

## **Un modèle écosystémique structuré par niveau trophique : approche théorique de l'impact de la pêche sur la biomasse, la production halieutique et la dynamique des écosystèmes marins exploités**

**Didier GASCUEL**

ENSAR, Département Halieutique, 65 rue de Saint Briec, CS 84 215, 35 042 RENNES Cedex  
Email : dgasquel@roazhon.inra.fr

---

### **RESUME**

Par analogie avec un modèle de dynamique des populations mono-spécifique, structuré en âge, on propose ici un modèle écosystémique structuré par niveau trophique. La pertinence d'une telle analogie est discutée. Ce modèle permet d'analyser de manière théorique l'impact d'une exploitation halieutique, sur la biomasse d'un écosystème et sur la production qui en est issue. Deux types de modèle de transfert de la biomasse entre niveaux trophiques sont proposés : l'un basé sur une régulation de type bottom-up (l'abondance des proies détermine celle des prédateurs) ; l'autre incluant un effet top-down.

On montre que, dans un tel modèle, l'intensification de la pression de pêche se traduit logiquement par une diminution de la biomasse de l'écosystème et de son niveau trophique moyen ; les niveaux trophiques supérieurs sont ainsi les plus affectés. En outre, l'exploitation d'un niveau trophique quelconque a des répercussions, via le réseau trophique, sur l'ensemble des biomasses de l'écosystème. Le modèle top-down rend notamment compte de phénomènes d'accroissement de la biomasse des niveaux trophiques intermédiaires, par suite de la surexploitation de leurs prédateurs.

La production halieutique totale s'avère être une fonction monotone croissante de l'effort de pêche ; aucun modèle réaliste de répartition des biomasses ne permet d'envisager une surexploitation à l'échelle de l'écosystème. En revanche, lorsque l'effort s'accroît, le niveau trophique moyen des captures diminue ; on montre que la pente du spectre de biomasse des captures augmente parallèlement. On illustre ainsi une situation dans laquelle le développement d'une pêcherie conduit à l'exploitation successive des espèces de niveau trophique décroissant, chacun d'eux présentant un maximum de production de type MSY. En outre, sous l'hypothèse de prix croissants avec le niveau trophique, la production en valeur peut chuter au-delà d'un certain niveau d'effort de pêche, traduisant une situation de surexploitation économique de l'écosystème.

Enfin, un modèle dynamique est proposé. Il permet d'explorer les situations de transition entre deux états d'équilibre. On montre également que la cinétique des flux trophiques peut conduire à une forte instabilité des biomasses pour les bas niveaux trophiques ; réciproquement les prédateurs supérieurs présentent une grande stabilité temporelle d'abondance. Dans un tel schéma, l'intensification de l'exploitation induit une variabilité accrue des biomasses de l'écosystème.

Le modèle écosystémique structuré par niveau trophique semble constituer un cadre conceptuel cohérent pour analyser de manière théorique l'impact global de la pêche sur les écosystèmes. Il est en particulier frappant de constater que les relations génériques mises en évidence semblent conformes à nombres d'observations faites sur différents écosystèmes marins. Les conditions de l'application d'un tel modèle à des écosystèmes réels sont in fine discutés.

### **INTRODUCTION**

Pendant de nombreuses années, la recherche halieutique s'est essentiellement attachée à une approche mono-spécifique, en étudiant la dynamique de chacun des stocks exploités par la pêche. Cette démarche, sur laquelle repose, pour l'essentiel, la gestion actuelle des pêches, a montré tout à la fois sa fécondité et ses limites. En particulier, l'impact direct de la pêche sur l'abondance des stocks ciblés est généralement bien prédit par les modèles usuels, et notamment par les modèles structurés en âges (modèles de biomasse et de rendement par recrue : Thomson et Bell, 1934 ; Ricker, 1947 et 1958 ; Beverton et Holt, 1957). Dans ces modèles, l'abondance d'une cohorte et les captures, qui en sont issues, sont suivies d'âge en âge, depuis le recrutement de la cohorte jusqu'au décès des derniers individus. Le modèle conduit ainsi à des diagnostics, relatifs à l'état du stock considéré, et à des recommandations de gestion qui s'avèrent souvent pertinentes sur le court et le moyen terme (Hilborn et Walter, 1992). En revanche, et par principe, ce type de modèle ne prend pas en compte les effets induits

par les changements d'abondance d'une espèce sur les autres espèces. On sait pourtant que la dynamique de l'écosystème dépend assez largement des interactions interspécifiques, et tout particulièrement, des interactions trophiques (Sutcliffe et al, 1977 ; Gulland et Garcia, 1984 ; Botsford et al, 1999 ; Shin, 2000). La baisse d'abondance d'une espèce cible peut ainsi avoir des effets en cascade, sur ses proies et sur ses prédateurs, comme sur ses compétiteurs, et finalement sur l'ensemble du réseau trophique et du fonctionnement de l'écosystème (Sissenwine, 1984 ; Bax, 1998 ; Hall, 1999).

La plupart des modèles visant à aborder la dynamique émergente de tout ou partie d'un écosystème marin, se sont ainsi appuyés sur la prise en compte des relations interspécifiques de type trophique (Shin, 2000). D'une certaine manière, la dynamique du système est ainsi considérée comme étant d'abord une « dynamique trophique » dans laquelle le pêcheur est un prédateur parmi d'autres <sup>(1)</sup>. Deux principales approches ont été développées dans cette direction. La première, l'analyse multispécifique des cohortes (ou MSVPA, développée suite aux travaux d'Andersen et Ursin, 1977), prend généralement en compte un petit nombre d'espèces supposées en forte interaction et dont on étudie la prédation réciproque. La seconde, connue sous le nom d'ECOPATH (Polovina, 1984 ; Christensen et Pauly, 1992), conduit à une vision plus globale du fonctionnement de l'écosystème, à partir d'une modélisation des flux trophiques entre les différents compartiments de cet écosystème. Généralement, les dynamiques spécifiques ne sont pas ici explicitées ; les compartiments correspondent à des boîtes trophiques, agrégeant différentes espèces caractérisées par des régimes alimentaires homogènes. Dans ces deux types d'approche, les simulations sont en principe conduites sous une hypothèse qui semble relativement contraignante : le régime alimentaire de chaque espèce ou de chaque boîte trophique est supposé constant (i.e. ce que mange chaque prédateur est une caractéristique prédéterminée dans le modèle). Plus récemment, Shin (2000) construit un simulateur théorique basé au contraire sur l'hypothèse d'une prédation opportuniste, uniquement fondée sur la taille corporelle et sur la co-occurrence spatio-temporel des prédateurs et de leurs proies (i.e. chaque prédateur mange les proies qu'il rencontre, dans une certaine gamme de taille).

On propose ici un modèle générique qui conduit à estimer la biomasse totale de chaque niveau trophique présent dans un écosystème, ainsi que les captures qui en sont issues. Comme dans les modèles précédents, c'est donc la dynamique trophique de l'écosystème qui est ainsi appréhendée. En revanche, le modèle est extrêmement simplifié dans la mesure où aucun critère d'espèce, de boîte trophique ou de taille n'est explicitement pris en compte. De même, les régimes alimentaires ne sont pas spécifiés. L'écosystème est uniquement caractérisé par une courbe de répartition des biomasses entre les différents niveaux trophiques, chacun d'eux se nourrissant par définition des niveaux qui lui sont inférieurs. Le modèle est ici exploré de manière théorique, sans faire référence à un quelconque écosystème particulier. On montre d'abord comment le modèle lui-même se construit à partir de différentes relations simples. On analyse la capacité du modèle à représenter l'impact de la pêche sur la biomasse et sur la production halieutique de l'écosystème, ainsi que sur certains indicateurs comme le niveau trophique moyen et le spectre des biomasses. Un développement du modèle, conduisant à une approche dynamique, est également étudié. Les conditions d'application du modèle à des écosystèmes réels sont in fine discutées.

## **METHODE : PRESENTATION DU MODELE**

### **Principe**

Même si nous verrons plus loin qu'un certain nombre d'adaptations sont introduites, le modèle écosystémique proposé ici est initialement construit par analogie avec un modèle de dynamique des populations mono-spécifique, structuré en âge (Thomson et Bell, 1934 ; Ricker, 1947 et 1958). Ce type de modèle peut être considéré comme un « modèle de flux », dans lequel les effectifs d'une cohorte transitent au cours du temps d'un groupe d'âge au groupe d'âge suivant. Ces flux sont déterminés par des paramètres de mortalité naturelle et de mortalité par pêche. On rend ainsi compte d'une dynamique de survie ou de capture, en fonction de l'âge. Le suivi d'une cohorte sur l'ensemble de sa durée de vie, permet en outre, de construire des indicateurs de biomasse du stock et de capture totale (biomasse et rendement par recrue) qui sont fonction des caractéristiques de l'exploitation (effort de pêche, diagramme

---

<sup>(1)</sup> Cette approche et les différents modèles auxquels il est fait référence dans ce paragraphe, n'excluent naturellement pas les effets éventuels de l'environnement physique et notamment de l'hydroclimat. Très généralement, celui-ci est cependant considéré comme une variable externe à la dynamique du système et la plupart des simulations sont conduites « à environnement constant ».

d'exploitation). Notons que cette démarche s'appuie sur des formulations exprimées en fonction de l'âge, et non pas directement du temps. D'une certaine manière, le temps est ainsi absent de ce type d'analyse qui conduit à des diagnostics et des prévisions dites « à l'équilibre » (i.e. à recrutement et exploitation constants).

Le modèle écosystémique structuré en niveau trophique reprend les mêmes équations de biomasse et de capture, mais en les appliquant cette fois à l'ensemble de l'écosystème et en les exprimant non plus en fonction de l'âge mais en fonction du niveau trophique <sup>(2)</sup>. Un tel « transfert de modèle » conduit à appréhender la dynamique trophique de l'écosystème. On modélise ainsi les flux de biomasses qui transitent dans l'écosystème, depuis la production primaire vers les niveaux trophiques supérieurs (ou vers les captures) ; les flux sont, cette fois, déterminés par des coefficients de transfert. Comme dans le modèle mono-spécifique, le temps est ici absent de l'analyse. Le cumul des biomasses ou des captures, sur l'ensemble des niveaux trophiques présents, conduit à modéliser la biomasse et les captures « à l'équilibre », à l'échelle de l'ensemble de l'écosystème. Naturellement, ces deux types d'indicateurs peuvent ici aussi être exprimés en fonction des caractéristiques de l'exploitation.

L'ensemble du modèle est développé sur des feuilles excel. Pour des raisons de calcul, liées à l'introduction d'une régulation de type top-down (cf. plus loin), les biomasses et captures par niveau trophique sont exprimées à partir du niveau trophique 1, correspondant à la production primaire ou au compartiment détritique. Seuls, les résultats des niveaux trophiques égaux ou supérieurs à 2, et correspondant donc à la biomasse, sont cependant pris en compte. Les calculs sont conduits par pas de niveau trophique fractionnaire (on retient ici, par convention, un pas de 0.2), jusqu'au niveau trophique 5 qui est supposé couvrir largement le cas des prédateurs supérieurs.

