomus major* T. and S.) fishery in the Inland Sea of Japan, *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 21 : 320-334.
1962, The predator-prey and competitive relationships among fishes caught in waters adjacent to Japan, *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* 32 : 49-118. (Traduit du japonais par Fish. Res. Board Can. Transl. Ser. No. 461, 1965).
- DOMBROSKI, E., 1954, The sizes of Babine Lake sockeye salmon smolt emigrants, 1950-1953, *Fish. Res. Board Can. Prog. Rep. (Pac.)* 99 : 30-34.
- DOWDESWELL, W.H., R.A. FISHER ET E.B. FORD, 1940, The quantitative study of population in the Lepidoptera, I. *Polyommatus icarus* Roth, *Ann. Eugen.* 10 : 123-136.
- DYMOND, J.R., 1948, European studies of the populations of marine fishes, *Bull. Bingham Oceanogr. Collect. Yale Univ.* 11 : 55-80.
- EDSER, T., 1908, Note on the number of plaice at each length, in certain samples from the southern part of the North Sea, 1906, *J.R. Stat. Soc.* 71 : 686-690.
1926, Revue du livre de : F. Baranov. On the question of the dynamics of the fishing industry, *J. Cons. int. Explor. Mer* 1 : 291-292.
- ELSTER, H.J., 1944, Über das Verhältnis von Produktion, Bestand, Befischung und Ertrag sowie über die Möglichkeiten einer Steigerung der Erträge, untersucht am Beispiel der Blaufelchenfischerei des Bodensees, *Z. Fisch.* 42 : 169-357.
- FABENS, A.J., 1965, Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve, *Growth* 29 : 265-289.
- FISHER, R.A., 1937, *The design of experiments*, 2^e éd., Oliver and Boyd, London. 260 p.
1950, *Statistical methods for research workers*. 11^e éd., Oliver and Boyd, London. 354 p.
- FISHER, R.A., ET E.B. FORD, 1947, The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula* L., *Heredity* 1 : 143-174.
- FLETCHER, I.R., 1973, *A synthesis of deterministic growth laws*, Univ. Rhode Island, School of Oceanography, Kingston, R.I. 54 p.
- FOERSTER, R.E., 1935, The occurrence of unauthentic marked salmon, *Biol. Board Can. Pac. Prog. Rep.* 25 : 18-20.
1936, The return from the sea of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), with special reference to percentage survival, sex proportions, and progress of migration, *J. Biol. Board Can.* 3 : 26-42.
1954a, On the relation of adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) returns to known smolt seaward migrations, *J. Fish. Res. Board Can.* 11 : 339-350.
1954b, Sex ratios among sockeye salmon, *J. Fish. Res. Board Can.* 11 : 988-997.
- FORD, E., 1933, An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924-1933, *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 19 : 305-384.
- FOX, W.W., 1970, An exponential yield model for optimizing exploited fish populations, *Trans. Am. Fish. Soc.* 99 : 80-88.
- FRASER, J.M., 1955, The smallmouth bass fishery of South Bay, Lake Huron, *J. Fish. Res. Board Can.* 12 : 147-177.

- FREDIN, R.A., 1948, Causes of fluctuations in abundance of Connecticut River shad, *U.S. Fish Wildl. Serv. Fish. Bull.* 54 : 247-259.
- 1950, Fish population estimates in small ponds using the marking and recovery technique, *Iowa State Coll. J. Sci.* 24 : 363-384.
- FRIDRIKSSON, A., 1934, On the calculation of age distribution within a stock of cod by means of relatively few age-determinations as a key to measurements on a large scale, *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 86(6) : 5 p.
- FRY, F.E.J., 1949, Statistics of a lake trout fishery, *Biometrics* 5 : 27-67.
- FULTON, T.W., 1911, *The sovereignty of the sea*, Edinburgh and London.
- 1920, Report on the marking experiments of plaice, made by S/S Goldseeker, in the years 1910-1913, *Sci. Invest. Fish. Scotl.* (1919)1.
- GARROD, D.J., 1967, Population dynamics of the arcto-Norwegian cod, *J. Fish. Res. Board Can.* 24 : 145-190.
- 1968, "Schaefer-type" assessments of catch/effort relationships in the North Atlantic cod stocks, *Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Dec.* 68/51 : 17 p.
- 1969, Empirical assessments of catch/effort relationships in North Atlantic cod stocks, *Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Res. Bull.* 6 : 26-34.
- GARWOOD, F., 1936, Fiducial limits for the Poisson distribution, *Biometrika* 28 : 437-442.
- GERKING, S.D., 1953a, Vital statistics of the fish population of Gordy Lake, Indiana, *Trans. Am. Fish. Soc.* 82 : 48-67.
- 1953b, Evidence for the concepts of home range and territory in stream fishes, *Ecology* 34 : 347-365.
- 1957, Evidence of ageing in natural populations of fishes, *Gerontologia* 1 : 287-305.
- 1966, Annual growth cycle, growth potential, and growth compensation in the bluegill sunfish in northern Indiana lakes, *J. Fish. Res. Board Can.* 23 : 1923-1956.
- GILBERT, C.H., 1914, Contributions to the life history of the sockeye salmon, No. 1, *Rep. B.C. Comm. Fish.*, 1913. p. 53-78.
- GILBERT, R.O., 1973, Approximations of the bias in the Jolly-Seber capture-recapture model, *Biometrics* 29 : 501-526.
- GOODMAN, L.A., 1953, Sequential sampling tagging for population size problems, *Ann. Math. Stat.* 24 : 56-69.
- GRAHAM, M., 1929a, Studies of age-determination in fish, Part I, A study of the growth rate of codling (*Gadus callarias* L.) on the inner herring trawling ground, *U.K. Min. Agric. Fish., Fish. Invest. (Ser. 2)* 11(2) : 50 p.
- 1929b, Studies of age determination in fish, Part II, A survey of the literature, *U.K. Min. Agric. Fish., Fish. Invest. (Ser. 2)* 11(3) : 50 p.
- 1935, Modern theory of exploiting a fishery and application to North Sea trawling, *J. Cons. int. Explor. Mer* 10 : 264-274.
- 1938a, Rates of fishing and natural mortality from the data of marking experiments, *J. Cons. int. Explor. Mer* 13 : 76-90.
- 1938b, Growth of cod in the North Sea and use of the information, *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 108(10) : 58-66.
- 1952, Overfishing and optimum fishing, *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 132 : 72-78.
- GRAHAM, M. [éd.], 1956, *Sea fisheries: their investigation in the United Kingdom*, Edward Arnold, London. 487 p.
- GULLAND, J.A., 1953, Vital statistics of fish populations, *World Fish.* 2 : 316-319.
- 1955a, Estimation of growth and mortality in commercial fish populations, *U.K. Min. Agric. Fish., Fish. Invest. (Ser. 2)* 18(9) : 46 p.
- 1955b, On the estimation of population parameters from marked members, *Biometrika* 42 : 269-270.
- 1956a, Notations in fish population studies, *Contrib. Biarritz Meeting, the Int. Comm. Northwest Atl. Fish.* 5 p. (miméo).
- 1956b, The study of fish populations by the analysis of commercial catches, *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 140 : 21-27.
- 1957, Revue de : A.L. Tester, Estimation of recruitment and natural mortality rate from age composition and catch data, *J. Cons. int. Explor. Mer* 22 : 221-222.
- 1961, Fishing and the stocks of fish at Iceland, *U.K. Min. Agric. Fish. Food, Fish. Invest. (Ser. 2)* 23(4) : 52 p.
- 1964a, Manual of methods for fish population analysis, *FAO (Food Agric. Organ. U.N.) Fish. Tech. Pap.* 40 : 1-60.
- 1964b, The abundance of fish stocks in the Barents Sea, *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 155 : 126-137.
- 1965, Estimation of mortality rates, *Annex to Rep. Arctic Fish. Working Group, Int. Council. Explor. Sea C.M.* 1965(3) : 9 p.

- 1966, *Manual of sampling and statistical methods for fisheries biology, Part I, Sampling methods*, (FAO) Food Agric. Organ., United Nations.
- 1968, Recent changes in the North Sea plaice fishery, *J. Cons. int. Explor. Mer* 31 : 305-322.
- 1969, Manual of methods for fish stock assessment, Part I, Fish population analysis, *FAO (Food Agric. Organ. U.N.) Man. Fish. Sci.* 4 : 1-154.
- 1971, *The fish resources of the ocean*, Fishing News (Books) Ltd., London. 255 p.
- GULLAND, J.A. ET D. HARDING, 1961, The selection of *Clarias mossambicus* (Peters) by nylon gill nets, *J. Cons. int. Explor. Mer* 26 : 215-222.
- HALLIDAY, R.G., 1972, A yield assessment of the eastern Scotian Shelf cod stock complex, *Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Res. Bull.* 9 : 117-124.
- HAMERSLEY, J.M., 1953, Capture-recapture analysis, *Biometrika* 40 : 265-278.
- HAMLEY, J.M., 1972, Use of the DeLury method to estimate gillnet selectivity, *J. Fish. Res. Board Can.* 29 : 1636-1638.
- HAMLEY, J.M. ET H.A. REGIER, 1973, Direct estimates of gillnet selectivity to walleye (*Stizostedion vitreum*), *J. Fish. Res. Board Can.* 30 : 817-830.
- HANCOCK, D.A., 1965, Graphical estimation of growth parameters, *J. Cons. int. Explor. Mer* 29 : 340-351.
- HARDING, J.P., 1949, The use of probability paper for graphical analysis of polymodal frequency distributions, *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 28 : 141-153.
- HART, J.L., 1931, The growth of the whitefish, *Coregonus clupeaformis* (Mitchill), *Contrib. Can. Biol. Fish., N.S.* 6 : 427-444.
- 1932, Statistics of the whitefish (*Coregonus clupeaformis*) population of Shakespeare Island Lake, Ontario, *Univ. Toronto Studies, Biol. Ser.* 36 : 1-28.
- HASSELBLAD, V., 1966, Estimation of parameters for a mixture of normal distributions, *Technometrics* 8 : 431-444.
- HAYES, F.R., 1949, The growth, general chemistry and temperature relations of salmonid eggs, *Q. Rev. Biol.* 24 : 281-308.
- HAYNE, D.W., 1949, Two methods for estimating populations from trapping records, *J. Mammal.* 30 : 399-411.
- HEDERSTRÖM, H., 1959, Observations on the age of fishes, *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm* 40 : 161-164. (Version originelle publiée en 1759)
- HEINCKE, F., 1905, Das Vorkommen und die Verbreitung der Eier, der Larven und der verschiedenen Altersstufen der Nutzfische in der Nordsee, *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 3, Append. E. 41 p.
- 1913a, Investigations on the plaice, General report, I, Plaice fishery and protective measures. Preliminary brief summary of the most important points of the report, *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 16. 67 p.
- 1913b, Investigations on the plaice, General report, I, Plaice fishery and protective regulations, Part I, *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 17A : 1-153.
- HELLAND, A., 1913-1914, Rovdyrene i Norge, *Tidsskrift for Skogbruk* 1913-14. (Extrait de Hjort *et al.* 1933.)
- HELLAND-HANSEN, B., 1909, Statistical research into the biology of the haddock and cod in the North Sea, *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 10, Append. I. 62 p.
- KENRY, K.A., 1953, Analysis of the factors affecting the production of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in Tillamook Bay, *Oreg. Fish Comm. Contrib.* 18. 37 p.
- HICKLING, C.F., 1938, The English plaice-marking experiments, 1929-32, *U.K. Min. Agric. Fish., Fish. Invest. (Ser. 2)* 16 : 84 p.
- HILE, R., 1936, Age and growth of the cisco *Leucichthys arctedii* (LeSueur) in the lakes of the north-eastern highlands, Wisconsin, *Bull. U.S. Bur. Fish.* 48(19) : 211-317.
- 1941, Age and growth of the rock bass, *Ambloplites rupestris* (Rafinesque) in Nebish Lake, Wisconsin, *Trans. Wis. Acad. Sci.* 33 : 189-337.
- HJORT, J., 1914, Fluctuations in the great fisheries of northern Europe, viewed in the light of biological research, *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 20 : 1-228.
- HJORT, J., G. JAHN ET P. OTTESTAD, 1933, The optimum catch, *Hvalradets Skr.* 7 : 92-127.
- HODGSON, W.C., 1929, Investigations into the age, length and maturity of the herring of the southern North Sea, Part III, The composition of the catches from 1923 to 1928, *U.K. Min. Agric. Fish., Fish. Invest. (Ser. 2)* 11(7) : 75 p.
- 1933, Further experiments on the selective action of commercial drift nets. *J. Cons. int. Explor. Mer* 8 : 344-354.

