

Étude de la dynamique du stock d'anguilles dans un bassin versant, en vue de sa gestion: présentation d'une approche conceptuelle

D. Gascuel et Guy Fontenelle

Département Halieutique, École Nationale Supérieure Agronomique
65, Rue de St-Brieuc, 35042 Rennes Cedex, France.

GASCUEL, D. et G. FONTENELLE. 1994. Étude de la dynamique du stock d'anguilles dans un bassin versant, en vue de sa gestion: présentation d'une approche conceptuelle, p. 43-50. In F. Cotton, S. Asselin, G. Shooner, L. Bernatchez et P. Bérubé [éd.]. Colloque franco-québécois sur l'intégration des technologies modernes à la gestion des poissons dulcicoles et amphihalins. Québec, juin 1992. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Service de la faune aquatique, 210 p.

Introduction

L'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.) constitue une ressource biologique, économique et sociale commune à tous les pays de la façade de l'Atlantique ouest. Elle fait l'objet d'une exploitation et d'un marché international très actif.

Tous les indices disponibles indiquent à l'heure actuelle une diminution de l'abondance de cette ressource (Anonyme, 1984a, 1984b; Anonyme, 1988) sans que les causes, sans doute multiples, puissent en être clairement déterminées.

Face à cette situation, la recherche d'une gestion globale du stock, à l'échelle de son aire de distribution (Europe et Afrique du Nord), apparaît non seulement très difficile à mettre en oeuvre mais surtout largement illusoire quant à son efficacité. En particulier, il est hautement improbable qu'existe une quelconque relation entre le nombre de géniteurs quittant le domaine continental au stade anguille argentée et le nombre de recrues qui en est issu quelques années plus tard, arrivant sur les côtes au stade civelle.

Une autre approche est en revanche possible. S'inspirant du modèle de rendement par recrue (Ricker, 1954) communément utilisé en halieutique marine, elle consiste à rechercher la meilleure utilisation possible du recrutement disponible quelle que soit par ailleurs l'importance de ce recrutement. Cette démarche, et plus généralement ce qu'on appelle l'approche structurale par âge, présente en particulier un intérêt majeur: elle permet d'envisager une gestion de la ressource à l'échelle d'un bassin versant pris dans son entier (partie estuarienne et fluviale).

Cependant, le modèle de rendement par recrue classique ne peut être directement transposé au cas de l'anguille. Des adaptations doivent être envisagées en raison des particularités de la biologie de l'espèce et de son exploitation. C'est à cette adaptation du modèle de rendement par recrue au cas de l'anguille, et donc plus généralement, à un schéma d'approche conceptuelle de la dynamique du stock dans un bassin versant, qu'est consacrée cette communication.

Rappel: La notion de rendement par recrue

Initialement, le modèle de rendement par recrue s'appuie sur l'idée fondamentale suivante: le recrutement d'un stock (nombre de poissons entrant chaque année dans une pêcherie) ne

dépend pas de l'abondance des géniteurs dont il provient; il est par conséquent indépendant de l'intensité et des caractéristiques de l'exploitation de ce stock.

Cette idée peut paraître paradoxale; elle est cependant très largement confortée par l'ensemble des résultats scientifiques établis en halieutique marine. Elle s'explique bien lorsqu'on connaît, d'une part, l'extraordinaire fécondité de la plupart des ressources vivantes aquatiques (comparativement à celles des ressources terrestres) et, d'autre part, la très grande mortalité naturelle affectant la «phase pré-recrutée», notamment les stades larvaires. On conçoit dès lors aisément que le nombre de recrues dépend bien plus des variations des taux de mortalité avant recrutement, en liaison notamment avec les variations des facteurs écologiques (biotiques et abiotiques), que de l'abondance des géniteurs.