Les modèles de biomasse et de captures sont construits à partir de différentes fonctions unitaires (effectifs, poids, ...). La formulation mathématique de ces fonctions est généralement analogue à celle d'un modèle mono-spécifique ; un paramétrage de ces équations est recherché de manière empirique, afin d'aboutir à des fonctions présentant des allures considérées comme réalistes. Sur la base de ce principe d'analogie, différentes adaptations sont cependant introduites. Elles sont justifiées et présentées ci-après, au fur et à mesure des différentes étapes de la construction du modèle.

### Modèle de biomasse à l'état vierge

La première étape de construction du modèle consiste à définir la fonction de répartition de la biomasse présente dans un écosystème non exploité, par niveau trophique. La biomasse du niveau trophique  $\tau$  est exprimée comme suit :  $B(\tau) = N(\tau) \cdot W(\tau)$  (1)

$N(\tau)$  correspond au nombre d'organismes de niveau trophique  $\tau$ . Il est déterminé à partir d'un taux de transfert naturel des organismes, noté ici  $M$  par analogie avec le modèle monospécifique.

$$\text{Par définition : } M(\tau) = -\frac{1}{N(\tau)} \cdot \frac{dN(\tau)}{d\tau} \quad (2)$$

Sur chaque intervalle  $[\tau, \tau + \Delta\tau]$ ,  $M(\tau)$  est supposé constant. C'est alors un coefficient noté  $M_\tau$ .

$$\text{D'où : } N(\tau + \Delta\tau) = N(\tau) \cdot e^{-M_\tau \cdot \Delta\tau} \quad (3)$$

Sur chaque intervalle, l'effectif diminue de manière exponentielle. Partant d'un effectif initial  $N_1$  au niveau trophique 1, l'équation (3) permet de calculer un vecteur des effectifs de l'écosystème, par niveaux trophiques fractionnaires (On note  $N_\tau$  l'effectif de début d'intervalle).

$W(\tau)$  est le poids individuel moyen des organismes de niveau trophique  $\tau$ . On retient ici un modèle de poids correspondant à une équation logistique généralisée, soit :

$$W(\tau) = W_\infty \cdot \left[ 1 + e^{-K \cdot (\tau - \tau_0)} \right]^{-m} \quad (4)$$

avec :  $W_\infty$ , poids asymptotique (poids moyen des organismes de niveau trophique théorique infini) ;  $K$ , coefficient de « pseudo-croissance » ;  $\tau_0$ , paramètre de calage du modèle ;  $m$ , coefficient de forme de modèle.

<sup>(2)</sup> Rappelons que le niveau trophique d'un organisme est déterminé par sa position dans le réseau trophique : les producteurs primaires ont par définition un niveau trophique égal à 1, leurs prédateurs un niveau 2, les prédateurs de ces derniers un niveau 3, etc (Lindeman, 1942). Des niveaux fractionnaires sont obtenus pour les organismes se nourrissant sur plusieurs niveaux trophiques (Odum et Herald, 1975 in Christensen et Pauly, 1992).

Cette expression permet de rechercher facilement et de manière empirique un paramétrage du modèle qui conduit à une courbe réaliste des poids par niveau trophique.

Cette formulation du modèle de biomasse à l'avantage d'une certaine simplicité. En revanche, elle s'appuie sur une équation de transfert des effectifs (équation 3), alors qu'il semblerait plus logique de modéliser directement les flux de biomasse. Dans cet esprit, une seconde formulation est proposée en annexe. Elle conduit à considérer  $N(\tau)$  comme étant un flux de biomasse et  $W(\tau)$  comme étant un âge moyen des organismes de niveau trophique  $\tau$ . Cette seconde formulation peut être prolongée dans la suite de la construction du modèle, mais aboutit à une certaine complexité dans l'expression des variables utilisées. Par soucis de clarté, on s'en tiendra donc ici à la formulation présentée plus haut ; elle présente en particulier l'avantage de rester proche d'une démarche d'analogie avec le modèle mono-spécifique usuel.

### Modèle de biomasse avec pêche. Contrôle bottom-up et top-down

La prise en compte de l'exploitation conduit à introduire dans le modèle un « coefficient de transfert des organismes, par pêche ». Comme précédemment, ce coefficient est supposé constant sur des intervalles de niveau trophique et est donc noté  $F_\tau$ . Le modèle des effectifs, sur l'intervalle  $[\tau, \tau+\Delta\tau]$  s'exprime alors :

$$N(\tau+\Delta\tau) = N(\tau) \cdot e^{-(F_\tau + M_\tau) \Delta\tau} \quad (5)$$

Cette formulation conduit à considérer que les effectifs d'un niveau trophique dépendent exclusivement, pour une situation de pêche donnée, des niveaux trophiques inférieurs. En particulier, l'abondance des proies détermine celle des prédateurs. On peut ainsi parler de contrôle bottom-up de l'abondance des différents niveaux trophiques.

A contrario, il semble réaliste de considérer que la baisse d'abondance des prédateurs, induite par l'exploitation, a des effets en retour sur l'abondance des proies. On propose ici d'en rendre compte au moyen d'un modèle des effectifs qui inclut un effet de rétroaction des prédateurs sur les proies. Ce modèle qualifié de modèle top-down s'exprime par le système d'équation suivant :

$$\begin{cases} N'(\tau + \Delta\tau) = N'(\tau) \cdot e^{-(F_\tau + M'_\tau) \Delta\tau} & (6.1) \\ M'_\tau = (1 - \alpha) \cdot M_\tau + \alpha \cdot M_\tau \cdot \frac{N'(\tau + 1)}{N_v(\tau + 1)} & (6.2) \end{cases}$$

avec :  $N_v$ , effectif par niveau trophique, dans un écosystème à l'état vierge ;  $N'$ , effectif par niveau trophique, dans le modèle top-down ;  $M_\tau$ , taux de transfert naturel dans un écosystème à l'état vierge ;  $M'_\tau$ , taux de transfert naturel modifié, en cas de pêche ;  $\alpha$ , fraction du taux de transfert naturel dépendant de l'abondance des prédateurs.

Cette formulation revient à considérer qu'une fraction  $\alpha$  du taux de transfert naturel  $M_\tau$ , dépend de l'abondance du niveau trophique  $\tau+1$ . Partant d'un état vierge, l'introduction de la pêche diminue l'abondance des prédateurs ; le taux de transfert diminue alors de  $M_\tau$  à  $M'_\tau$ , au prorata d'un ratio de l'abondance des prédateurs appliqué à la fraction  $\alpha \cdot M_\tau$ . Notons que le ratio des effectifs qui apparaît dans l'équation est égal à un ratio des abondances pondérales ( $N'/N_v = B'/B_v$ ). La fraction  $\alpha$  est ici considérée constante pour tous les niveaux trophiques inférieurs à 4 ; elle est ensuite décroissante jusqu'à une valeur  $\alpha=0$  pour  $\tau=5$ , rendant ainsi compte de l'idée que les prédateurs supérieurs n'ont eux-même pas de prédateurs.

Le système d'équation (6) n'admet pas de solution analytique directe. Il est en revanche facilement résolu par une procédure d'itérations, qui conduit à estimer la série des  $M'_\tau$  et la série des  $N'_\tau$  aux différents niveaux trophiques <sup>(3)</sup>.

Les deux types de modèle, bottom-up et top-down, sont conjointement explorés dans la suite de l'analyse. Du modèle des effectifs, on déduit un modèle de biomasse. Soit :  $B(\tau) = N(\tau) \cdot W(\tau)$ , pour le modèle bottom-up, et  $B'(\tau) = N'(\tau) \cdot W(\tau)$ , pour le modèle top-down.

<sup>(3)</sup> La procédure d'itération est initialisée à partir des équations du modèle bottom-up (équation 5). Pour la première itération et pour tous les niveaux trophiques, on pose  $N^1 = N$ , d'où on déduit (par 6.2)  $M^1$ , puis (par 6.1)  $N^2$ . L'itération est répétée en remplaçant  $N^i$  par  $N^{i+1}$ , à l'étape  $i$ , jusqu'à stabilisation des résultats  $N'$  et  $M'$ .

Ces modèles permettent de quantifier l'impact de la pêche sur la biomasse par niveau trophique, en référence à l'état vierge. La biomasse totale de l'écosystème est également calculée par cumul des biomasses des différents niveaux trophiques.

Soit :  $B = \int B(\tau) \cdot d\tau$  , qui est ici approximé par :  $B = \sum_{\tau} B(\tau) \cdot \Delta\tau$  (7)

### Modèle de capture

Par analogie avec le modèle mono-spécifique, les captures pondérales réalisées sur l'intervalle  $[\tau, \tau+\Delta\tau]$  s'expriment par :

$$Y_{\tau} = \int_{\tau}^{\tau+\Delta\tau} F_{\tau} \cdot N(\tau) \cdot W(\tau) \cdot d\tau$$

D'où :  $Y_{\tau} = \frac{F_{\tau}}{F_{\tau} + M_{\tau}} \cdot [B(\tau) - B(\tau + \Delta\tau)]$  (8)

Dans le cas du modèle top-down  $M_{\tau}$  et  $B_{\tau}$  sont naturellement remplacés par  $M'_{\tau}$  et  $B'_{\tau}$ . Les captures réalisées à l'échelle de l'ensemble de l'écosystème sont estimées par cumul des captures aux différents niveaux trophiques. Soit :

$$Y = \sum_{\tau} Y_{\tau}$$
 (9)

Ce modèle de production pondérale peut être complété par un modèle de production en valeur, sous différentes hypothèses de relations valeur de la production / niveau trophique. Soit :

$$Y_v = \sum_{\tau} Y_{\tau} \cdot V_{\tau}$$
 (10)

### Mise en œuvre du modèle – Plan d'expérience

Le modèle est ici testé sous l'hypothèse :

- . de taux de transfert naturel, à l'état vierge, constants sur tous les niveaux trophiques (soit,  $M_{\tau} = M, \forall \tau$ ) ;
- . de taux de transfert par pêche  $F_{\tau}$ , constants au-delà d'un niveau trophique de premières captures noté  $\tau_c$ . En outre, les taux  $F_{\tau}$  sont exprimés en fonction d'un multiplicateur du taux  $M$ , soit :

$$F_{\tau} = 0 \quad \text{pour } \tau < \tau_c$$

$$F_{\tau} = mf \cdot M \quad \text{pour } \tau \geq \tau_c$$

Un modèle standard est défini à partir d'un jeu de paramètres choisis de manière à obtenir des fonctions  $B(\tau)$  qui peuvent être considérées comme réalistes (tableau 1). Ces paramètres sont en outre déterminés de manière à obtenir conventionnellement des valeurs unitaires pour le premier niveau de zoomasse, soit :  $N(2) = W(2) = B(2) = 1$ . Les simulations de l'impact de la pêche, sur les biomasses et les captures, sont dès lors conduites :

- . pour les deux modèles bottom-up et top-down,
- . pour des multiplicateurs  $mf$  variant de 0 à 5,
- . pour des niveaux trophiques de première capture  $\tau_c$  de 2, 2.5 et 3.