- HOFFBAUER, C., 1898, Die Altersbestimmung des Karpfens an seiner Schuppe. *Allgemeine Fischereizeitung* 23(19).
- HOLLAND, G.A., 1957, Migration and growth of the dogfish shark, *Squalus acanthias* (Linnaeus), of the eastern North Pacific. *Wash. Dep. Fish., Fish. Res. Pap.* 2 : 43-59.
- HOLT, S.J., 1956, Contribution to working party no. 3, Population Dynamics. *Int. Comm. Northwest Atl. Fish., Committee on Research and Statistics, Biarritz*, 1956. 18 p.
- 1963, A method of determining gear selectivity and its application. *Int. Comm. Northwest Atlantic Fish. Spec. Bull.* 5 : 106-115.
- HOWARD, G.V., 1948, A study of the tagging method in the enumeration of sockeye salmon populations. *Int. Pac. Salmon Fish. Comm. Bull.* 2 : 9-66.
- HUBBS, C.L. ET G.P. COOPER, 1935, Age and growth of the long-eared and green sunfishes in Michigan. *Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Lett.* 20 : 669-696.
- HULME, H.R., R.J.H. BEVERTON ET S.J. HOLT, 1947, Population studies in fisheries biology. *Nature* 159 : 714.
- HUNTSMAN, A.G., 1918, Histories of new food fishes. 1. The Canadian plaice. *Bull. Biol. Board Can.* 1 : 1-32.
- HYLEN, A., A. JONSGÅRD, G.C. PIKE ET J. T. RUUD, 1955, A preliminary report on the age composition of Antarctic fin-whale catches, 1945/46 to 1952/53, and some reflections on total mortality rates of fin whales. *Norw. Whaling Gaz.* 1955 : 577-589.
- ISHIDÅ, T., 1962, On the gill-net mesh selectivity curve. *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.* 25 : 20-25.
- 1964, Gillnet mesh selectivity curves for sardine and herring. *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.* 28 : 56-60.
- JACKSON, C.H.N., 1933, On the true density of tsetse flies. *J. Anim. Ecol.* 2 : 204-209.
- 1936, Some new methods in the study of *Glossina moritans*. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 4 : 811-896.
- 1939, The analysis of an animal population. *J. Anim. Ecol.* 8 : 238-246.
- 1940, The analysis of a tsetse-fly population. *Ann. Eugen.* 10 : 332-369.
- JANSSEN, J.F. ET J.A. APLIN, 1945, The effect of internal tags upon sardines. *Calif. Div. Fish Game. Fish Bull.* 61 : 43-62.
- JENSEN, A.J.C., 1939, On the laws of decrease in fish stocks. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 110 : 85-96.
- JENSEN, P.T. ET J. HYDE, 1971, Sex ratios and survival estimates among salmon populations. *Calif. Fish Game* 57 : 90-98.
- JOLLY, G.M., 1963, Estimates of population parameters from multiple recapture data with both death and dilution — deterministic model. *Biometrika* 50 : 113-128.
- 1965, Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration — stochastic model. *Biometrika* 52 : 225-247.
- JONES, B.W., 1966, The cod and the cod fishery at Faroe. *Fish. Invest. Minist. Agric. Fish. Food (G.B.) Ser. II*, 24(5) : 1-32.
- JONES, R., 1956, The analysis of trawl haul statistics with particular reference to the estimation of survival rates. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 140 : 30-39.
- 1957, *A much simplified version of the fish yield equation*, Doc. No. P. 21, presented at the Lisbon joint meeting of Int. Comm. Northwest Atl. Fish., Int. Council. Explor. Sea, and Food Agric. Organ., United Nations. 8 p.
- 1958, Lee's phenomenon of "apparent change in growth rate", with particular reference to haddock and plaice. *Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Spec. Publ.* 1 : 229-242.
- 1961, The assessment of long-term effects of changes in gear selectivity and fishing effort. *Mar. Res. (Scotland)* 1961(2) : 1-19.
- 1968, *Appendix to the Report of the North-West Working Group*, Int. Council. Explor. Sea. 2 p.
- 1973, Stock and recruitment with special reference to cod and haddock. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 164 : 156-173.
- JUNGE, C.O. ET W.H. BAYLIFF, 1955, Estimating the contribution of a salmon production area by marked fish experiments. *Wash. Dep. Fish., Fish. Res. Pap.* 1(3) : 51-58.
- KAWAKAMI, T., 1952, On prediction of fishery based on variation of stock. *Mem. Coll. Agric. Kyoto Univ.* 62 : 27-35.
- KAWASAKI, T. ET M. HATANAKA, 1951, Studies on the populations of the flatfishes of Sendai Bay. 1. *Limanda angustirostris* Kitahara. *Tohoku J. Agric. Res.* 2 : 83-104.
- KENNEDY, W.A., 1951, The relationship of fishing effort by gill nets to the interval between lifts. *J. Fish. Res. Board Can.* 8 : 264-274.

- 1953, Growth, maturity, fecundity and mortality in the relatively unexploited whitefish, *Coregonus clupeaformis*, of Great Slave Lake, *J. Fish. Res. Board Can.* 10 : 413-441.
- 1954a, Tagging returns, age studies and fluctuations in abundance of Lake Winnipeg whitefish, 1931-1951, *J. Fish. Res. Board Can.* 11 : 284-309.
- 1954b, Growth, maturity and mortality in the relatively unexploited lake trout, *Cristivomer namaycush*, of Great Slave Lake, *J. Fish. Res. Board Can.* 11 : 827-852.
- 1956, The first ten years of commercial fishing on Great Slave Lake, *Bull. Fish. Res. Board Can.* 107 : 58 p.
- KESTEVEN, G.L., 1946, A procedure of investigation in fishery biology, *Aust. Counc. Sci. Ind. Res. Bull.* 194 : 1-31.
- KESTEVEN, G.L. ET S.J. HOLT, 1955, A note on the fisheries resources of the northwest Atlantic, *FAO (Food Agric. Organ, U.N.) Fish. Tech. Pap.* 7 : 11 p.
- KETCHEN, K.S., 1950, Stratified subsampling for determining age distributions, *Trans. Am. Fish. Soc.* 79 : 205-212.
- 1953, The use of catch-effort and tagging data in estimating a flatfish population, *J. Fish. Res. Board Can.* 10 : 459-485.
- 1956, Factors influencing the survival of the lemon sole (*Parophrys retulus*) in Hecate Strait, British Columbia, *J. Fish. Res. Board Can.* 13 : 647-694.
- 1964, Measures of abundance from fisheries for more than one species, *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 155 : 113-116.
- KETCHEN, K.S. ET C.R. FORRESTER, 1966, Population dynamics of the petrale sole, *Bull. Fish. Res. Board Can.* 153 : 195 p.
- KILLICK, S.R., 1955, The chronological order of Fraser River sockeye salmon during migration, spawning and death, *Int. Pac. Salmon Fish. Comm. Bull.* 7 : 95 p.
- KNIGHT, W., 1968, Asymptotic growth : an example of nonsense disguised as mathematics, *J. Fish. Res. Board Can.* 25 : 1303-1307.
- 1969, A formulation of the von Bertalanffy growth curve when the growth rate is roughly constant, *J. Fish. Res. Board Can.* 26 : 3069-3072.
- KRUMHOLZ, L.A., 1944, A check on the fin-clipping method for estimating fish populations, *Pap. Mich. Acad. Sci.* 29 : 281-291.
- KUBO, I. ET T. YOSHIHARA, 1957, *Study of fisheries resources*, Kyoritsu Publishing Co., Tokyo. 345 p. (En japonais)
- KUTKUHN, J.H., 1963, Estimating absolute age composition of California salmon landings, *Calif. Dep. Fish Game Fish. Bull.* 120 : 1-47.
- LAGLER, K.F., 1956, *Freshwater fishery biology*, Wm. C. Brown Co., Dubuque, Iowa. 421 p.
- LAGLER, K.F. ET W.E. RICKER, 1942, Biological fisheries investigations of Foothills Ponds, Gibson County, Indiana, *Invest. Indiana Lakes Streams* 2(3) : 47-72.
- LARKIN, P.A. ET W.E. RICKER, 1964, Further information on sustained yields from fluctuating environments, *J. Fish. Res. Board Can.* 21 : 1-7.
- LASSEN, H., 1972, User manual. Estimation of F and M, *Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser* 6 : 1-13.
- LATTA, W.C., 1959, Significance of trap-net selectivity in estimating fish population statistics, *Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Lett.* 44 : 123-138.
- LECREN, E.D., 1947, The determination of the age and growth of the perch (*Perca fluviatilis*) from the opercular bone, *J. Anim. Ecol.* 16 : 188-204.
- LEE, R.M., 1912, An investigation into the methods of growth determination in fishes, *Cons. Explor. Mer, Publ. de Circonstance* 63 : 35 p.
- LESLIE, P.H., 1952, The estimation of population parameters from data obtained by means of the capture-recapture method, II. The estimation of total numbers, *Biometrika* 39 : 363-388.
- LESLIE, P.H. ET D. CHITTY, 1951, The estimation of population parameters from data obtained by means of the capture-recapture method, I. The maximum likelihood equations for estimating the death rate, *Biometrika* 38 : 269-292.
- LESLIE, P.H. ET D.H.S. DAVIS, 1939, An attempt to determine the absolute number of rats on a given area, *J. Anim. Ecol.* 8 : 94-113.
- LI, C.C., 1956, The concept of path coefficient and its impact on population genetics, *Biometrics* 12 : 190-210.
- LINCOLN, F.C., 1930, Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns, *U.S. Dep. Agric. Circ.* 118 : 4 p.
- LINDNER, M.J., 1953, Estimation of growth rate in animals by marking experiments, *U.S. Fish Wildl. Serv. Fish. Bull.* 54(78) : 65-69.
- MAIER, H.N., 1906, Beiträge zur Altersbestimmung der Fische, I, Allgemeines, Die Altersbestimmung nach den Otolithen bei Scholle und Kabeljau, *Wiss. Meeresuntersuchungen (Helgoland), N.F.* 8(5) : 57-115.

- MANZER, J.I. ET F.H.C. TAYLOR, 1947, The rate of growth in lemon sole in the Strait of Georgia, *Fish. Res. Board Can. Pac. Prog. Rep.* 72 : 24-27.
- MARR, J.C., 1951, On the use of the terms abundance, availability and apparent abundance in fishery biology, *Copeia* 1951 : 163-169.
- MCCOMBIE, A.M. ET F.E.J. FRY, 1960, Selectivity of gill nets for lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*, *Trans. Am. Fish. Soc.* 89 : 176-184.
- MEEHAN, O.L., 1940, Marking largemouth bass, *Prog. Fish-cult.* 51 : p. 46.
- MERRIMAN, D., 1941, Studies on the striped bass (*Roccus saxatilis*) of the Atlantic coast, *U.S. Fish Wildl. Serv. Fish. Bull.* 50(35) : 1-77.
- MILLER, R.B., 1952, The role of research in fisheries management in the Prairie Provinces, *Canadian Fish Culturist* 12 : 13-19.
- 1953, The collapse and recovery of a small whitefish fishery, *J. Fish. Res. Board Can.* 13 : 135-146.
- MILNE, D.J., 1955, The Skeena River salmon fishery with special reference to sockeye salmon, *J. Fish. Res. Board Can.* 12 : 451-485.
- MOISEEV, P.A., 1953, Cod and flounders of far-eastern seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.* 40 : 1-287. (En russe)
- 1969, *Biological resources of the world ocean*, Pishchevaya Promyshlennost Press, Moscow, 340 p. (Version anglaise : National Technical Information Service, Springfield, Va., 334 p. 1971)
- MONASTYRSKY, G.N., 1935, A method of making long-term forecasts for the vobla fishery of the North Caspian, *Rybn. Khoz.* 15(5) : 11-18; 15(6) : 18-23. (En russe)
- 1940, The stock of vobla in the north Caspian Sea, and methods of assessing it, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.* 11 : 115-170. (En russe)
- 1952, Dynamics of the abundance of commercial fishes, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.* 21 : 1-162. (En russe)
- MORAN, P.A.P., 1950, Some remarks on animal population dynamics, *Biometrics* 6 : 250-258.
- 1951, A mathematical theory of animal trapping, *Biometrika* 38 : 307-311.
- 1952, The estimation of death-rates from capture-mark-recapture sampling, *Biometrika* 39 : 181-188.
- MOTTLEY, C.M., 1949, The statistical analysis of creel-census data, *Trans. Am. Fish Soc.* 76 : 290-300.
- MURPHY, G.I., 1952, An analysis of silver salmon counts at Benbow Dam, South Fork of Eel River, California, *Calif. Fish Game* 38 : 105-112.
- 1965, A solution of the catch equation, *J. Fish. Res. Board Can.* 22 : 191-202.
- NEAVE, F., 1954, Principles affecting the size of pink and chum salmon populations in British Columbia, *J. Fish. Res. Board Can.* 9 : 450-491.
- NEAVE, F. ET W.P. WICKETT, 1953, Factors affecting the freshwater development of Pacific salmon in British Columbia, *Proc. 7th Pac. Sci. Congr.* 4 : 548-555.
- NESBIT, R.A., 1943, Biological and economic problems of fishery management, *U.S. Fish Wildl. Serv. Spec. Sci. Rep. Fish.* 18 : 23-53, 61-68.
- NEYMAN, J., 1949, On the problem of estimating the number of schools of fish, *Univ. Calif. Publ. Stat.* 1 : 21-36.
- NICHOLSON, A.J., 1933, The balance of animal populations, *J. Anim. Ecol.* 2(suppl.) : 132-178.
- 1954, An outline of the dynamics of animal populations, *Aust. J. Zool.* 2 : 9-65.
- NIKOLSKY, G.V., 1953, Concerning the biological basis of the rate of exploitation, and means of managing the abundance of fish stocks, *Ocherki po Obshchim Voprosam Ikhtiologii*, p. 306-318. Akademiya Nauk SSSR, Leningrad. (En russe)
- 1965, *Theory of fish population dynamics as the biological background for rational exploitation and management of fishery resources*, Nauka Press, Moscow, 382 p. (Éd. anglaise, Oliver and Boyd, Edinburgh, 1969, 323 p.)
- OLSEN, S., 1959, Mesh selection in herring gill nets, *J. Fish. Res. Board Can.* 16 : 339-349.
- OMAND, D.N., 1951, A study of populations of fish based on catch-effort statistics, *J. Wildl. Manage.* 15 : 88-98.
- PALOHEIMO, J.E., 1958, A method of estimating natural and fishing mortalities, *J. Fish. Res. Board Can.* 15 : 749-758.
- 1961, Studies on estimation of mortalities, I, Comparison of a method described by Beverton and Holt and a new linear formula, *J. Fish. Res. Board Can.* 18 : 645-662.
- PARKER, R.A., 1955, A method for removing the effect of recruitment on Petersen-type population estimates, *J. Fish. Res. Board Can.* 12 : 447-450.
- PARRISH, B.B. ET R. JONES, 1953, Haddock economics — I, The state of the haddock stocks in the North Sea, 1946-50, and at Faroe, 1914-50, *Scott. Home Dep. Mar. Res.* 4 : 27 p.