À de rares cas particuliers près, cette idée de base souffre d'une seule exception d'envergure: c'est lorsque l'exploitation ou plus généralement l'action anthropique se traduit par une diminution considérable de l'abondance des géniteurs. Si on poursuit le raisonnement jusqu'à sa limite, il est en effet évident qu'un stock de géniteur nul, produira un recrutement nul. De manière empirique, on considère cependant que l'effet dépresseur d'une baisse de l'abondance des géniteurs sur le recrutement n'est, en général, susceptible de se faire sentir que pour des abondances inférieures à 5 % ou 10 % de celle d'un stock à l'état vierge (absence d'exploitation).

Dans le cas de l'anguille, l'existence d'une relation entre le nombre d'anguilles argentées quittant le littoral atlantique et le nombre de civelles recrutées quelques années plus tard apparaît ainsi hautement hypothétique. La fécondité de cette espèce est en effet considérable et le taux de mortalité des larves très élevé; il dépasserait 99,5 % (Tesch, 1980). En outre, même si des indices de baisse de l'abondance du stock existent, l'anguille reste encore une espèce très abondante dans la plupart des pays européens.

Enfin l'anguille est une espèce migratrice dont les juvéniles au stade civelle se répartissent dans tous les bassins versants de l'aire de distribution, indépendamment, selon toute vraisemblance, de la provenance de leurs géniteurs. Autrement dit, toute politique de gestion du stock dont l'objectif serait de protéger le potentiel reproducteur, en vue d'accroître le recrutement, paraît vouée à l'échec, tant d'un point de vue

théorique que pratique. Pour des résultats, à terme hypothétique, il faudrait, en effet, que des mesures de gestion significatives soient prises à l'échelle des différents pays, dans les différents milieux habités par l'anguille et pour les différents stades biologiques exploités...

Un dernier ensemble de considération devrait convaincre les plus sceptiques. L'absence de relation stock de géniteurs/recrutement est une justification suffisante mais non nécessaire à l'utilisation du modèle de rendement par recrue. Si on admet que le seul problème est d'utiliser au mieux le recrutement disponible, la démarche la plus courante consiste à rechercher une maximisation des captures. Le dilemme est simple:

- faut-il pêcher les animaux jeunes, c'est-à-dire lorsqu'ils sont nombreux mais de faible poids individuel?
- faut-il adopter des mesures de limitation de l'effort et de réglementation des engins de pêche, conduisant à la capture d'animaux en moyenne plus âgés, moins nombreux à cause de la mortalité naturelle, mais plus gros en liaison avec la croissance pondérale?

Ce bilan entre «mortalité» et «croissance» dépend des caractéristiques biologiques de l'espèce et des caractéristiques de la pêcherie (régime d'exploitation).

De la même manière, le modèle de rendement par recrue peut être utilisé pour estimer une production de géniteurs en fonction des caractéristiques de l'exploitation affectant les différents stades biologiques.

Dans le cas de l'anguille, le modèle sera donc utilisé en s'intéressant aux deux grandeurs, captures et production, de géniteurs. Pour chaque cohorte annuelle, recrutée au stade civelle dans un bassin versant donné (estuaire et zone fluviale), on cumulera les captures effectuées sur cette cohorte sur l'ensemble de sa vie (stades civelle, anguille jaune et anguille argentée); on estimera la production de géniteurs, en nombre ou en biomasse, quittant ce bassin versant au stade anguille argentée, pour aller se reproduire en Mer des Sargasses.

L'effectif au recrutement restant inconnu, ces résultats seront exprimés en valeurs moyennes par recrue ou pour 100 recrues. Le modèle conduit ainsi à une formulation mathématique qui indique, en fonction des paramètres caractéristiques de l'exploitation, l'effectif et la biomasse: des captures, des animaux morts naturellement et des géniteurs échappant à ces deux causes de mortalité (pour 100 civelles ou 100 g de civelles recrutées).

L'approche structurée par âge: la démarche classique utilisée en halieutique marine.

Le modèle de rendement par recrue s'inscrit en fait dans un ensemble d'approches méthodologiques plus larges qui constituent la modélisation structurée par âge, dont on rappellera ici rapidement le principe (Figure 1).