**Tableau 1** - Notation et dénomination des paramètres fixés dans le modèle écosystémique structuré par niveau trophique. Valeurs des paramètres choisis pour le modèle standard.

Modèle de transfert des effectifs		
M	Taux de transfert naturel des organismes, dans un écosystème vierge à l'équilibre	2,3
$\alpha$	Fraction du taux M dépendant de la prédation dans un modèle top-down	0,8
Modèle des poids individuels par niveau trophique		
$W_{\infty}$	Poids asymptotique des organismes	50
K	Coefficient de "pseudo-croissance"	1.35
$\tau_0$	Paramètre de calage du modèle	3.424
m	Coefficient de forme du modèle des poids	1.9

Aux indicateurs de biomasse et de captures, sont associés des niveaux trophiques moyens, soit respectivement :

$$\tau_B = \sum_{\tau} \tau \cdot B(\tau) \quad \text{et} \quad \tau_Y = \sum_{\tau} \tau \cdot Y_{\tau}$$

Par analogie avec les spectres de taille (Sheldon et al, 1972 ; Pope et Knights, 1982), de plus en plus utilisés comme indicateurs écosystémiques, on analyse ici des spectres de biomasse par niveau trophique (log des biomasses ou des captures en biomasse, versus log des poids individuels).

Les productions en valeur sont estimées sous 3 hypothèses de prix : un prix constant pour tous les niveaux trophiques (soit  $Y_v = Y$ ) ; un prix croissant linéairement avec le niveau trophique ( $V_{\tau} = a \cdot \tau + b$ ) ; un prix élevé pour les niveaux trophique élevés, mais qui chute rapidement lorsque  $\tau$  diminue ( $V_{\tau} = 1 - \exp(a \cdot \tau + b)$ ). Les valeurs retenues pour les paramètres  $a$  et  $b$  permettent d'explorer des situations considérées comme relativement extrêmes, avec des valeurs au niveau trophique 2 égales à 20% de celles du niveau 5.

Enfin, la sensibilité du modèle au choix des paramètres est explorée, en testant trois modèles de poids  $W(\tau)$ . Ceci revient à prendre en compte trois modèles de répartition des biomasses à l'état vierge,  $B_v(\tau)$ , ces trois modèles étant considérés comme représentatifs de différents types de fonctionnement trophique d'un écosystème.

### **Prolongement : modèle dynamique et stabilité de l'écosystème**

Le modèle écosystémique, tel que présenté précédemment, doit être considéré comme un modèle à l'équilibre. Il simule ainsi la biomasse de l'écosystème et sa production halieutique à long terme, sous l'hypothèse d'une production secondaire constante ( $B(2)=cte$ ) et d'un régime d'exploitation constant. Comme on le fait dans l'approche mono-spécifique, cette démarche peut être prolongée par la construction d'un modèle de simulation court terme, qui conduit à prédire la biomasse et les captures des différents niveaux trophiques au court du temps (i.e. de pas de temps, en pas de temps).

La construction d'un tel modèle dynamique pose cependant une difficulté supplémentaire : elle impose que la cinétique des flux de biomasses entre niveaux trophiques soit connue. Malheureusement, tel n'est pas le cas, au moins à l'échelle de l'ensemble de l'écosystème ; aucune équation générique décrivant la dynamique des flux trophiques n'est à notre connaissance proposée dans la littérature. Néanmoins, il semble logique d'admettre que les transferts de biomasse sont plus rapides pour les niveaux trophiques les plus faibles. Aussi, à titre exploratoire, on retient ici un modèle de relation logarithmique entre niveau trophique et temps, soit une expression de la forme :

$$\tau(t) = \text{Ln}(a \cdot t + b) \quad (11)$$

Il est dès lors possible de construire un modèle dynamique, dans lequel les biomasses passent, au cours d'un pas de temps unitaire, du niveau trophique  $\tau$  au niveau trophique  $\tau + \Delta\tau$ , avec :

$$\Delta\tau = \text{Ln}\left[\frac{a \cdot (t+1) + b}{a \cdot t + 1}\right]$$

La biomasse est ainsi exprimée, pour chaque pas de temps et chaque niveau trophique, par :

$$B(t+1, \tau + \Delta\tau) = W(\tau + \Delta\tau) \cdot N(t, \tau) \cdot e^{-\left(F_{t, \tau} + M_{t, \tau}\right) \cdot \Delta\tau} \quad (12)$$

Les captures réalisées au cours de l'intervalle de temps  $[t, t+1[$ , et au niveau trophique  $[\tau, \tau + \Delta\tau[$ , sont :

$$Y_{t, \tau} = \frac{F_{t, \tau}}{F_{t, \tau} + M_{t, \tau}} \cdot [B(t+1, \tau + \Delta\tau) - B(t, \tau)] \quad (13)$$

La biomasse totale au temps  $t$  et les captures totales sur l'intervalle  $[\tau, \tau + \Delta\tau[$  s'expriment respectivement :

$$B(t) = \int_{\tau} B(t, \tau) \cdot d\tau, \quad \text{approximé par :} \quad B(t) = \sum_{\tau} \frac{B(t, \tau) + B(t, \tau + \Delta\tau)}{2} \cdot \Delta\tau$$

et  $Y_t = \sum_{\tau} Y_{t, \tau} \quad (14)$

La simulation est ici conduit au cours de 100 pas de temps successifs, en reprenant les paramètres standards précédents et uniquement dans le cas d'un modèle bottom-up (sans rétroaction) Par commodité, le modèle  $\tau(t)$  est paramétré de manière à ce que  $\Delta\tau = 1$  entre les niveaux trophiques 1 et 2 (soit  $a=e-1$  et  $b=1$ ). Un tel type de modèle peut naturellement avoir des applications théoriques

multiples. On en illustre ici l'intérêt en analysant la stabilité des biomasses, dans un écosystème où les taux de transfert naturels  $M$  présentent une variabilité temporelle ; un scénario simple montre également l'impact d'une exploitation théorique sur la stabilité de ces biomasses.

Dans cette simulation, la biomasse  $B(1)$  est constante. L'écosystème est à l'état vierge au cours des 50 premiers pas de temps. Une exploitation débute au temps  $t=51$ , avec  $mf=1$  et  $\tau_c=2$ . Un terme de variabilité est introduit dans l'équation des effectifs, sous la forme :

$$N_{t+1, \tau+\Delta\tau} = N_{t, \tau} \cdot e^{-(F_{\tau} + M \cdot \epsilon_{t, \tau}) \cdot \Delta\tau}$$

dans laquelle  $\epsilon_{t, \tau}$  suit une loi aléatoire uniforme sur un intervalle  $[0.5, 1.5]$ .

A l'issue de la simulation, on appréhende le niveau d'instabilité des biomasses de chaque niveau trophique, avec ou sans pêche, par le calcul d'un simple coefficient de variation temporel (sur les intervalles de temps  $[21;50]$  et  $[71;100]$ , ce qui permet d'exclure les périodes de transition).

## RESULTATS : SIMULATION DE L'IMPACT DE LA PECHE SUR LA BIOMASSE ET LA PRODUCTION HALIEUTIQUE D'UN ECOSYSTEME

### Modèle de biomasse et impact de la pêche sur les biomasses

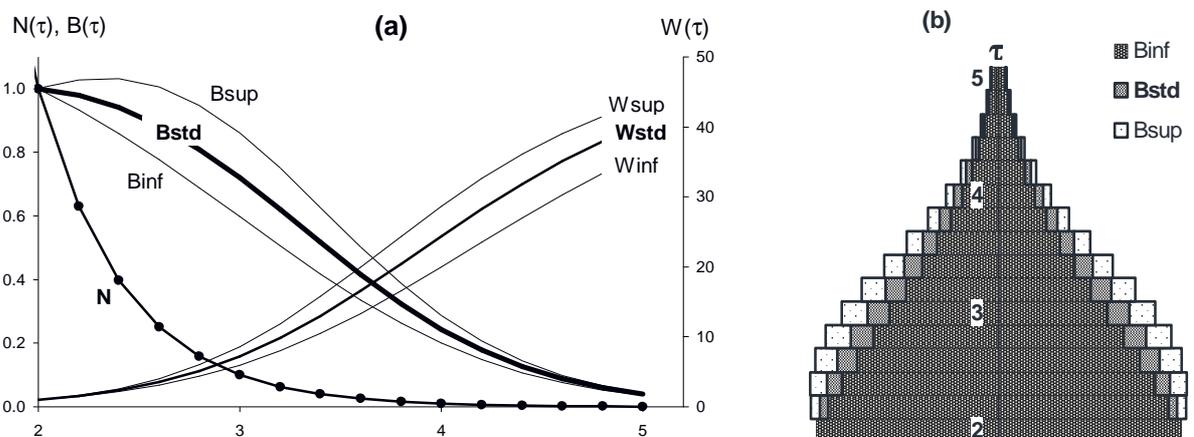
Le paramétrage standard des modèles de répartition des effectifs ( $N(\tau)$ ) et de poids individuel ( $W(\tau)$ ) conduit à un modèle de répartition par niveau trophique, des biomasses de l'écosystème à l'état vierge (Fig. 1). Fort logiquement, les biomasses les plus élevées sont observées au niveau de la production secondaire ( $\tau=2$ ) ; elles sont ensuite régulièrement décroissantes.

Complémentairement à ce modèle standard, d'autres modèles sont pris en compte :

- . Le modèle noté  $B_{sup}$  correspond à une situation dans laquelle on observe une accumulation de biomasse dans les premiers niveaux trophiques. La fonction de répartition de la biomasse est ainsi légèrement croissante du niveau 2 au niveau 2.5, avant de décroître rapidement. Une telle évolution peut s'expliquer par une durée de vie moyenne des organismes qui va croissante avec le niveau trophique. Les niveaux intermédiaires peuvent ainsi accumuler des biomasses supérieures à celles des niveaux inférieurs.

- . A l'inverse, le modèle noté  $B_{inf}$  traduit une situation dans laquelle la biomasse diminue rapidement, dès les premiers niveaux trophiques de l'écosystème.

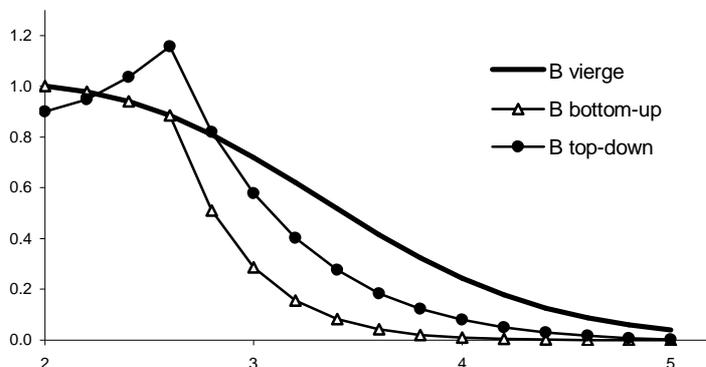
Le modèle de biomasse semble ainsi apte à rendre compte, selon le paramétrage utilisé, de différents types de fonctionnement trophique. Il conduit, en particulier, à différents types de pyramides trophiques (Fig. 1.b). Naturellement, d'autres paramètres, donc d'autres formes de pyramide trophique pourraient être envisagés.