- PAULIK, G.J., 1973, Studies of the possible form of the stock-recruitment curve, *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 164 : 302-315.
- PAULIK, G.J. ET W.F. BAYLIFF, 1967, A generalized computer program for the Ricker model of equilibrium yield per recruitment, *J. Fish. Res. Board Can.* 24 : 249-252.
- PAULIK, G.J. ET L.E. GALES, 1964, Allometric growth and Beverton and Holt yield equation, *Trans. Am. Fish. Soc.* 93 : 369-381.
- PAULIK, G.J., A.S. HOURSTON ET P.A. LARKIN, 1967, Exploitation of multiple stocks by a common fishery, *J. Fish. Res. Board Can.* 24 : 2527-2537.
- PEARSON, K., 1924, *Tables for statisticians and biometricians*, 2^e éd., Cambridge Univ. Press, Cambridge, Eng. 143 p.
- PELLA, J.J. ET P.K. TOMLINSON, 1969, A generalized stock production model, *Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Comm.* 13 : 419-496.
- PERLMUTTER, A., 1954, Age determination of fish, *Trans. N.Y. Acad. Sci.* 16 : 305-311.
- PETERSEN, C.G.J., 1892, Fiskensbiologiske forhold i Holboek Fjord, 1890-91, *Beretning fra de Danske Biologiske Station for 1890* (91), 1 : 121-183.
- 1896, The yearly immigration of young plaice into the Limfjord from the German Sea, etc. *Rep. Dan. Biol. Sta.* 6 : 1-48.
- 1922, On the stock of plaice and the plaice fisheries in different waters. *Rep. Dan. Biol. Sta.* 29 : 1-43.
- PETERSON, A.E., 1954, The selective action of gill nets on Fraser River sockeye salmon, *Int. Pac. Salmon Fish. Comm. Bull.* 5 : 1-101.
- PIENAAR, L.V. ET W.E. RICKER, 1968, Estimating mean weight from length statistics, *J. Fish. Res. Board Can.* 25 : 2743-2747.
- PIENAAR, L.V. ET J.A. THOMSON, 1973, Three programs used in population dynamics : WVONB — ALOMA — BHYLD (Fortan 1130), *Fish. Res. Board Can. Tech. Rep.* 367 : 33 p.
- PONOMARENKO, V.P., 1968, The influence of the fishery upon the stock and recruitment of Barents Sea cod, *Tr. Polyarn. Nauchno-Issled. Proektivnogo Inst. Morsk. Rybn. Khoz. Okeanogr.* 23 : 310-362. (En russe)
- POPE, J.A., 1956, An outline of sampling techniques, *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 140 : 11-20.
- POPE, J.G., 1972, An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis, *Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Res. Bull.* 9 : 65-74.
- PRITCHARD, A.L. ET F. NEAVE, 1942, What did the tagging of coho salmon at Skeetz Falls, Cowichan River reveal? *Fish. Res. Board Can. Pac. Prog. Rep.* 51 : 8-11.
- REGIER, H.A., 1974, Sequence of exploitation of stocks in multispecies fisheries in the Laurentian Great Lakes, *J. Fish. Res. Board Can.* 30 : 1992-1999.
- REGIER, H.A. ET D.S. ROBSON, 1966, Selectivity of gill nets, especially to lake whitefish, *J. Fish. Res. Board Can.* 23 : 423-454.
- REIBISCH, J., 1899, Über die Eizahl bei *Pleuronectes platessa* und die Altersbestimmung dieser Form aus den Otolithen, *Wiss. Meeresuntersuchungen (Kiel) N.F.* 4 : 233-248.
- RICHARDS, F.J., 1959, A flexible growth function for empirical use, *J. Exp. Bot.* 10 : 290-300.
- RICKER, W.E., 1937, The concept of confidence or fiducial limits applied to the Poisson frequency distribution, *J. Am. Stat. Assoc.* 32 : 349-356.
- 1940, Relation of "catch per unit effort" to abundance and rate of exploitation, *J. Fish. Res. Board Can.* 5 : 43-70.
- 1942a, The rate of growth of bluegill sunfish in lakes of northern Indiana, *Invest. Indiana Lakes Streams* 2 : 161-214.
- 1942b, Creel census, population estimates, and rate of exploitation of game fish in Shoe Lake, Indiana, *Invest. Indiana Lakes Streams* 2 : 215-253.
- 1942c, The effect of reduction of predaceous fish on survival of young sockeye salmon at Cultus Lake, *J. Fish. Res. Board Can.* 5 : 315-336.
- 1944, Further notes of fishing mortality and effort, *Copeia* 1944 : 23-44.
- 1945a, Abundance, exploitation, and mortality of the fishes of two lakes, *Invest. Indiana Lakes Streams* 2 : 345-448.
- 1945b, Natural mortality among Indiana bluegill sunfish, *Ecology* 26 : 111-121.
- 1945c, A method of estimating minimum size limits for obtaining maximum yield, *Copeia* 1945(2) : 84-94.
- 1946, Production and utilization of fish populations, *Ecol. Monogr.* 16 : 373-391.
- 1948, Methods of estimating vital statistics of fish populations, *Indiana Univ. Publ. Sci. Ser.* 15 : 101 p.

1949a, Mortality rates in some little-exploited populations of freshwater fishes, *Trans. Am. Fish. Soc.* 77 : 114-128.

1949b, Effects of removal of fins on the growth and survival of spiny-rayed fishes, *J. Wildl. Manage.* 13 : 29-40.

1954, Stock and recruitment, *J. Fish. Res. Board Can.* 11 : 559-623.

1955a, Fish and fishing in Spear Lake, Indiana, *Invest. Indiana Lakes Streams* 4 : 117-161.

1955b, Revue des livres de : D. Lack, The natural regulation of animal numbers; et H.G. Andrewartha et L.C. Birch, The distribution and abundance of animals. *J. Wildl. Manage.* 19 : 487-489.

1958a, Handbook of computations for biological statistics of fish populations, *Bull. Fish. Res. Board Can.* 119 : 300 p.

1958b, Maximum sustained yields from fluctuating environments and mixed stocks, *J. Fish. Res. Board Can.* 15 : 991-1006.

1958c, Production, reproduction and yield, *Verh. Int. Verein. Limnol.* 13 : 84-100.

1962, Regulation of the abundance of pink salmon populations, p. 155-201. In N.J. Wilimovsky [éd.] *Symposium on pink salmon*. H.R. McMillan Lectures in Fisheries, Univ. British Columbia, Vancouver, B. C.

1963, Big effects from small causes : two examples from fish population dynamics, *J. Fish. Res. Board Can.* 20 : 257-264.

1968, Background information and theory related to management of the Skeena sockeye salmon, *Fish. Res. Board Can. MS Rep.* 961 : 38 p.

1969a, Effects of size-selective mortality and sampling bias on estimates of growth, mortality, production, and yield, *J. Fish. Res. Board Can.* 26 : 479-541.

1969b, Food from the sea, p. 87-108. In *Resources and man, the Report of the Committee on Resources and Man to the U.S. National Academy of Sciences*. W.H. Freeman and Co., San Francisco, 259 p.

1970, Biostatisticheskii metod A.N. Derzhavina, [Méthode biostatistique de A.N. Derzhavin.], *Rybn. Khoz.* 46(10) : 6-9; 46(11) : 5-7.

1971a [éd.], *Methods for assessment of fish production in freshwaters*, IBP Handbook No. 3. 2^e éd., Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh, 348 p.

1971b, Derzhavin's biostatistical method of population analysis, *J. Fish. Res. Board Can.* 28 : 1666-1672.

1971c, Sopostavlenie dvukh krivyykh vosproizvodstva. (Comparison of two reproduction curves.), *Rybn. Khoz.* 47(3) : 16-21, 47(4) : 10-13.

1972, Hereditary and environmental factors affecting certain salmonid populations, p. 27-160. In *The stock concept in Pacific salmon*, MacMillan Lectures in Fisheries, Univ. British Columbia, Vancouver, B.C. 231 p.

1973a, Linear regressions in fishery research, *J. Fish. Res. Board Can.* 30 : 409-434.

1973b, Two mechanisms that make it impossible to maintain peak-period yields from stocks of Pacific salmon and other fishes, *J. Fish. Res. Board Can.* 30 : 1275-1286.

1973c, Critical statistics from two reproduction curves, *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 174 : 333-340.

RICKER, W.E. ET R.E. FOERSTER, 1948, Computation of fish production, *Bull. Bingham Oceanogr. Collect. Yale Univ.* 11 : 173-211.

RICKER, W.E. ET K.F. LAGLER, 1942, The growth of spiny-rayed fishes in Foots Pond, *Invest. Indiana Lakes Streams* 2 : 85-97.

RICKER, W.E. ET H.D. SMITH, 1975, A revised interpretation of the history of the Skeena River sockeye, *J. Fish. Res. Board Can.* 32 : 1369-1381.

RICKLEFS, R.E., 1967, A graphical method of fitting equations to growth curves, *Ecology* 48 : 978-983.

ROBSON, D.S., 1963, Maximum likelihood estimation of a sequence of annual survival rates from a capture-recapture series, *Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Spec. Publ.* 4 : 330-335.

ROBSON, D.S. ET D.G. CHAPMAN, 1961, Catch curves and mortality rates, *Trans. Am. Fish. Soc.* 90 : 181-189.

ROBSON, D.S. ET H.A. REGIER, 1964, Sample size in Petersen mark-recapture experiments, *Trans. Am. Fish. Soc.* 93 : 215-226.

ROLLEFSEN, G., 1935, The spawning zone in cod otoliths and prognosis of stock, *Fisheridir. Skr.* 4(11) : 3-10.

1953, The selectivity of different fishing gear used in Lofoten, *J. Cons. int. Explor. Mer* 19 : 191-194.

ROTHSCHILD, B.J., 1967, Competition for gear in a multiple-species fishery, *J. Cons. Int. Explor. Mer* 31 : 102-110.

ROUNSEFELL, G.A., 1949, Methods of estimating the runs and escapements of salmon, *Biometrics* 5 : 115-126.

1958, Factors causing decline in sockeye salmon of Karluk River, Alaska, *U.S. Fish Wildl. Serv. Fish. Bull.* 58(130) : 83-169.

- ROUNSEFELL, G.A. ET W.H. EVERHART, 1953, *Fishery science : Its methods and applications*, John Wiley and Sons, New York, N.Y. 444 p.
- ROUSSOW, G., 1957, Some considerations on sturgeon spawning periodicity in northern Quebec, *J. Fish. Res. Board Can.* 14 : 553-572.
- ROYCE W.F., 1972, *Introduction to the fishery sciences*, Academic Press, New York, N.Y. 351 p.
- RUSSELL, F.S., 1931, Some theoretical considerations on the "overfishing" problem, *J. Cons. Explor. Mer* 6 : 3-27.
- SATOW, T., 1955, A trial for the estimation of the fishing mortality of a migrating fish procession, *J. Shimonoséki Coll. Fish.* 4 : 159-166.
- SCHAEFER, M.B., 1951a, Estimation of the size of animal populations by marking experiments, *U.S. Fish Wildl. Serv. Fish Bull.* 52 : 189-203.
- 1951b, A study of the spawning populations of sockeye salmon in the Harrison River system, with special reference to the problem of enumeration by means of marked members, *Int. Pac. Salmon Fish. Comm. Bull.* 4 : 207 p.
- 1954, Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries, *Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Comm.* 1(2) : 27-56.
- 1955, The scientific basis for a conservation program, *Int. Tech. Conf. Conservation of the Living Resources of the Sea, Rome, April-May, 1955.* p. 14-55.
- 1957, A study of the dynamics of the fishery for yellowfin tuna in the eastern tropical Pacific Ocean, *Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull.* 2 : 247-268.
- SCHNABEL, Z.E., 1938, The estimation of the total fish population of a lake, *Am. Math. Mon.* 45 : 348-352.
- SCHUCK, H.A., 1949, Relationship of catch to changes in population size of New England haddock, *Biometrics* 5 : 213-231.
- SCHUMACHER, A., 1970, Bestimmung der fischereilichen Sterblichkeit beim Kabeljaubestand vor Westgrönland, *Ber. Dtsch. Komm. Meeresforsch.* 21(1-4) : 248-259. (Traduit de l'allemand par Fish. Res. Board Can. Transl. Ser. No. 1690, 1971)
- SCHUMACHER, F.X. ET R.W. ESCHMEYER, 1943, The estimate of fish population in lakes or ponds, *J. Tenn. Acad. Sci.* 18 : 228-249.
- SCOTT, D.C., 1949, A study of a stream population of rock bass, *Invest. Indiana Lakes Streams* 3 : 169-234.
- SEBER, G.A.F., 1962, The multi-sample single recapture census, *Biometrika* 49 : 339-350.
- 1965, A note on the multiple-recapture census, *Biometrika* 52 : 249-259.
- 1972, Estimating time-specific survival and reporting rates for adult birds from band returns, *Biometrika* 57 : 313-318.
- 1973, *The estimation of animal abundance*, Hafner Press, New York, N.Y. 506 p.
- SHIBATA, T., 1941, *Investigations on the present state of trawl fisheries of the South China Sea*, Tokyo. 75 p., (En Japonais)
- SILLIMAN, R.P., 1943, Studies on the Pacific pilchard or sardine (*Sardinops caerulea*), 5, A method of computing mortalities and replacements, *U.S. Fish Wildl. Serv. Spec. Sci. Rep.* 24 : 10 p.
- 1945, Determination of mortality rates from length frequencies of the pilchard or sardine (*Sardinops caerulea*), *Copeia* 1945(4) : 191-196.
- 1966, Estimates of yield for Pacific skipjack and bigeye tunas, *Proc. Governor's Conf. Central Pacific Fishery Resources, Honolulu, Hawaii*, p. 243-249.
- 1967, Analog computer models of fish populations, *Fish. Bull. (Washington, D.C.)* 66 : 31-46.
- 1969, Analog computer simulation and catch forecasting in commercially fished populations, *Trans. Am. Fish. Soc.* 98 : 560-569.
- 1971, Advantages and limitations of "simple" fishery models in light of laboratory experiments, *J. Fish. Res. Board Can.* 28 : 1211-1214.
- SMITH, G.G.M., 1940, Factors limiting distribution and size in the starfish, *J. Fish. Res. Board Can.* 5 : 84-103.
- SNEDECOR, G.W., 1946, *Statistical methods*, 4^e éd., Iowa State College Press, Ames, Iowa. 485 p.
- SOLOMON, M.E., 1957, Dynamics of insect populations, *Annu. Rev. Entomol.* 2 : 121-142.
- STEVENSON, J.A. ET L.M. DICKIE, 1954, Annual growth rings and rate of growth of the giant scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin) in the Digby area of the Bay of Fundy, *J. Fish. Res. Board Can.* 11 : 660-671.
- SUND, O., 1911, Undersøkelser over brislingen i norske farvand vaesentlig paa grundlag av "Michael Sar's" togt 1908, *Aarsberetning Vedkommende Norges Fiskerei* (1910) 3 : 357-410. [Passages-clés traduits par Ricker 1969a, append.]
- TANAKA, S., 1953, Precision of age-composition of fish estimated by double sampling method using the length for stratification, *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 19 : 657-670.