**Figure 1** - Modèles de répartition des effectifs  $N(\tau)$ , de poids individuels moyens  $W(\tau)$ , et de répartition des biomasses  $B(\tau)$  par niveau trophique, dans un écosystème à l'état vierge (modèle standard et modèles complémentaires ; cf. texte). (a) graphique usuel de type  $(x,y)$  ; (b) représentation des modèles de biomasse sous forme de pyramides trophiques.

L'introduction de l'exploitation dans le modèle, modifie la fonction de répartition des biomasses par niveau trophique (Fig. 2). Dans le cas d'un modèle bottom-up, la diminution des biomasses est fort logiquement amplifiée, au-delà du niveau trophique de première capture. La prise en compte d'un effet de rétroaction de l'abondance des prédateurs sur celle des proies (modèle top-down), conduit à une fonction de répartition des biomasses plus complexe. L'abondance des prédateurs supérieurs est également diminuée, mais ceci conduit à des biomasses de niveau trophique intermédiaire qui sont plus élevées que celles observées dans le stock à l'état vierge. Globalement, il y a donc accroissement des biomasses aux niveaux trophiques proches du niveau de première capture. Cet accroissement a, lui-même, un double effet. D'une part, il conduit à ce que la diminution d'abondance des prédateurs supérieurs soit moins forte pour ce modèle top-down qu'elle ne l'était pour le modèle bottom-up. D'autre part, lorsque le niveau trophique de première capture est suffisamment élevé, l'accroissement des biomasses qu'on y observe, conduit à une baisse d'abondance des niveaux trophiques les plus faibles. La pêche a ainsi des répercussions y compris sur l'abondance des niveaux trophiques inexploités.

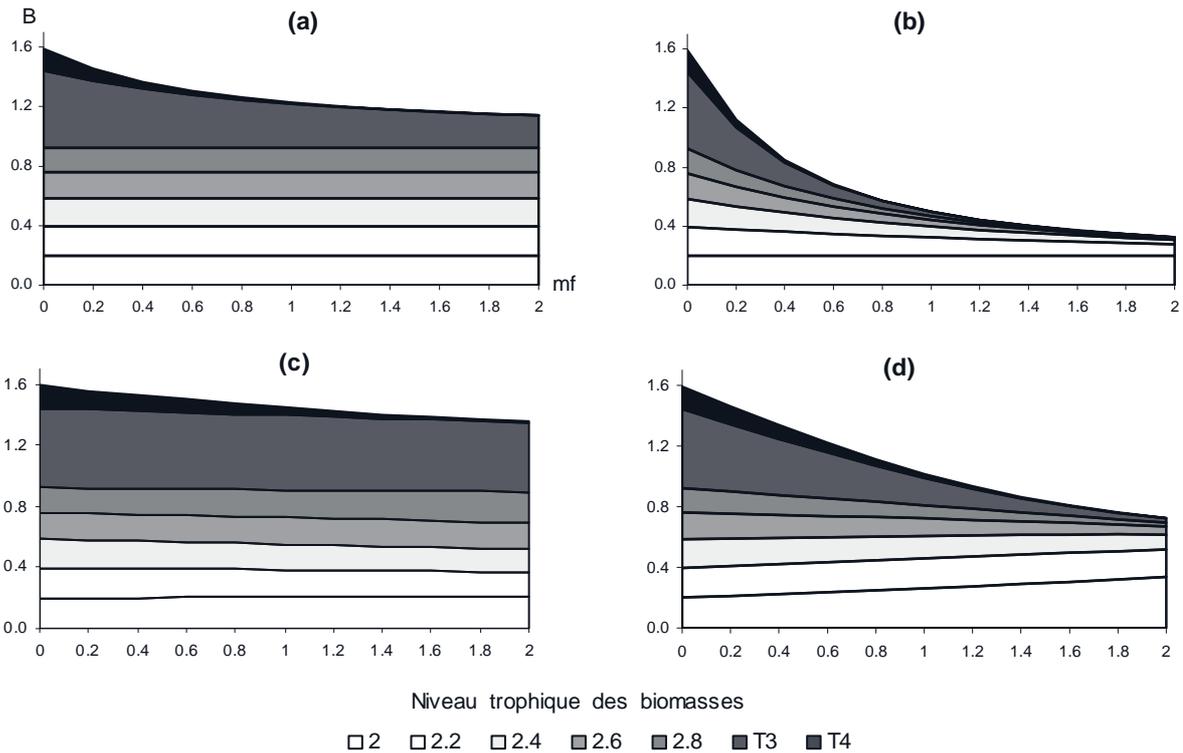
Plus généralement, le modèle top-down rend bien compte d'une situation dans laquelle l'exploitation d'une ressource halieutique quelconque a des répercussions en chaîne, via les réseaux trophiques, sur l'ensemble des biomasses de l'écosystème. Ceci reste vrai quels que soient les paramètres considérés, en terme d'effort de pêche, de niveau trophique de première capture ou de type de pyramide trophique pris en compte.



**Figure 2** - illustration de l'impact théorique de la pêche sur l'abondance des différents niveaux trophiques de l'écosystème, dans le cas d'un modèle top-down et d'un modèle bottom-up (Cas de simulation : paramètres standards,  $mf = 1$ ,  $\tau_c = 2.6$ )

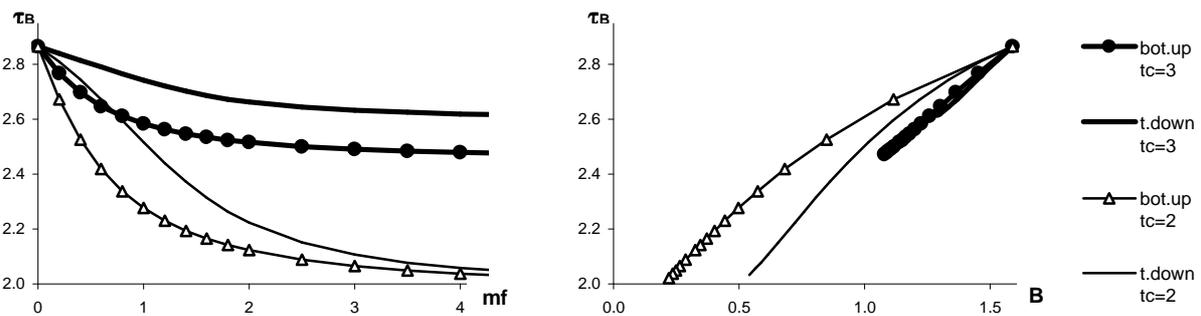
La biomasse totale présente dans l'écosystème, tous niveaux trophiques confondus, est naturellement affectée par la pêche (Fig. 3). Fort logiquement, elle diminue d'autant plus fortement que l'effort de pêche ( $mf$ ) est élevé et que le niveau trophique de première ( $\tau_c$ ) est faible. Dans le cas du modèle bottom-up, la biomasse tend asymptotiquement, pour les efforts de pêche les plus élevés, vers la biomasse à l'état vierge des niveaux trophiques inférieurs à  $\tau_c$ . On assiste ainsi à la quasi-disparition des niveaux trophiques supérieurs, puis à celle des niveaux trophiques intermédiaires (pour  $\tau > \tau_c$ ). La diminution globale de la biomasse reste ainsi modérée pour un niveau trophique de première capture élevé ( $\tau_c = 3$ ; Fig. 3a); elle est beaucoup plus importante lorsque l'ensemble des niveaux trophiques est exploité ( $\tau_c = 2$ ; Fig. 3b).

Dans le cas du modèle top-down, l'écosystème présente une capacité de réaction à la pression de pêche. En effet, l'exploitation des prédateurs (et donc leur diminution d'abondance) se traduit par un accroissement relatif des biomasses des proies; la biomasse totale n'est ainsi que faiblement diminuée. Cet effet est particulièrement marqué lorsque l'exploitation concerne toute la biomasse ( $\tau_c = 2$ ; Fig. 3d). L'abondance des premiers niveaux trophiques est alors une fonction croissante de l'effort de pêche exercé sur l'ensemble de l'écosystème. Même pour des niveaux trophiques de première capture relativement élevée ( $\tau_c = 3$ ; fig.3c), l'effet de compensation reste sensible; l'abondance des niveaux trophiques intermédiaires n'est ici que faiblement affecté par la pêche.



**Figure 3** - Impact de la pêche sur la biomasse totale de l'écosystème et sur les biomasses par niveau trophique, dans le cas d'un modèle bottom-up (en haut) et d'un modèle top-down (en bas). (A gauche  $\tau_c=3$  ; à droite  $\tau_c=2$ )

Enfin, la pêche se traduit par une diminution du niveau trophique moyen de l'écosystème, d'autant plus marquée que l'effort de pêche est élevé (Fig. 4). Cette diminution est plus importante lorsque le niveau de première capture  $\tau_c$  est faible ; elle est en revanche atténuée par la prise en compte d'un effet de rétroaction de la prédation (modèle top-down). On notera également que cet effet conduit à une non linéarité de la relation abondance totale / niveau trophique moyen.

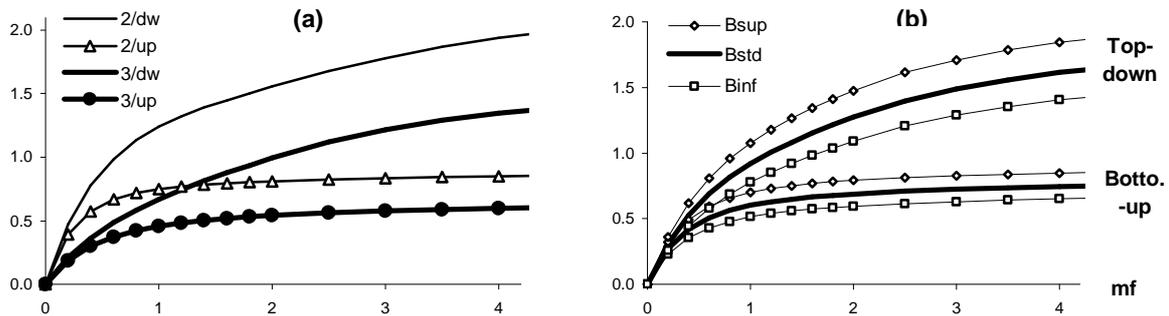


**Figure 4** – Impact de la pêche sur le niveau trophique moyen de l'écosystème, pour les différents modèles considérés (à droite  $\tau_B$  fonction de  $mf$  ; à gauche  $\tau_B$  fonction  $B$ )

### Simulation des captures – Impact de la pêche sur la production halieutique

D'une manière générale, les captures totales réalisées sur l'ensemble des niveaux trophiques sont une fonction monotone croissante de l'effort de pêche (Fig. 5). Dans le cas du modèle bottom-up, la production tend asymptotiquement vers la biomasse de l'écosystème au niveau trophique de première capture ; elle est donc d'autant plus élevée que ce niveau est faible. Dans le cas du modèle top-down, et à niveau d'effort équivalent, l'effet de rétroaction de la prédation se traduit par des captures plus élevées. En outre, les captures restent ici fortement croissantes, même pour les valeurs d'effort les plus élevées ; elles atteignent ainsi des valeurs supérieures à la biomasse du niveau  $\tau_c$  à l'état vierge. Ce phénomène

est une conséquence directe de l'accroissement des biomasses au voisinage de  $\tau_c$ , accroissement lui-même lié à la baisse d'abondance des prédateurs.

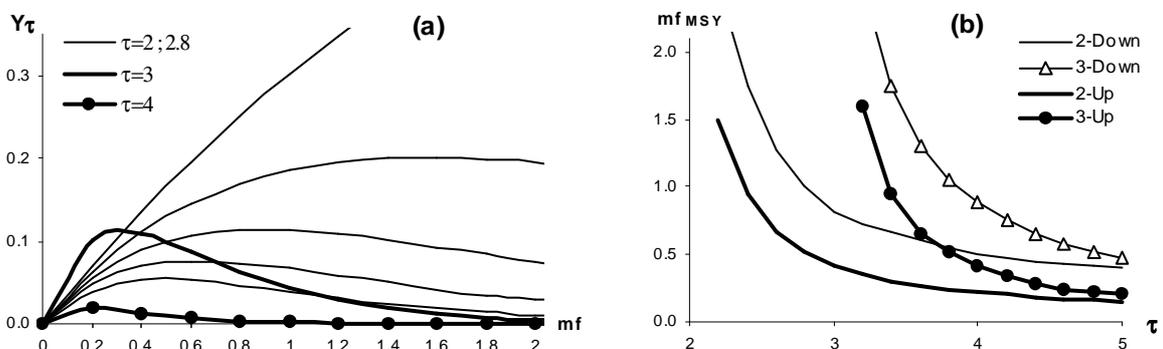


**Figure 5** – Production halieutique totale de l'écosystème, en fonction de l'effort de pêche. (a) courbes de production pour le paramétrage standard (modèles bottom-up et top-down ;  $\tau_c=2$  et  $\tau_c=3$ ) ; (b) sensibilité au modèle de biomasse.

On note qu'aucune de ces courbes ne présente un maximum de production totale équivalent au MSY d'un modèle mono-spécifique. On montre en effet qu'une courbe présentant une telle valeur maximale ne peut être obtenue que : pour un modèle bottom-up (sans rétroaction), à des valeurs d'effort de pêche très élevées, à des niveaux trophiques de première capture très faibles ( $\tau_c=2$ ), et surtout dans le cas d'un écosystème qui présenterait une accumulation de biomasse très significative aux niveaux trophiques intermédiaires (avec, par exemple, des valeurs  $B(\tau=3)$  nettement supérieures à  $B(\tau=2)$ ). Une telle accumulation semble a priori peu réaliste.

Les captures réalisées sur chacun des niveaux trophiques présentent des allures différentes (Fig. 6). Seules celles du niveau trophique exploité le plus faible ( $\tau_c$ ) restent croissantes de manière monotone. Celles des autres niveaux trophiques passent cette fois par une valeur maximale, au-delà de laquelle la production devient une fonction décroissante de l'effort. On peut ainsi considérer que l'exploitation de l'ensemble des niveaux trophiques conduit, dès que l'effort est élevé, à une situation de surexploitation des niveaux trophiques élevés. Fort logiquement, cette surexploitation frappe d'abord les prédateurs supérieurs, puis progressivement (quand l'effort augmente) ceux situés plus bas dans la pyramide trophique. Il en résulte que l'effort de pêche maximisant la production d'un niveau trophique ( $mf_{MSY}$ ) est, pour tous les modèles considérés, une fonction décroissante du niveau trophique (Fig. 6b). En outre, la surexploitation est plus rapidement atteinte lorsque le niveau trophique de première capture est faible.

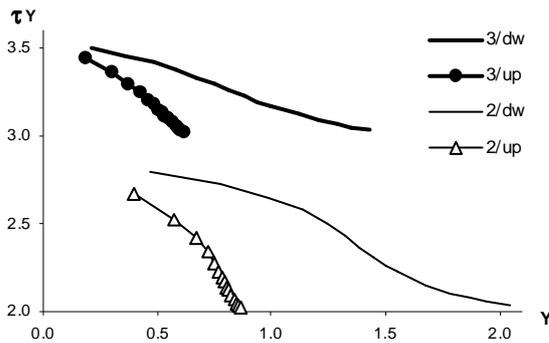
Comparativement au modèle bottom-up, le modèle top-down accroît la valeur de l'effort de maximisation des captures ( $mf_{MSY}$ ), pour chacun des niveaux trophiques. Ici aussi, la prise en compte d'un effet de rétroaction de la prédation conduit à mettre en évidence une capacité de réaction de l'écosystème à la pression de pêche. D'une certaine manière, la pêche des prédateurs est pour partie compensée par une hausse d'abondance des proies ; elle tend ainsi à accroître la production biologique de l'écosystème, et donc la production halieutique qu'on peut en attendre de manière durable.



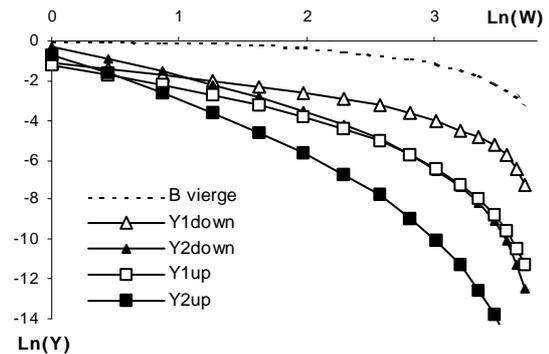
**Figure 6** – Captures par niveau trophique, en fonction de l'effort de pêche. (a) cas d'un modèle top-down et  $\tau_c=2$  ; (b) relation entre effort de maximisation des captures aux différents niveaux trophiques et valeur du niveau trophique, pour les différents modèles considérés (bottom-up et top-down,  $\tau_c=2$  et 3)

Lorsque l'effort de pêche augmente, on assiste non seulement à un changement de la production totale, mais aussi à une modification de la composition des prises, en terme de niveaux trophiques. Le niveau trophique moyen des captures ( $\tau_Y$ ) est ainsi une fonction décroissante de l'effort (Fig. 7). Comme pour les biomasses, cette décroissance est d'autant plus forte, que le niveau de première capture  $\tau_c$  est faible ; elle est atténuée par la prise en compte d'un effet de rétroaction.

Le spectre de biomasse est une fonction décroissance (l'abondance diminue avec le poids). L'exploitation se traduit par un accroissement de la pente de ce spectre, mais aussi par une augmentation de son ordonnée à l'origine (Fig. 8). Cet effet est réduit par l'introduction de l'effet top-down, mais reste parfaitement perceptible.

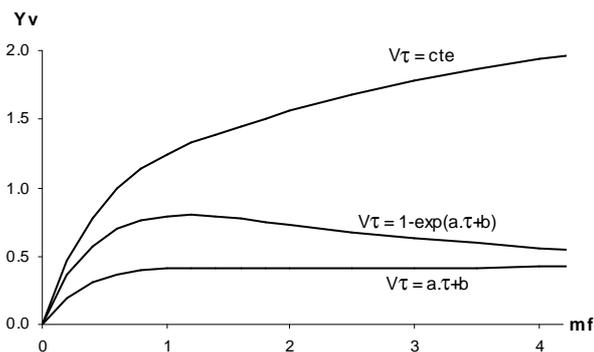


**Figure 7** – Impact de la pêche sur le niveau trophique moyen des captures, pour les différents modèles considérés ( $\tau_Y$  fonction de  $Y$ , pour  $\tau_c=2$  et  $\tau_c=3$ , modèle bottom-up et top-down).



**Figure 8** - Spectres de biomasse de l'écosystème à l'état vierge (B vierge) et des captures réalisées dans des situations d'effort de pêche modéré ( $Y1$  :  $mf=1$ ) ou d'effort élevé ( $Y2$  :  $mf=2$ )

Enfin, si la production totale en tonnage est une fonction monotone croissante de l'effort, il n'en va pas nécessairement de même pour la production en valeur (Fig. 9). Lorsqu'on admet un scénario de prix croissant linéairement avec le niveau trophique, la production en valeur peut être légèrement décroissante au-delà d'un certain niveau d'effort. La décroissance est plus marquée lorsqu'on retient l'hypothèse d'un prix élevé pour les niveaux trophiques supérieurs à 2,5, mais qui chute en deçà. On montre ainsi que certaines situations peuvent conduire à une surexploitation globale de l'écosystème, en terme de production en valeur.



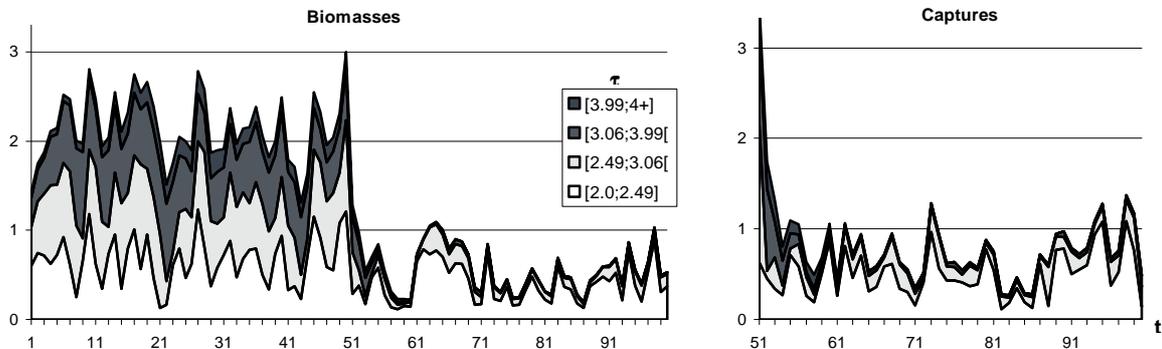
**Figure 9** – Production halieutique en valeur, pour différentes hypothèses de relation prix / niveau trophique (cas de simulation : modèle top-down,  $\tau_c=2$ )

### Modèle dynamique – Impact de la pêche sur la stabilité de l'écosystème

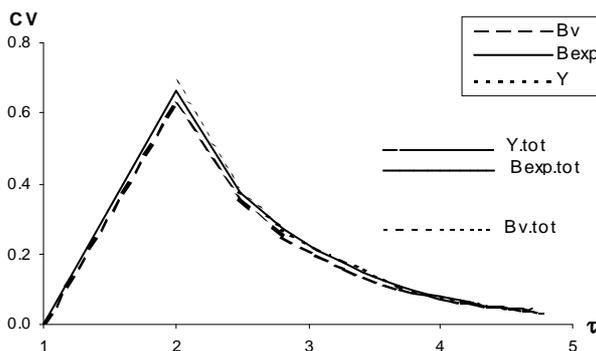
Le modèle dynamique simule l'évolution des biomasses d'un écosystème virtuel, réparties par niveau trophique (Fig. 10). La production primaire ou détritique est ici supposée constante, mais l'introduction dans le modèle d'un terme aléatoire, exprimant la variabilité naturelle des taux de transfert  $M$ , se traduit par des fluctuations de biomasse autour de la position d'équilibre. A l'état vierge (i.e. durant les 50 premiers pas de temps de la simulation), la variabilité temporelle des abondances est maximale pour le niveau trophique 2 (producteurs secondaires), puis décroît avec le niveau trophique (Fig.11). Alors même que la variabilité des taux de transfert  $M$  est ici supposée identique pour tous les niveaux trophiques, la variabilité des biomasses apparaît ainsi, quant à elle, fonction du niveau trophique. Ce

résultat est une conséquence directe du modèle de cinétique des flux trophiques pris en compte. Il indique qu'un ralentissement des flux trophiques, de la base au sommet de la pyramide trophique, suffit pour expliquer une instabilité maximale des niveaux trophiques inférieurs ( $\tau=2$ ) et une relative stabilité des niveaux supérieurs.