- 1954, The effect of restriction of fishing effort on the yield, *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 20 : 599-603.
- 1956, A method of analyzing the polymodal frequency distribution and its application to the length distribution of porgy, *Taius tumifrons* (T.&S.). *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* 14 : 1-12. (En japonais, résumé anglais)
- TAYLOR, C.C., 1962, Growth equations with metabolic parameters, *J. Cons. int. Explor. Mer* 27 : 270-286.
- TEMPLEMAN, W. ET A.M. FLEMING, 1953, Long-term changes in hydrographic conditions and corresponding changes in the abundance of marine animals, *Int. Comm. Northwest Atl. Fish.* 3 : 79-86.
- TERESHCHENKO, K.K., 1917, The bream (*Abramis brama* L.) of the Caspian-Volga region, its fishery and biology, *Tr. Astrakhanskoi Ikhtologicheskoi Laboratorii*, 4(2) : 1-159. (En russe)
- TESCH, F.W., 1971, Age and growth, p. 98-130. In W. E. Ricker [éd.] *Methods for assessment of fish production in fresh waters*, *Int. Biol. Program, Handbook 3*, 2^e éd., Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh.
- TESTER, A.L., 1937, The length and age composition of the herring (*Clupea pallasii*) in the coastal waters of British Columbia, *J. Biol. Board Can.* 3 : 145-168.
- 1953, Theoretical yields at various rates of natural and fishing mortality in stabilized fisheries, *Trans. Am. Fish. Soc.* 82 : 115-122.
- 1955, Estimation of recruitment and natural mortality rate from age composition and catch data in British Columbia herring populations, *J. Fish. Res. Board Can.* 12 : 649-681.
- THOMPSON, W.R., 1950, The effects of fishing on stocks of halibut in the Pacific, *Fisheries Research Institute, Univ. Wash., Seattle, Wash.* 60 p.
- THOMPSON, W.F. ET F.H. BELL, 1934, Biological statistics of the Pacific halibut fishery, 2. Effect of changes in intensity upon total yield and yield per unit of gear, *Rep. Int. Fish. (Pacific Halibut) Comm.* 8 : 49 p.
- THOMPSON, W.F., H.A. DUNLOP ET F.H. BELL, 1931, Biological statistics of the Pacific halibut fishery, 1. Changes in yield of a standardized unit of gear, *Rep. Int. Fish. (Pacific Halibut) Comm.* 6 : 108 p.
- THOMPSON, W.F. ET W.C. HERRINGTON, 1930, Life history of the Pacific halibut, 1. Marking experiments, *Rep. Int. Fish. (Pacific Halibut) Comm.* 2 : 137 p.
- TOMLINSON, P.K., 1970, A generalization of the Murphy catch equation, *J. Fish. Res. Board Can.* 27 : 821-825.
- TUTTLE, L. ET J. SATTERLY, 1925, *The theory of measurements*, Longmans Green, London, 255 p.
- UNDERHILL, A.H., 1940, Estimation of a breeding population of chub suckers, *Trans. N. Am. Wildl. Conf.* 5 : 251-255.
- VAN OOSTEN, J., 1929, Life history of the lake herring (*Leucichthys artedii* LeSueur) of Lake Huron, as revealed by its scales, with a critique of the scale method, *Bull. U.S. Bur. Fish.* 44 : 265-448.
- 1936, Logically justified deductions concerning the Great Lakes fisheries exploded by scientific research, *Trans. Am. Fish. Soc.* 65 : 71-75.
- VASNETSOV, V.V., 1953, Developmental stages of bony fishes, p. 207-217. In *Ocherki po Obshchim Voprosam Ikhtologii*. Akademiya Nauk Press, Moscow. (En russe)
- VOEVODIN, I.N., 1938, On the problem of estimating the supply of zanders in the North Caspian, *Tr. Pervoi Vsekaspiiskoi Nauchnoi Rybokhozyaistvennoi Konferentsii* 2 : 3-12. (En russe)
- WALFORD, L.A., 1946, A new graphic method of describing the growth of animals, *Biol. Bull.* 90(2) : 141-147.
- 1958, *Living resources of the sea : opportunities for research and expansion*, Ronald Press, New York, N.Y. 321 p.
- WALLACE, W., 1915, Report on the age, growth and sexual maturity of the plaice in certain parts of the North Sea, *U.K. Board Agric. Fish., Fish. Invest. Ser.* 2, 2(2) : 79 pp.
- WALTERS, C.J., 1969, A generalized computer simulation model for fish population studies, *Trans. Am. Fish. Soc.* 98 : 505-512.
- WATKIN, E.E., 1927, Investigations of Cardigan Bay herring, *Univ. Coll. Wales, (Aberystwyth), Rep. Mar. Freshwater Invest.* 2.
- WATT, K.E.F., 1956, The choice and solution of mathematical models for predicting and maximizing the yield of a fishery, *J. Fish. Res. Board Can.* 13 : 613-645.
- WEATHERLEY, A.H., 1972, *Growth and ecology of fish populations*, Academic Press, London and New York, 293 p.
- WIDRIG, T.M., 1954a, Definitions and derivations of various common measures of mortality rates relevant to population dynamics of fishes, *Copeia* 1954 : 29-32.
- 1954b, Method of estimating fish populations with application to Pacific sardine, *U.S. Fish Wildl. Serv. Fish. Bull.* 56 : 141-166.

- WILIMOVSKY, N.J. ET E.C. WICKLUND, 1963, *Tables of the incomplete beta function for the calculation of fish population yield*, Univ. British Columbia, Vancouver, B.C. 291 p.
- WINBERG, G.G., 1956, *Rate of metabolism and food requirements of fishes*, Nauchnye Trudy Belorusskogo Gosudarstvennogo Universiteta, Minsk. 253 p. (Traduit du russe par Fish. Res. Board Can. Transl. Ser. No. 194, 1960)
- WOHLSCHLAG, D.E., 1954, Mortality rates of whitefish in an arctic lake, *Ecology* 35 : 388-396.
- WOHLSCHLAG, D.E. ET C.A. WOODHULL, 1953, The fish population of Salt Springs Valley Reservoir, Calaveras County, California, *Calif. Fish Game* 39 : 5-44.
- YAMANAKA, I., 1954, The effect of size restriction on its yield (I), *Annu. Rep. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab.* 1954 (1) : 119-126. (En japonais)
- YOSHIHARA, T., 1951, On the fitting, the summation and an application of the logistic curve, *J. Tokyo Univ. Fish.* 38 : 181-195.
- 1952, On Baranov's paper, *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 17 : 363-366.
- ZASOSOV, A., 1971, *Notes to the third volume of F. I. Baranov's Collected Works*, p. 268-302. Pishchevaya Promyshlennost Press, Moscow. (En russe)
- ZIPPIN, C., 1956, An evaluation of the removal method of estimating animal populations, *Biometrics* 12 : 163-189.

INDEX

A

- Aass, P.
 âge des ciscos 76
- Abondance (d'une population) 16, 18, 20, 342
 diminution exponentielle 14
 effet sur recrutement 301
- Achigan à grande bouche (*Micropterus salmoides*)
 estimations de population 107
 régénération des nageoires 98
 vulnérabilité aux filets-trappes 78
- Achigan à petite bouche (*Micropterus dolomieu*)
 estimations de population à partir du déclin de C/f 166, 169
 vulnérabilité et taille 79
- Adams, L.
 limites de confiance 28, 86
- Âge 2
 changement de taux de mortalité avec l' 48
 codé 32, 33
 d'arrivée sur les lieux de pêche 47
 de maturité dans les estimations de Murphy 215
 détermination de l' 75
 histogrammes de fréquence d' 77
 moyen 35
 variation de vulnérabilité avec l' 46
- Âge, composition par
 changement résultant de l'augmentation de la pêche 279
 dans la détermination du stock utilisé 195
 dans l'estimation du taux de pêche de générations en voie de recrutement 155
 dans l'estimation du taux de survie 31 (chapitre 2), 43
 échantillonnage stratifié dans la détermination de l' 72
- Âge de maturité différent chez les deux sexes 215
- Aiglefin (*Melanogrammus aeglefinus*)
 diagramme des contours de rendement 273
 méthode de Gulland 354
- Albacore à nageoires jaunes (*Thunnus albacares*)
 production excédentaire 350
- Allen, K.R.
 description mathématique de la croissance en poids 248, 249
 limites de taille et limites des nombres capturés 254
 croissance initiale des poissons 237
 programmes machine 192, 209, 222, 243, 246, 249
 recrutement 287
 statistiques biologiques 191
 taille minimale 284
- Allen, méthode de calcul de la meilleure taille minimale d'après 284

- Allen, méthode de calcul des statistiques biologiques d'après 191, 192
- Allen, méthode d'estimation du recrutement d'après 287
 effet de la saison de pêche 294
 effet de la sous-estimation de l'âge de plein recrutement 293
 effet d'un changement de taux de pêche 290
 effet d'une différence de taux de mortalité naturelle entre pelotons 290
 illustration 288
- Alose (*Alosa sapidissima*)
 survie 70
- Amélioration des rendements (voir Mise en valeur, stratégie de)
- Anchois du Pérou (*Engraulis ringens*) 210
- Andreev, N. N.
 sélectivité des filets maillants 78
- Anticompensation
 dans la croissance 250
 dans la mortalité 318
- Aplin, J. A.
 erreurs dans les expériences d'étiquetage 124
- Appendices 361, 369, 371, 377
- Arrivée sur les lieux de pêche 47
- Asymptotique, longueur 237
- Augmentation (ou diminution) nette 2, 341
- Avant-propos xix

B

- Bailey, N. J. J.
 erreurs d'échantillonnage dans les recensements par échantillons 85
 estimation de Petersen ajustée 85
 estimation par triple capture 140
 recensement inverse par échantillons 82
 recensements ponctuels 82
 statistiques de population d'après marquage 141
- Bailey, méthode de 140
- Bajkov, A. D.
 fréquence d'âge du grand corégone 61
 méthode de Derzhavin appliquée au grand corégone 195
- Baleines (voir Rorquals)
- Bar d'Amérique (*Morone saxatilis*)
 rendement d'équilibre 255
 variation du recrutement 40
- Baranov, F. I.
 calcul du rendement d'équilibre 266, 269
 courbe de capture de plie 36
 courbes de capture établies d'après fréquence de longueur 65

- diagrammes de rendement 254
 effet de la pêche sur la structure par âge 280
 équation de capture 13, 208
 estimation de population 195
 illustration de la diminution exponentielle 14
 méthode d'entrées et sorties 333, 334
 modèles de courbes de capture 67
 origine de production excédentaire 333
 sélectivité des filets maillants 78
 structure de population idéale 14
 taux de survie d'après taille moyenne 251
- Baranov, méthode de
 de prévision du rendement d'après effort de
 pêche et capture par unité d'effort 333, 334
 d'estimation du rendement d'équilibre par re-
 crue 266
- Barbottes (*Ictalurus*)
 distribution des individus marqués 100
 mortalité naturelle 54, 78
 régénération des nageoires 98
- Bayliff, W. H.
 calcul du rendement 259
 pêcherie exploitant plusieurs stocks 114
- Bell, F. H.
 âge du flétan 68, 155
 calcul du rendement d'équilibre 254, 255
 changements temporaires de rendement 280
 description mathématique de la croissance 248
 diagrammes de rendement 254
 effort de pêche du flétan 21, 68
- Berst, A. H.
 sélectivité des filets maillants 78
- von Bertalanffy, L.
 loi de croissance 241
 représentation mathématique de la croissance
 238, 242
- Bertalanffy, courbe de croissance de 238
 adaptation 242
 adaptée aux statistiques des ciscos de lac 243
- Beverton, R. J. H.
 adaptation d'une courbe de Bertalanffy 242
 calcul des rendements d'équilibre 276
 changement de vulnérabilité en fonction de la
 taille 50
 courbe de recrutement 302, 313, 314, 315
 croissance de la plie 269
 diagrammes de rendement 254
 effort de pêche 20
 mouvements vers les lieux de pêche 47
 survie de la plie 43
 taux de pêche d'après capture et effort 183, 185
 taux de survie d'après taille moyenne 251
 variation de F en fonction de la taille 185
- Beverton-Holt, méthode de calcul du rendement
 d'équilibre 242, 243, 270
 associée à la méthode du stock utilisé 206
- Beverton-Holt, méthode d'estimation du taux de
 pêche de 183
- Beverton-Holt, modèle de, combinant recrute-
 ment et rendement par recrue 331
- Biais statistique dans les estimations de popula-
 tion 85, 146
- Biomasse 2
 changement sous un régime de pêche 279
 d'un stock de plies 316, 317
- Bishop, Y. M. M.
 méthode du stock utilisé 206
- Black, E. C.
 effets physiologiques de la manipulation des
 poissons 95
- Blaufelchen (*Coregonus wartmanni*)
 taux de mortalité dans le Bodensee 67
- Boiko, E. J.
 calculs biostatistiques 198
- Boiko, méthode de 198
- Braaten, D. O.
 estimations de population d'après succès de pê-
 che 163
- Brème (*Abramis brama*) 195
- Brett, J. R.
 utilisation de la nourriture par les poissons 334
- Brody, Samuel
 coefficient de croissance 8, 238
 représentation mathématique de la croissance
 236, 248
- Brody-Bertalanffy, relation âge-longueur de
 236, 270
- Buffalo (*Ictiobus*)
 distribution des sujets marqués 100
- Burd, A. C.
 analyse par cohortes des anchois 210