On note également que la variabilité de la biomasse totale reste modérée ; elle est notamment très inférieure à celle des niveaux trophiques faibles, alors même qu'ils représentent pourtant une part déterminante des abondances.



**Figure 10** – Exemple d'une simulation de l'évolution des biomasses et captures par niveau trophique, à l'aide du modèle dynamique (la pêche débute au pas de temps 50 ; conditions de simulation dans le texte)



**Figure 11** - Relation entre le coefficient de variabilité temporelle (des biomasses  $B(t,\tau)$  et des captures  $Y_{t,\tau}$ ) et le niveau trophique, pour un écosystème vierge et pour un écosystème exploité (moyenne de 10 simulations standard ; les coefficients de variabilité des biomasses et captures totales sont également indiqués)

La prise en compte d'une exploitation, à partir du pas de temps 51, se traduit par une diminution des biomasses, surtout sensible pour les niveaux trophiques supérieurs (Fig. 10). On observe une période de transition durant laquelle les biomasses décroissent progressivement avant de se stabiliser autour de leur nouvelle valeur d'équilibre. Au cours des premiers pas de temps de l'exploitation, les captures sont maximales et incluent des niveaux trophiques élevés. Elles décroissent ensuite rapidement et rejoignent, elles aussi, une situation d'équilibre, aux fluctuations aléatoires près. Le modèle dynamique rend ainsi compte de la phase de transition, entre deux états d'équilibre

La variabilité temporelle des abondances de chaque niveau trophique n'est pas affectée par la pêche (Fig. 11) <sup>(4)</sup>. En revanche, celle de la biomasse totale est très significativement augmentée. Elle tend ainsi à se rapprocher de celle des premiers niveaux trophiques, qui constituent dans ce cas l'essentiel de la biomasse. En ce sens, la pêche entraîne ainsi une plus forte instabilité de l'écosystème. Les captures, quant à elles, présentent une variabilité sensiblement identique à celles des biomasses et qui décroît donc fortement avec le niveau trophique.

<sup>(4)</sup> Du moins ceci est-il vrai lorsque cette variabilité est calculée hors période de transition (de  $t=71$  à  $t=100$ ). Réciproquement, la période de transition est naturellement marquée par une forte variabilité, surtout sensible pour les niveaux trophiques élevés. Ceci indique qu'une exploitation variables accroît logiquement la variabilité des abondances au sein de l'écosystème.

## DISCUSSION

### Un modèle synthétique du fonctionnement des écosystèmes marins

Au sein d'un écosystème, chaque élément de biomasse issu de la production primaire ou de l'activité détritique transite au cours du temps dans les réseaux trophiques. A l'échelle corpusculaire (par exemple, l'atome de carbone), ce transite s'effectue de manière discrète, d'un niveau trophique au niveau entier supérieur. En revanche, à l'échelle des organismes biologiques, la diversité des régimes alimentaires implique la présence de niveaux trophiques fractionnaires (Odum et Hérald, 1975, *in* Christensen et Pauly, 1992). On peut ainsi considérer que le niveau trophique d'un individu évolue de manière continue au cours de sa vie, en relation avec le processus de croissance linéaire ou pondérale. A l'échelle de l'écosystème, la fonction de répartition des biomasses par niveau trophique est une fonction discrète du niveau 1 (production primaire ou détritique) au niveau 2 (producteurs secondaires), mais une fonction continue au-delà, pour l'ensemble de la biomasse. La notion de niveau trophique d'une biomasse apparaît ainsi comme une caractéristique intrinsèque de cette biomasse. Même si sa mesure reste difficile, elle n'est pas un simple paramètre mathématique, mais bien une réalité physique, résultat des processus de fonctionnement trophique au sein de l'écosystème. Dès lors, il semble logique de s'intéresser, comme le fait le présent modèle, à la fonction de répartition des biomasses de l'écosystème, en fonction du niveau trophique. Cette répartition est elle-même le résultat d'un fonctionnement trophique de l'écosystème. Le modèle permet en particulier d'analyser différents types de pyramides trophiques, qui peuvent être considérés comme représentatifs de différents types de fonctionnement écosystémique (Pauly, 1979 ; Christensen et Pauly, 1992).

Naturellement, la caractérisation des biomasses par un simple niveau trophique est extrêmement simplificatrice. Elle conduit à considérer comme identiques, en terme de fonctionnement écosystémique, des organismes de même niveau trophique, bien qu'ils puissent appartenir à des espèces différentes et présenter, par conséquent, des écologies radicalement différentes. Plusieurs types de remarques s'imposent concernant cette simplification. On peut d'abord noter que c'est évidemment le propre de tout modèle que de donner de la réalité une vision simplifiée, en ne prenant en compte qu'un nombre limité de processus qu'on cherche ainsi à analyser. Les modèles mono-spécifiques sont par exemple construits à partir de caractéristiques biologiques moyennes (croissance, mortalité naturelle, fécondité...), sans considérer ni les éventuelles différences inter-individuelles, ni la variabilité phénotypique ou génotypique présente au sein du stock étudié. De la même manière, le modèle écosystémique s'appuie ici sur des paramètres écologiques (taux de transfert naturel, modèle des poids,...) considérés caractéristiques de l'écosystème étudié, et indépendants de l'exploitation. Rien n'interdit cependant d'envisager, au moins au plan théorique, un développement du modèle, en y incluant un effet de la pêche, donc de l'abondance des biomasses, sur les paramètres écologiques précités. Cette démarche serait analogue à celle appliquée, dans le cadre de la théorie des traits d'histoire de vie, à la dynamique de populations mono-spécifiques (Rochet, 1998). Il reste qu'une telle complexification du modèle n'en modifierait vraisemblablement pas les résultats qualitatifs. Ceux-ci n'apparaissent en effet peu sensibles au choix du modèle de biomasse à l'état vierge (cf. Fig. 5b).

De la même manière, tous les modèles écosystémiques construits à ce jour reposent sur une représentation simplifiée du fonctionnement de l'écosystème. C'est en particulier vrai pour les modèles de type Ecopath (Polovina, 1984 ; Christensen et Pauly, 1992) et Ecosim (Walter et al., 1997). Ces modèles représentent le fonctionnement écologique de l'écosystème de manière plus explicite que ne le fait le modèle structuré par niveau trophique. L'identification de différentes « boîtes trophiques » conduit ainsi à regrouper des espèces, non seulement de même niveau trophique mais aussi présentant une certaine homogénéité biologique ou écologique. Le « réalisme écologique » de ces modèles conduit à une plus grande complexité dans leur formulation ; il a néanmoins comme corollaire d'autres simplifications. En particulier, les régimes alimentaires sont supposés constants et chaque boîte trophique est caractérisée par un unique niveau trophique moyen. A l'inverse, le modèle présenté ici s'appuie sur une évolution continue du niveau trophique et n'implique aucun pré-supposé sur les régimes alimentaires des organismes. Pour autant, le modèle structuré par niveau trophique n'est évidemment pas à une alternative aux modèles type Ecopath ou Ecosim. Il constitue plutôt une voie d'approche synthétique, portant sur des paramètres globaux de l'écosystème (biomasse, niveau trophique, spectre de poids,...).

Une des justifications principales du modèle réside précisément dans l'idée que le fonctionnement des écosystèmes marins est d'abord régi par des dynamiques trophiques. En effet, comme le note Shin (2000) « la plupart des auteurs s'accorde à conclure que les interactions interspécifiques sont un facteur primordial de compréhension des patterns macroscopiques à l'échelle des communautés de poisson et des écosystèmes marins ». Le modèle écosystémique structuré par niveau trophique pousse, en

quelques sorte, cette logique jusqu'à son terme, en « résumant » le fonctionnement de l'écosystème à son seul fonctionnement trophique. Il est, dès lors, cohérent de caractériser la biomasse par son seul niveau trophique. Celui-ci est ainsi considéré comme une variable suffisamment structurante, avant même les notions d'espèce ou d'âge, pour que lui soient associés tous les paramètres de la dynamique écosystémique. En particulier, le modèle des poids individuels  $W$  est défini par référence au niveau trophique. On en a choisi ici une formulation de manière relativement arbitraire, mais cet aspect est finalement assez secondaire. Le modèle des poids doit surtout conduire à un modèle de répartition des biomasses qui soit cohérent, ce qui semble être ici le cas. De même, les paramètres de taux de transfert naturel  $M$  et la fraction dépendante de la pêche  $\alpha$  sont ici supposés constants. Pour peu que des connaissances écologiques y conduisent, rien n'interdit cependant d'introduire dans le modèle des valeurs de  $M$  et  $\alpha$  dépendant du niveau trophique. Ici aussi, ce type de développement ne devrait pas modifier radicalement les résultats du modèle, au moins au plan qualitatif.

Un des points clés du modèle est l'introduction d'un effet top-down, par lequel l'abondance des prédateurs modifie la dynamique des proies. Cet effet conduit à ce que l'exploitation d'un niveau trophique quelconque a des répercussions en chaîne, via les réseaux trophiques, sur l'ensemble de l'écosystème. Il traduit ainsi une réalité soulignée notamment par Gulland et Garcia (1984) et par Hall (1999). Deux remarques s'imposent quant à la formulation de cet effet. Premièrement, on a ici employé une formulation simple qui suppose une relation de proportionnalité directe entre prédation et abondance du prédateur, indépendamment de l'abondance des proies. Implicitement, on admet ainsi une réponse fonctionnelle dite de type I (Holling, 1959). D'autres types de réponses fonctionnelles proie/prédateurs pourraient naturellement être envisagés. Deuxièmement, une fraction  $(1 - \alpha)$  du taux de transfert naturel est supposé indépendante de la prédation. Cette fraction peut être interprétée comme mesurant le flux de biomasse dirigé vers le compartiment détritique de l'écosystème. Cette interprétation ouvre elle-même d'intéressantes perspectives de développement du modèle, dans la mesure où l'on sait que le compartiment détritique peut jouer un rôle important dans le fonctionnement de certains écosystèmes (Christensen et Pauly, 1992). Dans une telle situation, la biomasse de niveau trophique  $\tau=1$  doit être considérée comme issue à la fois de la production primaire et de l'activité détritique. Par essence, la première est indépendante de la pêche. En revanche, la seconde dépend des biomasses de l'ensemble de l'écosystème et est donc influencée par l'activité de pêche. Cet effet pourrait également être inclus dans le modèle avec des conséquences théoriques qui sont d'ailleurs aisément prévisibles : l'impact de la pêche sur les biomasses serait accru par suite d'une diminution de l'abondance du compartiment détritique (Du moins ceci serait vrai, tant qu'on n'inclut pas dans le modèle d'éventuels rejets...).