C

- Calculateur analogique 332
- Cannibalisme 302, 309
- Capture (*voir aussi* Capture d'équilibre; Rende-
 ment) 19, 177, 269
- Capture d'équilibre ou rendement par recrue (*voir
 aussi* Rendement maximal soutenu 3, 253 (cha-
 pitre 10)
 associée à l'effort de pêche 340
 associée au taux de pêche et à la courbe de
 recrutement 321
 associée au taux de pêche et à la taille minimale
 264, 270, 273, 278
 d'aiglefin 273
 de crapet arlequin 260, 265
 de morue 276
 de morue-lingue 279
 définition de Schaefer 345
 évolution vers 327
 méthode de Baranov 266, 269
 méthode de Beverton-Holt 270, 275

- méthode de Ricker 257, 260, 282
méthode de Thompson et Bell 254, 255
modèles autorégénérateurs 331, 332
pour diverses courbes de recrutement 321
- Capture par unité d'effort 2, 20, 39
dans la méthode de Beverton-Holt 183
dans l'estimation de la survie 39, 43
dans l'estimation de la survie et du taux de pêche 163, 166, 169
relation avec effort de pêche des années précédentes 354, 357
utilisation avec populations marquées 170
- Carlander, K. D.
caractère aléatoire des recensements par échantillons 100
croissance du cisco de lac 243, 249
croissance du doré jaune 240, 241
- Carpe (*Cyprinus carpio*)
distribution des sujets marqués 100
- Cassie, R. M.
« Changement de composition », méthode d'estimation du taux de pêche 213
détermination de l'âge 219
- Chapman, D. G.
biais statistique 81
courbe de croissance complexe 242
courbes de recrutement 302
erreurs d'échantillonnage dans les estimations de population 85
estimations de Petersen 85, 86
estimations de Petersen ajustées 85
estimations de populations stratifiées 112, 113
méthode par dichotomie 213
recensements inverses 83
recensements multiples 105, 107
recensements par échantillons 81
recensements ponctuels 82
recensements séquentiels 83
relations non paramétriques de recrutement 318
taux de survie 33
- Chatwin, B. M.
calcul des rendements d'équilibre 264
changement de vulnérabilité après étiquetage 96
vulnérabilité et taille 79
- Chevalier, J. R.
mortalité sélective du doré jaune 232
- Chitty, D.
recensements ponctuels 82
- Chugunov, N. L.
méthode du stock utilisé 198
- Chugunova, N. I.
détermination de l'âge 219
- Cisco (*Coregonus albula*)
détermination de l'âge 76
- Cisco de lac (*Coregonus artedii*)
droite de Walford adaptée aux statistiques de longueur du 243
droite de Walford adaptée aux statistiques de poids du 249
longueurs calculées à des âges successifs 236
- Clark, Frances N.
erreurs dans les expériences d'étiquetage 124
estimation de l'efficacité de pêche 132
statistiques biologiques des sardines de Californie 183
- Clark, coefficient de condition de 226
- Classe d'âge 2, 43, 221
- Classification des populations de poissons 11
- Clayden, A. D.
calcul des rendements de morue franche 255
- Clés âge-longueur 222
- Clopper, J. C.
limites de confiance 28, 86
- Coefficient de diminution 6
- Coefficient de mortalité 5
- Coefficient de pêche 6
- Coefficients « b » 224, 227
- Coefficients de parcours 300
- Cohortes, analyse par (*voir aussi* Estimations séquentielles) 208
- Compensation
dans la croissance 250
dans la mortalité 301, 318
- Comportement
des poissons marqués ou étiquetés 95
- Composition par âge (*voir* Âge, composition par)
- Concurrence
entre engins de pêche 24
entre espèces 25
intraspécifique 301
- Condition, coefficients de 225, 226
- Cooper, G. P.
croissance compensatoire 250
variation de taille dans les recensements par échantillons 101
- Cormack, R. M.
recensements par échantillons 81
- Corrélations (*voir aussi* Régression, lignes de)
295
exploratoire 297
multiple 299
signification des 298
- Courbe de croissance de Gompertz 249, 332
- Courbe de recrutement parabolique (*voir aussi* Graham, modèle de production excédentaire) d'après méthode de Schaefer 350
- Courbe logistique
de croissance de population 334
tracé 339
- Courbes de capture 2, 36
dans l'estimation du taux de survie 31 (chapitre 2)
de crapet arlequin 37

- d'esturgeon 71
 de flétan 68
 de grand corégone 61
 de hareng 52
 de morue 60
 de plie 36
 de poissons anadromes 70
 de sardine 37
 de touladi 64
 établies d'après fréquences de longueur 65, 68
 modèles de 41, 49, 50, 57, 67
- Courbes de recrutement de Ricker 303, 305, 308, 325, 329
- Cox, E. L.
 recensements ponctuels 82
- Craig, C. C.
 estimations de population d'après marquage 140
- Crapet arlequin (*Lepomis macrochirus*)
 courbe de capture 37, 38
 droite de Walford 240
 effets de l'étiquetage 93
 estimation de Petersen 91, 101
 rendement d'équilibre 260
 sélectivité des filets-trappes 78
 taux de survie 54, 136, 139, 151
- Crapet de roche (*Ambloplites rupestris*) 53, 78, 241
- Crapets (*Lepomis*) (voir aussi Crapet arlequin)
 estimation de Schnabel 107
 recensements par échantillons 101, 107
 régénération des nageoires 98
 vulnérabilité à la capture par trappes 101
- Creaser, C.H.
 détermination de l'âge 219
- Crevettes
 croissance 246
- Croissance 18, 27, 219 (chapitre 9)
 anticompensatoire 250
 compensatoire 250
 courbe logistique de population 336
 des poissons âgés, par extrapolation 245
 du cisco de lac 236, 244
 en poids 227, 248
 isométrique et allométrique 225
 mode de calcul 233
 stades (« stanzas ») 223
 taux de croissance de la population 233, 236
 taux réel de croissance 234, 236
 types de 223
- Cucin, D.
 sélectivité des filets maillants 78
- Cushing, D. H.
 recrutement 302
- D**
- Dahl, K.
 estimation de Petersen appliquée à la truite 87
 recensements par échantillons 81
- Damas, D.
 détermination de l'âge 219
- Dannevig, G.
 changement de vulnérabilité après étiquetage 95
- Darroch, J. N.
 estimation de population d'après marquage 140
- Davidson, F. A.
 absence de nageoires 98
 coefficients de parcours 300
- Davis, D. H. S.
 estimation de population d'après changements de C/f 163
- Davis, W. S.
 limites de confiance 86
- Deason, H. J.
 phénomène de Lee 233
- Débit (écoulement)
 en rapport avec la production de saumon 300
- Définitions (voir aussi Symboles) 2
- DeLury, D. B.
 estimation de population d'après changements de C/f 163
 intervalles de confiance 29
 intervalles de confiance dans les estimations de Leslie 165
 méthode d'estimation de population 168, 169
 méthode fondée sur le succès de pêche avec données incomplètes sur l'effort 174
 méthode fondée sur le succès de pêche avec poissons marqués 170
 pertes et gains dans le stock 110
 plusieurs sortes d'efforts de pêche 174
 recensements multiples 105, 106
 recensements par échantillons 81
- DeLury, méthode de 168, 169
- Derzhavin, A. N.
 distribution des âges de l'esturgeon 71
 méthode biostatistique 61, 195
 périodicité de la fraie chez l'esturgeon 71, 219
 stock utilisé d'esturgeons 195
- Derzhavin, méthode biostatistique de 195, 198
- Dichotomie, méthode d'estimation du taux de pêche 213
- Dickie, L. M.
 corrélations exploratoires 297
 croissance des pétoncles 241
 droite de Walford appliquée au poids 248
 estimations d'après C/f avec données partielles sur l'effort 174, 175
 relation de croissance 240
- Disponibilité (dans l'acceptation de Marr) 3
- Disponibilité (voir Capture par unité d'effort)
- Distribution des fréquences de longueur 233
- Doan, K. H.
 effort de pêche, lac Winnipegosis 62

- Doi, T.
effets de l'environnement 295
utilisation du calculateur analogique 332
- Dolly Varden (*Salvelinus malma*) 78
- Doré jaune (*Stizostedion vitreum*) 78
droite de Walford 240
mortalité sélective 232
- Doré noir (*Stizostedion canadense*) 53
- Dowdeswell, W. H.
recensements ponctuels 82
statistiques de population d'après marquage 140
- Dunlop, H. A.
âge du flétan 68, 126, 155
effort de pêche 21

E

- Échantillonnage
pour composition par âge 72, 221
variabilité ou erreur d' 28
- Échantillonnage sélectif 233
- Échantillonnage stratifié 72
- Edser, T.
courbe de capture de plie 36
critique du modèle de Baranov 334
- Effets temporaires d'un changement de taux de pêche 282
- Efficacité de pêche 3, 132
- Effort de pêche 3, 20, 54
appliqué au crapet arlequin 260
appliqué au flétan 346
appliqué au grand corégone 62
appliqué au touladi 63
comparaison avec capture dans l'estimation du taux d'exploitation 177, 180, 183, 186
effets de données incomplètes sur les calculs 189
effort cumulatif dans les estimations de population 168
égalisation de l'effort (méthode de Sette) 180
niveaux d'équilibre dans la méthode de Graham 337, 339
plus d'une sorte d', dans les estimations de population 174, 188
relation avec C/f dans le calcul des rendements d'équilibre 354
relation avec production excédentaire 340
relevés incomplets de l' 20
utilisé avec production excédentaire dans la courbe de Graham 345
utilisé avec taux de survie dans l'estimation du taux de pêche 180, 181
utilisé dans l'estimation de la survie 150
- Effort de pêche réel 3
- Elster, H. J.
taux de survie d'après distribution des longueurs 66

- Émigration 110, 170, 172
- Engins de pêche
concurrence entre 24
efficacité des 21
sélectivité des 78
types d' 21
- Entrées-sorties, méthode des 333 (chapitre 13)
- « Épreuve » pour la nourriture, etc. 317
- Erreurs systématiques 29
dans les estimations de population à partir du succès de pêche 169
dans les recensements de Petersen 88
dans les recensements de Schnabel 109
de types A à C dans les recensements par échantillons 123-129
- Eschmeyer, R. W.
caractère aléatoire des recensements par échantillons 100
recensements multiples 105, 106
- Estimations séquentielles
de l'anchois du Pérou 210
du flétan, d'après composition par âge 159
du flétan, d'après retours d'étiquettes 155
du taux de pêche par âge 158
quand la pêche précède la mortalité naturelle 213
- Esturgeons (*Acipenser*) 71
analyse biostatistique 196
composition par âge 197
stock utilisé 196
- Étiquetage (*voir* Marquage et étiquetage)
- Étiquettes (*voir* Marques et étiquettes)
- Everhart, W. H.
croissance du solen droit 241
détermination de l'âge 219
représentation mathématique de la croissance 239
- Exploitation, « mécanismes » d' 326, 329
- Exploitation, rapport d' 4, 284

F

- Fabens, A. J.
équation de croissance de Brody 237
- Facteurs de conversion des longueurs 226
- Filets maillants 60, 62, 78, 95
- Fisher, R. A.
combinaison de probabilités utilisant χ^2 298
« Fishing-up effect » (*voir* Pêche en expansion, effet de)
- Flétan (*Hippoglossus stenolepis*)
calculs de production excédentaire 344, 345, 348, 349, 353, 357, 358
comparaison des statistiques biologiques 358
courbe de capture 68
pourcentage des jeunes poissons sur les lieux de pêche 160

rendements d'équilibre 254, 255
 statistiques de capture et d'effort 346
 taux de pêche du, avec erreur de type B 126
 taux de pêche d'après statistiques d'effort 152
 taux de pêche durant le recrutement 155

Fletcher, I. R.
 courbes de croissance 249

Foerster, R. E.
 absence de nageoires 98
 calculs de production 259
 distribution saisonnière de la croissance et de la mortalité 19
 effet de l'ablation des nageoires 93

Fonctions exponentielles 361

Ford, E.
 coefficient de croissance 7, 239
 croissance compensatoire 250
 croissance du hareng 240
 équation de croissance 239

Ford, E. B.
 recensements ponctuels 82
 statistiques de population d'après marquage 140

Ford-Walford, relation de 240

Forrester, C. R.
 droite de Walford 246

Fox, W. W.
 modèle exponentiel de Gulland-Fox 356

Fraser, J. M.
 statistiques biologiques d'après retours d'éti-
 quettes et stocks utilisés 204
 vulnérabilité et taille 79

Fraser, méthode de 204

Fredin, R. A.
 caractère aléatoire des recensements
 par échantillons 100
 survie de l'aloise 70

Fridrikson, A.
 échantillonnage stratifié des âges 72

Fry, F. E. J.
 capture et effort de pêche du touladi 64
 fréquence d'âge du touladi 64
 méthode du stock utilisé 195, 203
 sélectivité des filets maillants 78
 vulnérabilité et taille 79

Fulton, T. W.
 coefficient de condition 225

G

Gales, L. E.
 calcul de rendement 259, 274
 courbe de croissance complexe 242
 effet des coefficients « b » sur les estimations
 de rendement 275
 relations de recrutement complexes 318

Gardon (*Leuciscus rutilus caspicus*)
 calcul des rendements d'après Baranov 334

Garrod, D. J.
 courbe de recrutement de la morue 308
 statistiques biologiques de la morue 187

Garwood, D. J.
 limites de confiance 28

Gerking, S. D.
 caractère aléatoire des recensements par échan-
 tillons 91
 phénomène de Lee 232
 recensements des poissons de rivières 99
 recensements multiples de crapets à oreilles
 rouges 107

Gestion des pêches xx
 en relation avec effet de pêche en expansion
 282
 en relation avec types de courbes de recrute-
 ment 326, 331
 exploitant des stocks mixtes 327
 mise en valeur des stocks 331

Gilbert, C. H.
 croissance compensatoire 250

Gilbert, R. O.
 biais statistique 146
 estimation de population de Seber-Jolly 101

Glossaire 2

Goodman, L. A.
 estimations de population d'après marquage
 140

Graham, M.
 calcul de production excédentaire 334
 calcul de rendement d'équilibre 270
 détermination de l'âge 219
 estimation de l'efficacité de pêche 132
 relation poids-longueur 227
 survie d'après C/f 43
 survie d'après expériences de marquage 125

Graham, modèle de production excédentaire
 334, 337, 339, 344, 345, 357

Grand brochet (*esox lucius*)
 âge du 219

Grand corégone (*Coregonus clupeaformis*)
 mortalité naturelle 54
 rendement d'équilibre 254
 sélectivité des filets 78
 survie dans le lac Winnipegosis 61
 vulnérabilité et taille 78

Graunt, J.
 recensements par échantillons 81

Gulland, J. A.
 C/f , indice d'abondance 24
 concurrence interspécifique 25
 distribution non aléatoire du stock 22
 échantillonnage stratifié 73
 effort de pêche 20
 méthode de Tester-Gulland 206
 représentation mathématique de la croissance
 239
 sélectivité des filets maillants 78
 survie d'après C/f 43, 44

- symboles 7
 taux de survie 31
 variation de la vulnérabilité 23
- Gulland, méthode de : relation entre capture par unité d'effort et effort des années antérieures 354
- H**
- Halliday, R. G.
 calcul de rendement de la morue 276-278
- Hamersley, J. M.
 estimations de populations par triple capture 140
- Hamley, J. M.
 sélectivité des filets 78
- Harding, J. P.
 détermination de l'âge 219
 sélectivité des filets maillants 78
- Hareng (*Clupea*)
 droites de Walford 240
 relation poids-longueur 228
 sélectivité des filets 78
 structure par âge 286
 taux de survie d'après courbes de capture 51
 variation du recrutement 40
- Harris, J. G. K.
 recrutement 302
- Hart, J. L.
 taux de survie d'après distribution des longueurs 66
- Hasselblad, V.
 détermination de l'âge 219
- Hatanaka, M.
 estimation de population d'après changement de C/f 163
- Hayes, F. R.
 croissance initiale des poissons 236
- Hayne, D. W.
 méthode de Leslie d'estimation de population 165
- Hederström, Hans
 croissance du grand brochet 219
- Heincke, F.
 courbe de capture de plie 36
 courbe de capture fondée sur fréquences de longueur 65
 détermination de l'âge 219
 survie de la plie 32
- Helland-Hansen, B.
 C/f , indice d'abondance 24
- Henry, K. A.
 capture de saumon keta et débit d'eau 300
 corrélations exploratoires 297
 statistiques du saumon keta dans la baie Tillamook 300, 311
- Herrington, W. C.
 estimation de la survie d'après retours d'étiquettes 119
- estimation de l'efficacité de pêche 121
 expériences d'étiquetage du flétan 126, 152, 153
 fréquence des tailles du flétan 68
 statistiques de population de flétans 152
 survie du flétan 69
- Hickling, C. F.
 division des recaptures 119
 survie de la plie d'après étiquetage 117
 vulnérabilité et taille 79
- Hile, R. O.
 âge et taille du cisco de lac 235, 237
 corrélations exploratoires 297
 courbes de croissance 235
 croissance compensatoire 250
 croissance du crapet de roche 241
 phénomène de Lee 233
- Hiner, L. E.
 croissance du doré jaune 240
- Hjort, J.
 âge du hareng 286
 croissance du hareng 240
 méthode fondée sur le succès de pêche 163
 recrutement variable 40
- Hodgson, W. C.
 croissance compensatoire 250
 sélectivité des filets 78
- Hoffbauer, C.
 détermination de l'âge 219
- Holland, G. A.
 croissance des poissons étiquetés 219
- Holt, S. J. (*voir aussi* Beverton-Holt, méthode de)
 calcul des rendements d'équilibre 270, 276
 changement de vulnérabilité en fonction de la taille 50
 courbes de recrutement 302, 313, 314
 sélectivité des filets maillants 78
 taux de pêche d'après capture et effort 183, 185
 taux de survie d'après taille moyenne 251
 variation de F en fonction de la taille 185
- Hourston, A. S.
 rendements de stocks mixtes 327
- Howard, G. V.
 recensement de poissons anadromes 100
- Hubbs, C. L.
 croissance compensatoire 250
- Huntsman, A. G.
 effet de la pêche sur la structure par âge 280
- Hutchinson, S. J.
 coefficient de parcours 300
- Hylen, A.
 survie des rorquals 32
- I**
- Immigration 110, 170, 172
 Intensité de mortalité par pêche et naturelle 6

Intensité de pêche 3
Intensité mécanique de pêche 3
Introduction 1 (chapitre 1)
Ishida, T.
sélectivité des filets maillants 78

J

Jackson, C. H. N.
caractère aléatoire des recensements par échantillons 99
correction en cas de récupération incomplète des étiquettes 125
recensements par échantillons 81
recensements ponctuels 82, 140
Jahn, G.
méthode fondée sur le succès de pêche 163
Janssen, J. F.
erreurs dans les expériences d'étiquetage 124
estimation de l'efficacité de pêche 132
Jensen, A. J. C.
courbes de capture 38, 39, 53
estimation de la survie d'après C/f 43
Jolly, G. M.
estimation de population d'après marquage 140, 144
Jones, R.
calcul du rendement d'équilibre 270, 277
effet de la mortalité sélective sur la distribution des longueurs 233
équation de rendement d'équilibre 274
estimations séquentielles du taux de pêche 208
moyennes arithmétique et géométrique 296
recrutement 302
taux de survie 31
Jonsgård, A.
survie des rorquals 33
Juday, C.
recensements de Schnabel 105
Junge, C. O.
estimations de populations stratifiées 112, 113
pêcherie exploitant plusieurs stocks 114

K

Kawasaki, T.
estimation de population d'après changement de C/f 163
Kennedy, W. A.
changement de mortalité naturelle en fonction de l'âge 275
mémoire des captures antérieures de C/f 282
mortalité naturelle du grand corégone et du touladi 53
saturation des engins de pêche 21

Ketchen, K. S.
concurrence interspécifique 25
corrélations exploratoires 297
droite de Walford 246
échantillonnage stratifié de l'âge
estimation de Petersen des limandes soles
immigration et émigration 172
Killick, S. R.
comportement des saumons après étiquetage 96
populations stratifiées 113
Knight, W.
approximation de la relation de Brody-Bertalanffy 243
croissance asymptotique 243
équation de croissance 238
Krumholz, L. A.
recensements par échantillons 102

L

Lagler, K. F.
caractère aléatoire des recensements par échantillons 99, 100
recensement de Schnabel 110
variation de taille dans les recensements par échantillons 101
Larkin, P. A.
rendement dans des environnements changeants 312
rendements de stocks mixtes 327
Lassen, H.
analyse par cohortes 212
Latta, W. C.
sélectivité des filets-trappes 78, 79
LeCren, E. D.
détermination de l'âge 219
Lee, Rosa 232, 233
Lee, phénomène de 232
effet sur les courbes de croissance 233
Leslie, P. H.
estimation de Petersen 83
estimation de population d'après changement de C/f 163
recensements ponctuels 82
statistiques de population d'après marquage 140
Leslie, méthode de 164
avec données partielles sur l'effort de pêche 174
avec populations marquées 170
Lewis, W. M.
caractère aléatoire des recensements par échantillons 100
Li, C.C.
coefficients de parcours 300

Lieux de pêche
 âge d'arrivée sur 47
 présence de jeunes poissons sur 160

Limande sole (*Parophrys vetulus*)
 composition par âge 74
 estimation de Petersen 103
 estimation de l'immigration et de l'émigration de la 172
 taux de croissance d'après retours d'étiquettes 247

Limites de confiance 28
 des distributions de Poisson 369

Limites de taille (voir Taille minimale)

Lincoln, F. C.
 recensements par échantillons (indice de Lincoln) 81

Lindner, M. J.
 droite de Walford appliquée aux crevettes 246
 représentation mathématique de la croissance 239

Longueur, mesure de 226

Longueur à la fourche 226

Longueur de Smitt 226

Longueur médiane 226

Loteries 105

M

Maier, H. N.
 détermination de l'âge 219

Manzer
 droite de Walford appliquée à la limande sole 247

Manzer et Taylor, méthode de 246

Mariganes (*Pomoxis*)
 estimation de Schnabel 110
 mortalité naturelle 54
 régénération des nageoires 98

Marquage et étiquetage
 continu 120, 143
 durant la saison de pêche 120, 138, 139, 154
 effets sur la mortalité 93
 effets sur la vulnérabilité 95
 estimation de l'immigration et de l'émigration 172
 précédant la saison de pêche 115, 117, 125, 135
 séries de marquages 137

Marquage et recapture, méthode par (voir aussi Petersen, méthode de) 81

Marques et étiquettes
 distribution non aléatoire des 99
 perte de 97

Marr, J. C.
 disponibilité 22
 statistiques biologiques des sardines de Californie 183

McCombie, A. M.
 sélectivité des filets maillants 78

McCraken, F. D.
 droite de Walford appliquée au poids 248

McMillin, H. C.
 croissance des solens droits 241
 « Mécanismes » d'exploitation 326, 329

Meehan, O. L.
 régénération des nageoires 98

Meilleure taille minimale
 d'après méthode de Allen 284
 d'après méthode de Beverton-Holt 270, 278
 d'après méthode de Ricker 257, 261, 264
 « Mêlée » pour la nourriture, etc. 317

Merriman, D.
 recrutement variable 40

Mesures 226

Méthode biostatistique de Derzhavin 195

Méthode dichotomique d'estimation du taux de pêche (voir Dichotomie)

Meuniers (*Catostomus*) 79

Migration
 effet sur les estimations de population 103

Miller, R. B.
 densité et taux de croissance de la population 253

Milne, R. B.
 corrections des tendances du recrutement 297

Mise en valeur, stratégie de 331

Modèle de production généralisé 351

Modèle exponentiel de Gulland-Fox 355

Monastyrsky, G. N.
 critique du modèle de Baranov 334
 détermination des âges de maturité 219
 méthode du stock utilisé 198

Moran, P. A. P.
 méthode de Leslie d'estimation de population 165
 oscillations périodiques des populations 324
 statistiques de population d'après marquage 140

Mortalité (voir aussi Taux de survie)
 anticompensatoire 317
 compensatoire 301, 318
 dépendante de la densité 301, 318
 due à la pêche (voir Taux d'exploitation, Taux de pêche)
 indépendante de la densité 318
 naturelle (voir Mortalité naturelle)
 sélective, selon taille ou âge 232
 taux de (voir Taux de mortalité)

Mortalité, taux de (voir Taux de mortalité)

Mortalité due à la pêche (voir Taux d'exploitation, Taux de pêche)

Mortalité naturelle
 du crapet arlequin 260
 effet des différences de, dans la méthode de

recrutement de Allen 290
effet sur le rendement de la p \dot{u} le 269
par rapport à l'importance du stock 343
taux (*voir* Taux de mortalité naturelle)

Mortalité naturelle, taux de (*voir* Taux de mortalité naturelle)

Morue franche (*Gadus callarias*)
calcul du rendement 255
changement de vulnérabilité après étiquetage 95
courbe de recrutement 308
croissance 227
distribution des tailles aux Lofoten 47
méthode de Gulland 354
potentiel de capture 187
rendement d'équilibre 276
taux de survie 60
variation du recrutement 40

Morue-lingue (*Ophiodon elongatus*)
structure par âge 279
vulnérabilité et taille 79

Mottley, C. McC.
estimation de population d'après changement de *C/f* 163

Moyennes
géométrique et arithmétique 295, 296, 305, 308
harmonique et arithmétique 314, 317

Murphy, G. I.
analyse séquentielle 208
estimation de la survie d'après âge de maturité 215

Murphy, méthode de 215, 217

N

Nair-Bartlett, régression de 378

Neave, F.
anticompensation 250, 318
recensements de poissons anadromes 100

Nesbit, R. A.
rendements d'équilibre 255

Nicholson, A. J.
épreuve pour la nourriture 317
mélée pour la nourriture 317

Nikolsky, G. V.
âge du hareng 286
effort de pêche et taux de croissance 27
taux de croissance, indice de productivité 253

Nouvelle pêcherie 322

O

Olson, S.
sélectivité des filets maillants 78

Omand, D. M.
estimation de Leslie d'une population d'achigans 166

Ordinateur (*voir* Programmes machine)
Ottestad, P.
méthode fondée sur le succès de pêche 163

P

Palangres
sélectivité des 60

Paloheimo, J. E.
droite de Walford appliquée au poids 248
statistiques biologiques d'après capture et effort 186, 208
stock utilisé 206