In fine, le modèle écosystémique structuré par niveau trophique semble ainsi offrir un cadre théorique pour analyser l'impact de l'exploitation sur certaines des principales caractéristiques des écosystèmes marins. Indépendamment des divers développements dont il pourrait faire l'objet, la version relativement simple, qui en est donnée ici, conduit déjà à un ensemble de résultats cohérents, conformes à de nombreuses observations réalisées dans des situations réelles. Le modèle est ainsi une aide à la compréhension et à l'exploration du fonctionnement des écosystèmes marins exploités. C'est sans doute sa meilleure justification.

### **Quelques « enseignements » du modèle**

Le modèle met clairement en évidence l'impact de la pêche sur les biomasses de l'écosystème. Le développement de l'exploitation se traduit ainsi par une diminution de l'abondance des niveaux trophiques exploités, qui frappe d'abord les niveaux supérieurs (à la fois soumis à la pêche et objet d'une réduction de leurs proies). Les biomasses totales de l'écosystème sont évidemment d'autant plus affectées que l'effort de pêche est intense et que l'exploitation débute dès les premiers niveaux trophiques. Le modèle rend également compte de phénomènes d'accroissement des biomasses de niveaux trophiques intermédiaires, suite à l'exploitation de leurs prédateurs. De tels mécanismes sont fréquemment évoqués dans la littérature halieutique. Ils sont par exemple cités sur les côtes africaines à propos de l'exploitation du Baliste (Gulland et Garcia, 1984) ou du Poulpe (Cavérvivière, 1993). Plus généralement, l'exploitation d'un quelconque des niveaux trophiques a des répercussions sur les abondances de tous les niveaux trophiques de l'écosystème. C'est là un mécanisme écologique considéré comme essentiel dans la dynamique des écosystèmes marins, par de nombreux auteurs (Sissenwine, 1984 ; Goñi, 1998 ; Hall, 1999).

Parallèlement à l'évolution des abondances, on assiste à une diminution du niveau trophique moyen, sensible aussi bien au sein de l'écosystème qu'au niveau des captures. Une telle évolution a été observée dans de nombreux écosystèmes (Pauly et *al.*, 1998). On montre ici qu'elle est une

conséquence « mécanique » de la pêche, au même titre que la diminution de la taille moyenne des poissons dans une exploitation mono-spécifique. Dès lors, la réduction du niveau trophique des captures n'est pas un signe en soit d'une situation de surexploitation écosystémique. En revanche, elle montre que l'action anthropique a un impact sensible à l'échelle de la dynamique de l'ensemble de l'écosystème ; elle est, en ce sens, un signal écosystémique fort. Dans le même esprit, l'exploitation conduit à un accroissement de la pente et de l'intercept du spectre de taille, observé dans de nombreux écosystèmes réels (Sheldon et al, 1972 ; Pope et Knights, 1982 ; Rice et Gislason, 1996 ; Rochet et al, 1997) ou simulés (Benoit et al, 1998 ; Shin, 2000), et qui est ici mise en évidence sous la forme d'un spectre de poids.

En terme de capture, le modèle conduit également à un résultat remarquable. La production en tonnage apparaît en effet comme une fonction monotone croissance de l'effort de pêche. Dans le cas d'un modèle de type bottom-up, la production tend ainsi vers la biomasse du niveau trophique de première capture à l'état vierge. Dans le cas du modèle top-down, elle peut même être supérieure à cette biomasse, reflétant ainsi des mécanismes de réaction de l'écosystème à la pression de pêche. Une telle évolution implique que le potentiel de production des océans pourrait être de très loin supérieur aux captures actuelles, sans qu'aucun phénomène de surexploitation écosystémique n'intervienne. Une exploitation dirigée sur le zoo-plancton (..en vue de production de farine pour l'aquaculture ?) aurait ainsi des potentiels de production mondiale de l'ordre de plusieurs milliards de tonnes. Cette évolution se traduirait cependant par la chute du niveau trophique moyen des captures et par la quasi-disparition des espèces prédatrices.

Un concept tel que le MSY apparaît ainsi inapproprié à l'échelle de l'ensemble de l'écosystème, et tant que l'on s'en tient à une production en tonnage. En revanche, le modèle montre deux choses. D'une part, le phénomène de surexploitation peut être observé pour tous les niveaux trophiques supérieurs au niveau de première capture  $\tau_c$ . Cette observation rejoint les conclusions de Pauly (1979) et de May et al. (1979) qui montrent que dans un modèle prédateur/proie la notion de MSY ne peut s'appliquer qu'aux seuls prédateurs. D'autre part, la surexploitation peut intervenir en terme de production en valeur, dès lors qu'on admet des prix faibles pour les captures de bas niveau trophique. Même si cette dernière hypothèse est évidemment critiquable (notamment lorsque l'on raisonne à long terme), un tel résultat tend à montrer que la surexploitation des écosystèmes marins est d'abord un problème économique, qui risque de se poser en terme de rentabilité des exploitations halieutiques <sup>(5)</sup>.

Enfin, le modèle dynamique permet de rendre compte des situations de transition qui accompagnent toute modification de l'effort de pêche. Il montre surtout que la cinétique des flux trophiques peut avoir un impact direct sur la variabilité temporelle des abondances. Ainsi, la forte instabilité des ressources halieutiques de bas niveau trophique, par exemple chez les petits pélagiques (Cury et Roy, 1991), peut être interprétée comme une conséquence directe de la rapidité des transferts trophiques, dans ce compartiment de l'écosystème. A l'inverse, des transferts plus lents induiraient chez les prédateurs supérieurs une plus grande stabilité des biomasses. La biomasse totale de l'écosystème, quant à elle, présenterait une variabilité limitée, ce qui est également une caractéristique relevée dans de nombreux écosystèmes (Beddington, 1984 ; Murawski et al, 1991 ; May et al, 1979). Enfin, dans un tel schéma, l'exploitation tend à accroître très significativement l'instabilité de ces biomasses totales.

### **Vers une application à des écosystèmes réels**

Le modèle est ici utilisé dans un cadre théorique, pour analyser les impacts génériques de la pêche sur les écosystèmes. L'analogie avec le modèle mono-spécifique ouvre cependant de très nombreuses perspectives, pour une utilisation du modèle dans un cadre plus opérationnel d'aide à la compréhension et à la gestion d'écosystèmes particuliers. Trois principales voies de recherche peuvent ici être succinctement évoquées.

. La première conduirait à estimer les paramètres du modèle, pour un écosystème donné, à partir des statistiques de capture et des observations issues de campagnes à la mer. En particulier, des méthodes

---

<sup>(5)</sup> Dans l'esprit de l'auteur, un tel résultat ne conduit pas à l'idée que la gestion écosystémique pourrait dès lors consister à laisser jouer les seules régulations économiques, bien au contraire. D'une part parce que celles-ci auraient vraisemblablement un coût social élevé, mais aussi et surtout parce que des considérations éthiques ou écologiques doivent aussi être prises en compte. En particulier, la préservation de la biodiversité devrait logiquement conduire à la préservation des niveaux trophiques supérieurs, donc à la limitation de l'effort de pêche. Le modèle tend à montrer qu'une telle limitation ne peut être que le résultat d'un choix volontariste. A l'inverse, la logique économique ne peut à terme que conduire à un renchérissement de la valeur des captures de bas niveau trophique, donc à un impact croissant sur les biomasses de l'ensemble de l'écosystème.

de type analyse des cohortes, menées à partir des captures par niveau trophique, devraient permettre d'estimer des taux de transfert par pêche  $F(\tau)$ , plus réalistes que les simples taux constants utilisés ici. En quelque sorte, on passerait ainsi d'une utilisation du modèle analogue à une approche mono-spécifique de type Beverton et Holt (1957) à une utilisation de type Ricker (1958).

. La seconde consisterait à s'appuyer sur des séries chronologiques, relatives aux paramètres émergeant du modèle (captures, biomasses, niveau trophique), pour en estimer les paramètres d'entrée ( $M, F, \alpha, \dots$ ). Une telle démarche peut naturellement s'appuyer sur toutes les méthodes de la statistique fréquentiste ou bayésienne.

. Enfin, de nombreux écosystèmes ont fait l'objet de modélisation de type Ecopath. Ceci conduit à une base d'information extrêmement riche et qui mériterait sans doute d'être ré-exploitée, en référence au modèle présenté ici.

Naturellement, une telle application du modèle à des cas réels ne peut être envisagée que par étapes successives, dans un processus d'approximation, erreurs, corrections (...). En particulier, plusieurs des paramètres du modèle restent largement inconnus, dans des cas réels. L'histoire des modèles mono-spécifiques tend cependant à montrer que le processus de modélisation conduit d'abord à des diagnostics grossiers, basés sur des estimations rudimentaires, voire empiriques, des paramètres, mais dont la fiabilité tend progressivement à s'accroître. Le modèle bénéficie ainsi de l'amélioration des connaissances, autant qu'il y contribue lui-même.

## CONCLUSION

Les modèles de dynamique des populations mono-spécifiques, couramment utilisés en halieutique, présentent une double caractéristique. D'une part, ce sont des outils théoriques qui permettent une représentation générique de la dynamique d'une ressource naturelle soumise à la pêche. Ils ont ainsi une valeur intrinsèque, indépendamment de toute référence à un stock particulier (on parlait à une époque de la « théorie mathématique des pêches »). D'autre part, ces modèles sont des outils de diagnostics permettant d'analyser des situations particulières, et débouchant généralement sur des prévisions et des recommandations de gestion.

En matière d'approche écosystémique, la plupart des modèles actuellement mis en œuvre s'attachent à la représentation du fonctionnement de tout ou partie d'un écosystème donné. C'est le cas des modèles Ecopath ou Ecosim, qui constituent en quelque sorte une « boîte à outils » permettant d'analyser le fonctionnement trophique de l'écosystème considéré. La généralité de cette approche réside dans sa capacité à s'appliquer à tout type d'écosystème. Dans chaque cas étudié, on peut en outre explorer par simulation l'impact de la pêche ou de toute modification de la pêche. En revanche, ces modèles n'offrent pas un cadre conceptuel général, aboutissant à une représentation théorique cohérente de l'impact écosystémique de la pêche. Comme le note Hall (1999), « mechanistic theory to explain observed community patterns remains limited. The key to developing the required theory probably lies in the construction and careful analysis of theoretical models ». Shin (2000) précise à ce sujet « il est en particulier manifeste que, dans notre compréhension théorique des écosystèmes, manque un lien fonctionnel entre le tout et les parties le composant ».