Paramètres 3
des courbes de reproduction 307, 315, 371

Parker, R. A.
correction pour tenir compte du recrutement 90, 111

Parrish, B. B.
calcul des rendements d'équilibre 270
effort de pêche 19

Paulik, J. G.
calcul du rendement 259
caractéristiques des courbes de recrutement 371
courbe de croissance complexe 242
effets des coefficients « *b* » sur le rendement 275
relations de recrutement complexes 318
rendement de stocks mixtes 327

Pearson, E. S.
limites de confiance 28
recensements par échantillons 81

Pêche en expansion, effet de 280, 282, 324, 332

Pêche cumétrique 273

Pêcherie, temps moyen passé dans 35

Pêcheries communes exploitant plusieurs stoks ou espèces 114

Pêcheries
classification 11

Pêches, gestion des (*voir* Gestion des pêches)

Pella, J. J.
modèle de production généralisé 351

Peletons (*voir* Recrutement)

Perchaude (*Perca flavescens*)
mortalité naturelle 54
régénération des nageoires 98

Perte d'étiquettes 97

Petersen, C. G. J.
détermination de l'âge 219
recensements par échantillons 81, 83, 103
stock et disponibilité de nourriture 334
variation de taille dans les recensements par échantillons 101

Petersen, méthode de détermination de la composition par âge 219, 220

- Petersen, méthode de recensements par échantillons
 effet du contrôle incomplet des poissons marqués 104
 effet d'une distribution non aléatoire 99
 effet d'une vulnérabilité inégale 101
 effets des marques ou des étiquettes 93
 erreurs d'échantillonnage et taille de l'échantillon 86
 exemples 87, 91, 96, 103, 114
 pertes de marques et d'étiquettes 97
 principes et méthodes 81, 83
- Peterson, A. E.
 sélectivité des filets 78
- Pétoncles (*Placopecten*)
 croissance des 241
 estimation de Leslie 175
- Phénomène de Lee inversé 233
- Pièces 3
- Pienaar, L. V.
 coefficient de croissance des populations 227, 271
 courbe de croissance complexe 242
 programmes machine 274
- Pike, G. C.
 survie des rorquals 32
- Plie (*Pleuronectes platessa*)
 courbe de recrutement 315, 317
 estimation de Petersen 102
 méthode de Gulland 354
 prédictions de rendement de Baranov 334
 rendement par recrue d'après méthode de Baranov 269
 retours d'étiquettes 79
 survie d'après C/f 43
 survie d'après expériences d'étiquetage 119
- Poids des poissons 17
 mesure du 226
- Poissons anadromes
 courbes de capture 70
 estimations de population 100
- Poissons de rivière
 estimations de population 100
- Poissons plats
 phénomène de Lee 233
- Ponomarenko, V. P.
 morue de la mer de Barents 309
- Pope, J. A.
 analyse par cohortes 208, 209, 210
 échantillonnage stratifié 72
- Population (*voir aussi* Stock)
 classification 11
 croissance logistique de 336
 estimations de (*voir* Recensements)
 importance (*voir* Abondance)
 oscillante 324
- Population virtuelle (*voir* Stock utilisé)
- Populations stratifiées 112
- Potentiel de capture (*voir aussi* Vulnérabilité) 3, 22, 187, 189
 biostatistique 203
 d'après expériences de marquage 81 (chapitres 3-5), 344
 estimation d'après méthode de Schaefer (1957) 350, 356
- Potentiel de capture biostatistique 203
- Prédation
 effet sur la reproduction 301
- Prévision de mort 11
- Prise par unité d'effort (*voir* Capture par unité d'effort)
- Pritchard, A. L.
 coefficients de parcours 300
 recensements de poissons anadromes 100
- Production 4, 19, 259
- Production excédentaire 334
 adaptation d'une courbe parabolique de Graham 342, 345
 associée à l'effort de pêche 340, 345
 courbe parabolique 334, 337, 339, 341
 courbes asymétriques de 352
 d'albacore à nageoires jaunes 350
 d'après augmentation du stock non pêché 339
 d'après augmentation ou diminution annuelle 341
 d'après deux états d'équilibre 341
 de flétan 344, 353
 de poissons démersaux de la mer du Nord 337, 338
 en fonction de l'importance du stock 341, 343, 344
 en fonction de l'importance du stock de reproducteurs 351, 352
 en fonction du taux de pêche 343
 facteurs favorisant la 333
- Programmes machine 192, 209, 212, 222, 242, 243, 246, 249, 259, 274, 306, 332, 351
- Puissance de pêche 4

R

- Recensements (estimations de population)
 ajustés en fonction du temps 90, 111
 de Murphy 215, 217
 de Petersen 81
 de Schaefer (pour populations stratifiées) 112
 de Seber-Jolly 144
 de Seber-Jolly modifié 146
 d'espèces mixtes 101
 directs 81
 effets des étiquettes ou des marques 93
 effets du recrutement 91
 effets d'une répartition non aléatoire 99
 estimations de Petersen ajustées 85
 inverses 82
 inverses modifiés 83
 méthode de Fraser 204

- multiple (Schnabel) 82
- par dichotomie 213
- par triple capture 140, 143
- « ponctuelle » 82, 140
- répétées 82
- séquentiels 83
- uniques (Petersen) 81, 102
- Recensements multiples
 - erreur d'échantillonnage 106, 108
 - erreurs systématiques 109, 110
 - exemples 107, 110
 - méthode 105
- Recensements par échantillons (*voir aussi* Petersen, méthode de) 81
- Récolte instantanée 259
- Recrutement 4, 11, 27, 285 (chapitres 11-12)
 - absolu 294
 - achèvement du 45
 - âge de plein 45
 - continu 15
 - courbes (*voir* Recrutement, courbes de)
 - effet de l'environnement 294
 - effet sur les estimations de population 88, 90
 - estimation d'après stock utilisé 286
 - estimation du recrutement absolu 294
 - estimations d'après recensements de Schnabel 110
 - graduel 55
 - instantané 14, 54
 - maximal 306
 - méthode biostatistique d'estimation 286
 - méthode d'estimation de Allen 191, 287
 - non uniforme 39
 - optimal 266
 - par pelotons 285, 286
 - par rapport à l'importance du stock 285 (chapitre 11), 343
 - sur plusieurs âges 44
 - taux de pêche durant le 154, 155, 159
 - tendances du 40
 - tranché 284, 285
 - types de 285
 - variation du 39
- Recrutement, courbes de 3, 302
 - caractéristiques et dérivées 371
 - complexes 318
 - de la morue 308
 - de la plie 315, 317
 - de Ricker 303, 305, 321, 325
 - du saumon keta 309, 312
 - empiriques 317
 - et évolution d'une nouvelle pêcherie 322
 - figures de 304, 305, 308, 312, 314, 317, 325, 329
 - interaction avec taux de pêche changeants 322
 - mélanges de stocks à courbes différentes 327
 - modifications des courbes de Ricker 316
 - non paramétriques 318
 - rendements d'équilibre d'après 321
 - statistiques découlant des 306, 307, 315, 371
 - type de, de Beverton-Holt 313, 315, 321
- Récupération incomplète d'étiquettes ou de marques 104, 125
- Références 379
- Régénération des nageoires 98
- Regier, H. A.
 - biais statistiques dans les estimations de population 85
 - sélectivité des filets maillants 78
- Régression, analyse de 295
 - à facteurs multiples 299
 - à partir de courtes séries 298
 - par étapes 300
 - tendances séculaires 297
- Régression, lignes de (*voir aussi* Corrélations)
 - courbes 297
 - de Nair-Bartlett 378
 - de Wald 189, 377
 - des captures de saumon par rapport au débit des cours d'eau 300
 - exemple de calcul 160
 - fonctionnelle 377
 - ordinaire ou prévisionnelle 185, 186
 - par moyenne arithmétique (MA) 171, 377, 378
 - par moyenne géométrique (MG) 188, 227, 230, 377
 - passant par un point fixe 186, 227, 378
- Régressions fonctionnelles 377
- Reibisch, J.
 - détermination de l'âge 219
- Relation longueur-poids (*voir* Relation poids-longueur)
- Relation poids-longueur 224
 - au sein de groupes d'âge 227
 - du crapet arlequin 260
 - d'un échantillon de harengs 228
 - entre groupes d'âge 227
- Relations stock-recrutement 301
- Rendement 9, 17
 - calcul du (*voir* Rendement, calcul du)
 - d'après un recrutement donné 253 (chapitre 10)
 - d'équilibre (*voir* Capture d'équilibre)
 - diagrammes de 273, 278, 281, 321, 322, 323, 325, 328, 329, 338, 348, 349
 - effets temporaires du changement de taux de pêche 280, 282
 - en fonction d'environnements changeants 312
- Rendement, calcul du, par unité de recrutement
 - Baranov 266, 270
 - Beverton-Holt 270, 273, 276
 - combiné avec courbes de recrutement 331
 - Jones 274, 277
 - Ricker 257, 260
 - Thompson et Bell 254, 255
- Rendement d'équilibre maximal (*voir* Rendement maximal soutenu)
- Rendement maintenu 4
- Rendement maximal soutenu 4, 26, 306
 - de stocks mixtes 329

- de stocks uniques 325
- d'un stock de saumons keta 312
- estimation d'après capture et effort d'équilibre 341
- estimation d'après importance du stock et effort de pêche 343
- Reproducteurs
 - requis pour recrutement maximal d'équilibre 373
- Reproduction 285
 - courbes de (voir Recrutement, courbes de) indépendante de la densité 312
 - limitative 312
- Reproduction de remplacement 248, 255
- Reproduction excédentaire 352
- Richards, F. J.
 - courbe de croissance complexe 242
- Ricker, W. E.
 - adaptation d'une courbe de recrutement 257
 - C/f , indice d'abondance 23
 - calcul de production 259
 - caractère aléatoire des recensements par échantillons 99
 - caractéristiques des courbes de recrutement 371
 - changement de biomasse résultant de la pêche 279
 - changement de mortalité naturelle en fonction de l'âge 275
 - changement de vulnérabilité en fonction de la taille 45
 - classification des populations de poissons 11
 - coefficients de croissance des populations 227
 - courbes de capture du crapet arlequin 37, 38
 - courbes de recrutement 302
 - croissance compensatoire 250
 - croissance du crapet arlequin 224
 - densité de population et taux de croissance 253
 - distribution saisonnière de la croissance et de la mortalité 20
 - échantillon stratifié des âges 72
 - effets des étiquettes et de l'ablation des nageoires 93
 - estimation de Petersen du crapet arlequin 91
 - estimation de population d'après exploitation et effort 177, 179
 - estimation des rendements d'équilibre 257
 - estimation d'une population de grands corégonides d'après DeLury 78
 - estimations de l'efficacité de pêche 132
 - estimations de survie 82, 89, 146
 - estimations séquentielles du taux de pêche 208
 - évolution vers captures d'équilibre 327
 - exploitation de stocks mixtes 327
 - intervalles de confiance 28, 369
 - limite de taille minimale 259
 - « mécanismes » d'exploitation 326
 - méthode de Silliman appliquée au taux de pêche 181
 - mortalité dépendante de la densité 301
 - problèmes de gestion 326, 330
 - recensement de Schnabel 110
 - régénération des nageoires 98
 - relations de recrutement non paramétriques 318
 - relations stock-recrutement 301
 - rendement avec taux de pêche changeant 282
 - rendement du crapet arlequin 260
 - rendement en fonction d'environnements changeants 312
 - saumon nerka de la rivière Skeena 330
 - sélectivité des filets mailants 78, 79
 - survie du crapet arlequin 136
 - taille critique 20, 27
 - taux de mortalité naturelle 54, 260
 - taux de survie d'après taille moyenne 250
 - taux d'exploitation d'après capture et effort 177
 - variabilité du milieu et rendement 312
- Ricker, méthode de
 - de calcul du rendement d'équilibre 257
 - d'estimation du taux de survie d'après effort de pêche 150
 - d'estimation du taux de survie d'après retours de marques 82, 135, 146
 - servant à relier production excédentaire et importance du stock de reproducteurs 351, 352
- Ricklefs, R. E.
 - adaptation des courbes de Gompertz 250
- Robson, D. S.
 - biais statistique dans les estimations de population 85
 - sélectivité des filets mailants 78
 - taux de survie 33, 137
- Robson-Seber, méthode d'estimation du taux de survie 137
- Rollefsen, G.
 - détermination des âges de maturité 219
 - distribution des longueurs de la morue 47
 - survie de la morue 60
- Rorquals
 - de l'Antarctique, survie des 32
- Rothschild, B. J.
 - concurrence interspécifique 25
 - équation de capture 13
- Rounsefell, G. A.
 - adaptation d'une courbe de recrutement 306
 - croissance des solens droits 241
 - détermination de l'âge 213
 - régression par étapes 300
 - représentation mathématique de la croissance 239
 - reproduction et facteurs de l'environnement 297
- Roussow, G.
 - intervalles de fraie chez l'esturgeon 71, 219
- Russel, F. S.
 - stock utilisable 26

Ruud, J. T.
survie des rorquals 32

S

Sardine de Californie (*Sardina caerulea*)
courbe de capture 37, 38
estimation de population d'après méthode de Silliman 182

Satterly, John
propagation des erreurs 149

Saturation des engins de pêche 21

Saumon
absence de nageoires 98
atlantique (*Salmo salar*) 70
du Pacifique (*Oncorhynchus*) 70, 93, 96, 100, 101, 113, 179, 266, 300, 309, 330
régénération des nageoires 97

Saumon chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*)
estimation de population dans une pêcherie à la cuiller 179

Saumon coho (*Oncorhynchus kisutch*)
estimations de Petersen par étiquetage 100

Saumon keta (*Oncorhynchus keta*)
capture en fonction du débit des cours d'eau 300
corrections des effets de l'étiquetage 96
courbe de recrutement 309

Saumon nerka (*Oncorhynchus nerka*)
courbe de reproduction 266
effet du marquage sur la survie 93
estimation de Petersen par étiquetage 100
estimation d'une population stratifiée 113
recrutement dans la rivière Skeena 330

Schaefer, M. B.
calcul de production excédentaire 341, 344
données sur capture et effort dans la pêche du flétan 346
production excédentaire de flétan 344
production excédentaire de thon 350
recensement de populations stratifiées 112, 113
stock utilisable 26

Schaefer, méthode de
de calcul de production excédentaire 341
de recensement de populations stratifiées 112
de tracé de courbes de Graham 344, 350

Schnabel, Zoe E.
méthodes des recensements multiples 82, 105

Schnabel, méthode de 105, 106, 107

Schuck, A. A.
analyse d'une pêcherie d'aiglefin 185

Schumacher, A.
analyse séquentielle 208

Schumacher, F. X.
caractère aléatoire des recensements par échantillons 100
recensements multiples 105

Schumacher, méthode de 106, 107

Scott, D. C.
croissance compensatoire 250
recensement de poissons de rivière 100

Seber, G. A. F.
estimations de population d'après marquage 140, 144
taux de survie d'après marquage et recapture 137

Seber-Jolly, méthode d'estimation des paramètres de population 144, 146

Sélectivité des chaluts 79

Sélectivité des engins de pêche 78

Sélectivité des filets-trappes 78

Senne coulissantes 60

Sette, O. E.
méthode d'estimation de population par égalisation de l'effort 180

Shibata, T.
estimation de population d'après changement de C/f 163

Silliman, R. P.
analyse de recrutement combinée à celle du rendement par recrue 332
courbe de capture de sardine 37, 38
courbe de Gompertz 249, 332
taux de pêche d'après comparaison de deux états d'équilibre 181, 182
taux de survie d'après taille moyenne 249

Silliman, méthode de, par calculateur analogique 322

Smith, G. F. M.
estimation de population d'après changement de C/f 163

Smith, H. D.
saumon nerka de la rivière Skeena 330

Sole (voir Limande sole)

Solen droit (*Siliqua patula*)
croissance, 241

Solomon, M. E.
mortalité dépendante de la densité 302

Statistique 5

Statistiques biologiques 23

Stevenson, J. A.
croissance des pétoncles 241

Stock (voir aussi Population) 5, 27
estimations (voir Recensements)
importance (voir Abondance)
mélanges de 327

Stock actuel 5

Stock utilisable 5, 27
recrues ralliant le 302

Stock utilisé
avec poissons marqués 204
combinaison avec méthode de Beverton-Holt 206

dans l'analyse par cohortes 208
 d'esturgeons du fleuve Kura 195, 196
 de touladis du lac Opeongo 203
 modèles de 199-201
 Succès de pêche (*voir* Capture par unité d'effort)
 Succès de pêche, méthodes d'estimation de
 population fondées sur 163 (chapitre 6)
 Sund, Oskar
 croissance compensatoire 250
 phénomène de Lee 232
 Surplus, production de (*voir* Production excédentaire)
 Symboles (*voir aussi* Définitions) 7

T

Table des matières v
 Taille critique 5, 20, 259
 Taille minimale (*voir aussi* Meilleure taille minimale)
 effet sur rendement 261, 264
 par rapport au taux de pêche 254, 259, 264, 273, 278
 Taille optimale (*voir aussi* Meilleure taille minimale) 5
 Tanaka, S.
 détermination de l'âge 219
 Taux (en général)
 liste des 2
 sortes de 5, 6
 Taux annuels 2, 7
 Taux biostatistique d'exploitation 198, 203
 Taux conditionnels 5
 Taux d'accession 7, 141
 Taux d'augmentation naturelle 5
 Taux de croissance (*voir* Croissance)
 Taux de mortalité
 annuel ou saisonnier 5, 8
 changement en fonction de l'âge 17, 48
 changement en fonction du temps 54
 compensatoire 318
 conditionnel 5, 11, 254
 différentielle 93
 en poids 19
 indépendant de la densité 318
 instantané 6, 11
 pondérale 235
 réel 11
 totale 8
 Taux de mortalité naturelle 7
 effet du changement de, sur les estimations de survie 50
 estimé d'après capture et effort 183, 186, 187
 méthode d'estimation de Tester-Gulland 206
 usage dans l'analyse par cohortes 212
 usage dans l'estimation du taux de pêche 186, 191
 variation en fonction de l'âge 136, 154, 275
 Taux de pêche (*voir aussi* Taux d'exploitation)
 5, 11
 analyse par cohortes 210
 associé à la courbe de recrutement 321
 d'après capture et effort 183, 186
 d'après effort de pêche et taux de survie 181, 182
 de stocks migrateurs 169
 du flétan 152
 durant les années de recrutement 206
 effet d'un changement sur le rendement 261, 264, 269, 282, 322, 323
 effet d'un changement sur les estimations de recrutement de Allen 290
 effet d'un changement sur les estimations de survie 50
 effets provisoires des changements 280, 282
 méthode de Allen 191
 méthode de Tester-Gulland 206
 mortalité naturelle connue 186
 optimal 341
 Taux de prélèvement 5
 Taux de survie (*voir aussi* Mortalité) 5, 11
 d'après capture par unité d'effort 39
 d'après composition par âge 31
 d'après expériences de marquage 115 (chapitres 4-8)
 d'après marquage et effort de pêche 150, 152, 163
 d'après méthode de Murphy 215
 d'après taille des poissons capturés 251
 de la morue des Lofoten 59
 des rorquals de l'Antarctique 32
 du hareng non exploité 51
 du flétan 69, 152, 155
 du grand corégone 61
 durant le recrutement 155
 effet de la sélection par taille 79
 effet d'erreurs dans la détermination de l'âge 75, 76
 utilisé avec effort dans l'estimation du taux de pêche 181, 182
 Taux d'exploitation (*voir aussi* Taux de pêche) 5, 11
 biostatistique 196
 comparaison des taux croissants et décroissants 324
 estimation d'après capture et effort 177
 estimation maximale d'après stock utilisé 196
 limitatif d'équilibre 373
 Taux d'utilisation 6
 Taux instantanés (en général) 6, 7, 9
 Taylor, C. C.
 courbe de croissance complexe 242
 droites de Walford 241
 Taylor, F. H. C.
 droite de Walford appliquée à la limande sole 246
 Tereschenko, K. K.
 estimation de population 195

Terme correctif, $A_1 Z_2 / A_2 Z_1$ 138, 151, 184

Tesch, F. W.

- détermination de l'âge 219
- stades de croissance 223

Tester, A. L.

- calcul du rendement d'équilibre 255
- changement de mortalité naturelle en fonction de l'âge 275
- mortalité naturelle d'après deux états d'équilibre ou plus 206
- pêcherie de saumon chinook 179
- survie du hareng 51, 52

Tester-Gulland, méthode de 206

Thompson, D'Arcy W.

- détermination de l'âge 219

Thompson, David H.

- recensements de Schnabel 105

Thompson, W. F.

- âge du flétan 68
- « captures normales » de flétan 341
- changements temporaires de rendement 280
- description mathématique de la croissance 248
- diagramme de rendement 254
- efficacité de pêche 121
- effort de pêche du flétan 21
- estimation de la survie d'après retours d'étiquettes 119
- étiquetage du flétan 126, 152, 153
- rendement d'équilibre 254, 255
- statistiques des populations de flétans 152
- survie du flétan 69
- taille du flétan 68

Thompson et Bell, méthode de 254

Thomson, J. A.

- courbe de croissance complexe 242
- programmes machine 274

Tomlinson, P. K.

- adaptation des courbes de Ricker 306
- analyse séquentielle 209
- modèle de production généralisé 351

Touladi (*Salvelinus namaycush*)

- estimations de population d'après méthode des stocks utilisés 203
- taux de survie d'après courbe de capture 54
- vulnérabilité et taille 79

Transition d'un taux de pêche faible à plus élevé 282

Triple capture, estimation par 140

Truite (*Salmo fario*)

- estimation de Petersen 87

Truite fardée (*Salmo clarki*) 78

U

Underhill, A. H.

- variance des estimations de Petersen 105

V

Valdivia, J.

- analyse par cohortes de l'anchois 210

Van Oosten, J.

- croissance compensatoire 250
- détermination de l'âge 219
- saturation des engins 21

Variabilité

- de l'échantillonnage 28
- de l'environnement (voir Variabilité de l'environnement)

Variabilité de l'environnement

- effet sur le recrutement 294
- effet sur le rendement 312

Vasnetsov, V. V.

- stades de croissance 223

Vaughn, Elizabeth

- coefficients de parcours 300

Voevodin, I. N.

- stock utilisé 195

Vulnérabilité (voir aussi Potentiel de capture)

- de différents crapets aux trappes 101
- effet des étiquettes et des marques 95, 96
- en fonction du recrutement 287
- variation en fonction de l'âge 46
- variation en fonction de la taille 76, 101, 103

W

Wald, régression linéaire de 377

Walford, L. A.

- équation de croissance 239

Walford, droite de 239-249, 270

Wallace, W.

- survie de la plie 31

Walters, C. J.

- rendement d'un stock de morues 309

Walters, modèle de, combinant recrutement et rendement par recrue 331

Watkin, E. E.

- croissance compensatoire 250

Weymouth, F. F.

- croissance du solen droit 241

Whitney, R. R.

- croissance du doré jaune 241

Wicklund, E. C.

- table de bêta incomplet 274

Widrig, T. M.

- C/f, indice d'abondance 23
- effort de pêche 20
- méthode de Silliman de calcul du taux de pêche 182
- symboles 7
- variation de vulnérabilité 23

Wilimovsky, N. J.
table de bêta incomplet 274

Wohlschlag, D. E.
estimation par triple capture 141, 142
recensements multiples 109

Woodhull, C. A.
recensements multiples 109

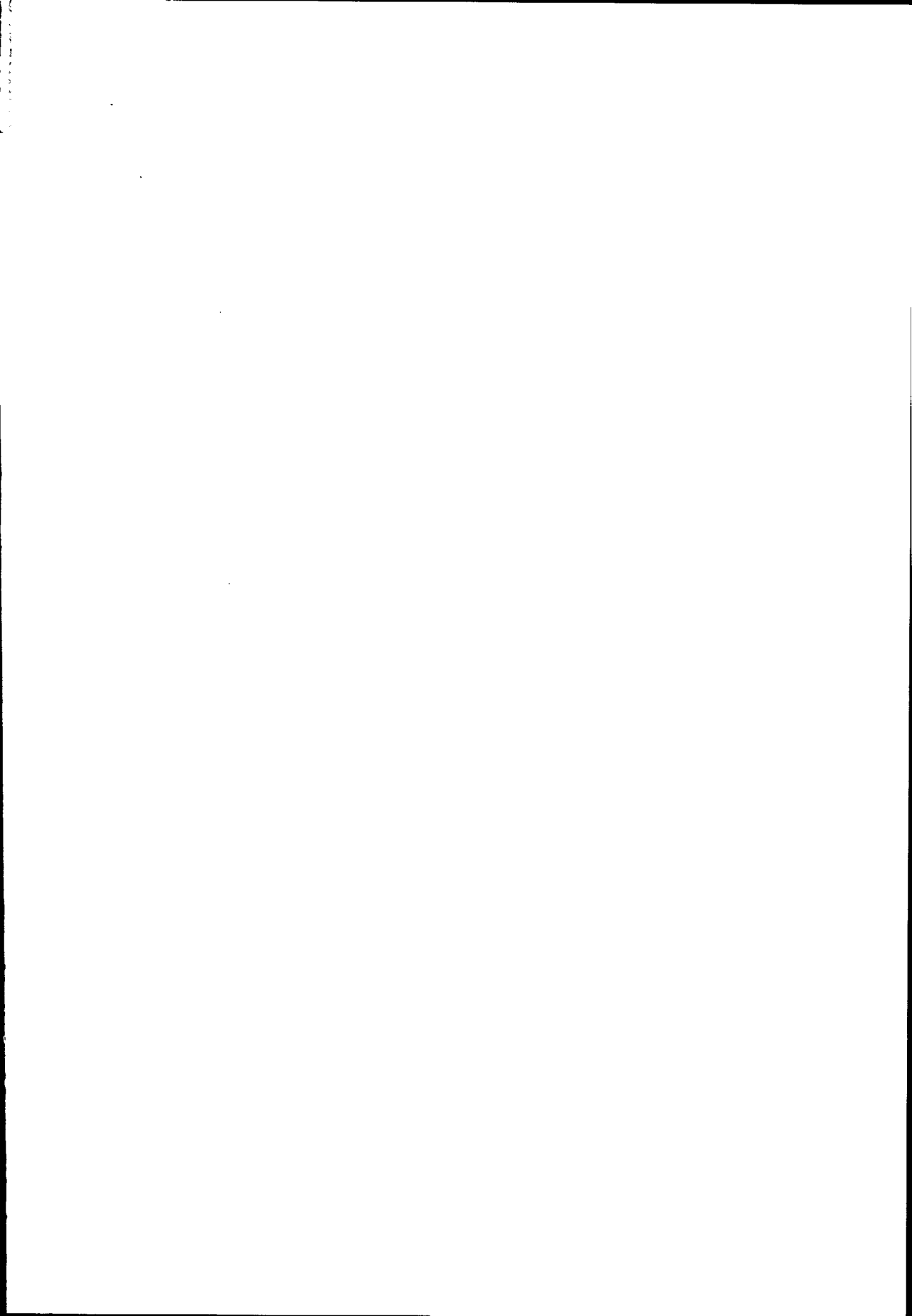
Wright, Sewall
coefficients de parcours 300

Z

Zasosov, A. V.
controverse entre Baranov et les biologistes
334

publication de Baranov de 1916 280

Zippin, C.
méthode de Leslie d'estimation de population
165



SH 223 B8214 no.191

Ricker, W.E.

Calcul et interpretation
des statistiques...

71060 12039472 c.1