Le modèle écosystémique structuré par niveau trophique constitue donc une tentative dans ce sens. A ce stade, on ne peut qu'être frappé par la cohérence des résultats théoriques auxquels le modèle conduit. Il semble ainsi constituer un cadre conceptuel cohérent pour une représentation théorique des effets écosystémiques globaux de la pêche. En revanche, la capacité du modèle à représenter des écosystèmes particuliers, et surtout à en déduire des éléments de diagnostics et de pronostics pertinents, n'a pas été analysée ici. Une telle application du modèle à des cas réels pourrait s'appuyer sur de nombreuses connaissances actuellement disponibles. Elle devra naturellement constituer une étape supplémentaire de validation du modèle.

## BIBLIOGRAPHIE

Andersen K.P., E. Ursin, 1977. A multispecies extension to the Beverton and Holt theory of fishing, with accounts of phosphorus circulation and primary production. *Meddelelser fra Danmarks Fiskeriog Havundersogelser*, 7:139-435.

Bax N.J., 1998. The significance and prediction of predation in marine fisheries. *ICES J. Mar. Sci.*, 55 : 997-1030.

Beddington J.R., 1984. The response of multispecies systems to perturbations. *In*. Exploitation of marine communities, May R.M. (ed.), Springer-Verlag, Berlin:209-225.

- Benoit E., F. Blanchard, J. Boucher, J.C. Poulard, M.J. Rochet, A. Souplet, Y. Vérin, 1998. La pente de la structure en taille multispécifique : un indicateur de l'effet de la pêche sur les peuplements de poisson exploités. Rapport scientifique intermédiaire, Programme "Environnement, Vie et Sociétés", 12p.
- Beverton R.J.H., S.J. Holt, 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Chapman and Hall, Fish and Fisheries series 11, London, 533 p.
- Botsford L.W., J.C. Castilla, C.H. Peterson, 1997. The management of fisheries and marine ecosystems. *Science*, **277**:509-515.
- Cavérvivière A., 1993. Les ressources en poissons démersaux et leur exploitation. *In* : Environnement et ressources aquatiques en Côte d'Ivoire, Le Loeuff P., E. Marchal, P.P. Amon Kothias (eds.), Orstom Editions, Paris, 427-488.
- Christensen V., D. Pauly, 1992. ECOPATH II – a software for balancing steady-state ecosystem models and calculation network characteristics. *Ecol. Model.*, **61** :169-185.
- Goñi R., 1998. Ecosystem effects of marine fisheries : an overview. *Ocean and Coastal Management*, **40**:37-64.
- Cury P., C. Roy (eds.), 1991. Pêcheries Ouest-Africaines : variabilité, instabilité et changement. Orstom Editions, Paris, 525 p.
- Gulland J.A., S. Garcia, 1984. Observed patterns in multispecies fisheries. *In*: Exploitation of marine communities, May R.M. (ed.), Springer-Verlag, Berlin: 155-190.
- Hall S.J., 1999. The effects of fishing on marine ecosystems and communities. Blackwell Science, Great Britain, 274 p.
- Hilborn R., C.J. Walters, 1992. Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty. Chapman & Hall, New York, 570 p.
- Holling C.S., 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Canadian Entomologist*, **91**:293-320.
- Lindeman R.L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, **23**:399-418.
- May R.M., J.R. Beddington, C.W. Clark, S.J. Holt, R.M. Laws, 1979. Management of multispecies fisheries. *Science*, **205**:794-798.
- Murawski S.A., A.M. Lange, J.S. Idoine, 1991. An analysis of technological interactions among Gulf of Maine mixed-species fisheries. *ICES Mar. Sci. Symp.*, **193**: 237-252.
- Pauly D., 1979. Theory and management of tropical multispecies stocks: a review, with emphasis on the Southeast Asian demersal fisheries. *ICLARM Studies and Reviews*, **1**:35 p.
- Pauly D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese, F. Torres Jr., 1998. Fishing down marine food webs. *Science*, **279**:860-863.
- Polovina J.J., 1984. Model of a coral reef ecosystem I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reef*, **3**:1-11.
- Pope J.G., B.J. Knights, 1982. Simple models of predation in multi-age multispecies fisheries for considering the estimation of fishing mortality and its effects. *In* : Multispecies approaches to fisheries management advice, Mercer M.C. (ed.), *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, **59**: 64-69.
- Rice J., H. Gislason, 1996. Patterns of change in the size spectra of numbers and diversity of the North Sea fish assemblage, as reflected in surveys and models. *ICES J. mar. Sci.*, **53**: 1214-1225.
- Ricker W.E., 1954. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board Can.*, **11**:559-623.
- Ricker W.E., 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 191-300.
- Rochet M.J., 1998. Short-term effects of fishing on life history traits of fishes. *ICES J. Mar. Sci.*, **55** :371-391.
- Rochet M.J., J.C. Poulard, J. Boucher, 1997. Analysis of the spatial and temporal variability of the size spectrum of the fish community in the Bay of Biscay, 1987-1995. Working Paper to 1997 ICES Working Group on Ecosystem Effects of Fishing, 14p.
- Sheldon R.W., A. Prakash, W.H. Sutcliffe, 1972. The size distribution of particles in the ocean. *Limnol. Oceanogr.*, **17**: 327-340.
- Shin Y.J., 2000. Interactions trophiques et dynamiques des populations dans les écosystèmes marins exploités. Approche par modélisation individu-centrée. Thèse de doctorat, spécialisation biomathématiques. Université de Paris 7. 245 p.
- Sissenwine M.P., 1984. Why do fish populations vary? *In* : Exploitation of marine communities, May R.M. (ed.), Springer-Verlag, Berlin:59-94.
- Sutcliffe W.H., K. Drinkwater, B.S. Muir, 1977. Correlations of fish catch and environmental factors in the Gulf of Maine. *J. Fish. Res. Board Can.*, **34**:29-30.
- Thompson W.F., 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.
- Walters C., V. Christensen, D. Pauly, 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Rev. Fish Biol. Fish.*, **7**:139-172.

## ANNEXE : VERS UNE FORMULATION DU MODELE, PAR MODELISATION DES FLUX DE BIOMASSES

L'écosystème est ici caractérisé par la variable d'état  $B(t, \tau)$  quantifiant la biomasse du niveau trophique  $\tau$  à l'instant  $t$ . Le flux de biomasse intervenant à chaque niveau trophique correspond alors à :  $dB(t, \tau) / dt$

On admet généralement que les flux de biomasse dans un écosystème peuvent être caractérisés par un coefficient d'efficacité trophique, qu'on notera  $\lambda$  et qui mesure le ratio entre le gain de poids (pour un prédateur) et la biomasse (de proie) ingérée. En l'absence de pêche (écosystème vierge), la totalité du flux « sortant » du niveau trophique  $\tau$  peut être considérée comme un flux « entrant », par prédation, au niveau trophique  $\tau+1$ , soit :

$$\frac{dB(t, \tau+1)}{dt} = \lambda \cdot \frac{dB(t, \tau)}{dt}$$

Naturellement, le coefficient d'efficacité trophique peut être lui-même fonction du niveau trophique. Dans la littérature halieutique, il est cependant courant de le considérer constant et une valeur  $\lambda=10\%$  est généralement citée. De l'équation précédente on déduit, plus généralement :

$$\frac{dB(t, \tau + \Delta\tau)}{dt} = \lambda^{\Delta\tau} \cdot \frac{dB(t, \tau)}{dt}$$

La forme de cette équation est strictement identique à celle de l'équation (3), à un changement de variables près. En effet, en notant :

$$\frac{dB(t, \tau)}{dt} = N(\tau), \quad \text{et :} \quad \lambda = e^{-M},$$

l'équation devient  $N(\tau + \Delta\tau) = N(\tau) \cdot e^{-M \cdot \Delta\tau}$ , soit l'équation (3). En revanche, les variables du modèle n'ont plus la même signification.  $N(\tau)$  désigné ici le flux de biomasse intervenant dans l'écosystème, au niveau trophique  $\tau$  (sous hypothèse d'équilibre, ce flux est ici considéré constant au cours du temps).  $M$  est un coefficient caractéristique de ce flux. Il s'exprime selon l'une des formes suivantes :

$$M = -\ln(\lambda) = -\frac{1}{N(\tau)} \cdot \frac{dN(\tau)}{d\tau} = -\frac{1}{N(\tau)} \cdot \frac{\partial^2 B(t, \tau)}{\partial t \cdot \partial \tau}$$

La biomasse totale du niveau trophique  $\tau$ , peut dès lors être exprimée sous une forme identique à celle de l'équation (1). Dans cette formulation,  $W(\tau)$  désigne l'âge moyen de la biomasse de niveau trophique  $\tau$ . En effet, la biomasse présente à l'instant  $t$  correspond à un processus d'accumulation du flux, de l'âge théorique 0 à l'âge  $W(\tau)$ . Soit :

$$B(\tau) = \int_0^{W(\tau)} N(\tau) \cdot dt, \quad \text{d'où, } N(\tau) \text{ étant constant :} \quad B(\tau) = N(\tau) \cdot W(\tau)$$

L'âge moyen des organismes est évidemment une fonction croissante du niveau trophique et il semble réaliste de la modéliser par une équation logistique généralisée (cf. équation 4). Dès lors, cette seconde formulation du modèle de biomasse aboutit à des expressions identiques à celle de la formulation présentée dans le texte, mais avec des significations de variables qui diffèrent.

Cette seconde formulation peut être prolongée dans les étapes suivantes de construction du modèle :

- La prise en compte de l'exploitation, conduit à considérer qu'une partie du flux « sortant » au niveau trophique  $\tau$  est « détourné » par la pêche. Seule, une fraction de ce flux « sortant » est aussi un flux « entrant », par prédation, au niveau trophique supérieur

Soit :

$$\frac{dB(t, \tau+1)}{dt} = \lambda \cdot \lambda' \cdot \frac{dB(t, \tau)}{dt}$$

D'où on déduit une expression de la forme :  $M(\tau + \Delta\tau) = N(\tau) \cdot e^{-(F+M) \cdot \Delta\tau}$ , avec  $\lambda' = e^{-F}$ .

- L'introduction d'un effet top-down est également possible, même si la formulation semble ici plus complexe. Il semble en effet logique d'admettre qu'une diminution de la biomasse des prédateurs (donc du flux  $M(\tau+1)$ ) conduit à une augmentation de la biomasse des proies (donc du flux  $M(\tau)$ ).
- Les captures sont ici exprimées comme un cumul du flux de biomasse « détourné » par la pêche. Ceci conduit à des formulations mathématiques et à des résultats qualitatifs équivalents à ceux présentés dans le texte. En particulier, l'exploitation à une baisse des flux de biomasse disponible en tant que flux trophique dans l'écosystème. Elle conduit à une diminution de l'âge moyen de la biomasse ( $W(\tau)$ ), aussi bien dans les captures que dans l'écosystème lui-même.