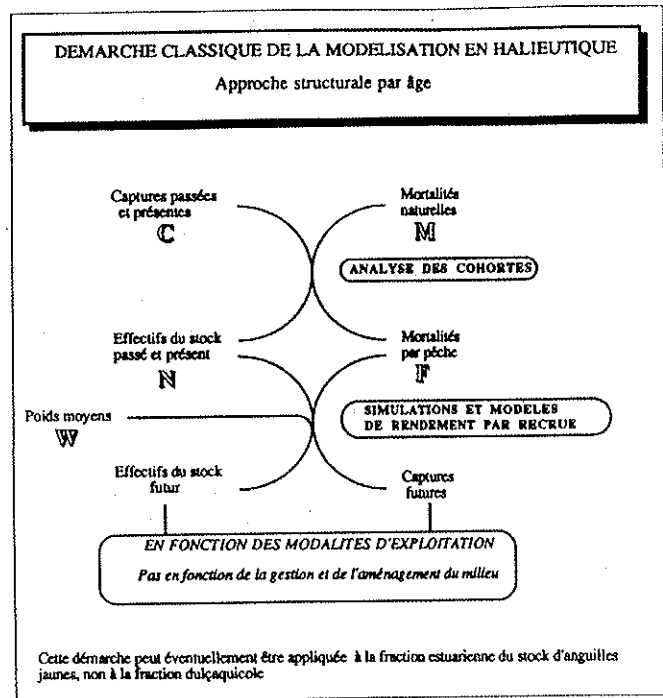


Figure 1. Schéma de la démarche classique de la modélisation en halieutique: approche structurée par âge.

L'analyse des cohortes constitue classiquement la première étape. Disposant d'une matrice des captures par âge (les lignes correspondent aux différents âges et les colonnes aux années pour lesquelles les statistiques de pêche sont disponibles) et d'une matrice similaire des taux instantanés de mortalité naturelle, cette méthode d'analyse permet d'estimer: d'une part, la matrice de l'effectif du stock par âges et par années et, d'autre part, la matrice correspondante des taux instantanés de mortalité par pêche.

Pour être plus exact, il faut préciser que le système d'équations ainsi défini comporte en outre une indétermination pour chaque cohorte considérée. Cette difficulté peut être résolue, soit par l'introduction d'un paramètre d'entrée supplémentaire (généralement le taux d'exploitation terminal, rapport entre la mortalité par pêche et la mortalité totale, pour le groupe d'âge le plus âgé), soit par l'utilisation de procédures complémentaires telles que le «tuning» (Pope et Shepherd, 1985); l'analyse est alors calibrée en fonction de données d'effort de pêche ou d'indices d'abondance.

L'analyse des cohortes constitue en premier lieu, un outil extrêmement puissant d'investigation de l'histoire passée et récente du stock. Elle peut, de ce point de vue, être considérée comme un modèle explicatif. Pour des raisons de convergence de l'analyse, qu'il serait trop long de détailler ici, l'image obtenue est d'autant plus fiable qu'elle concerne un passé éloigné. À l'inverse, les résultats obtenus sur la période récente sont plus sensibles à l'estimation des paramètres d'entrée du modèle. Ceci est particulièrement vrai pour les stocks faiblement exploités.

Le
l'es
par
est
des
et à

Le
poi
ent
l'hy
ran
cell
les
hor
peu
par
par
cha
tati
lée
com
ma

Le
tion
cap
du
gne
grâ
pas
teci
du
qu'
me
que
auc

Ent
être
gén
outi
du s
tati

Ces
rine
plus
man
que
cieu
ayan
men

La p
com
ci a

Le second intérêt majeur de l'analyse des cohortes réside dans l'estimation des paramètres «effectif du stock» et «mortalité par pêche». Ces paramètres, auxquels il convient d'ajouter une estimation des poids moyens par âge, constituent à leur tour des variables d'entrée pour les modèles de prédictions à court et à long terme.

Le modèle de rendement par recrue permet ainsi de calculer le poids des captures effectuées en moyenne pour chaque recrue entrant dans la pêcherie. Ce rendement peut être estimé sous l'hypothèse d'un régime d'exploitation constant en considérant que les mortalités par pêche seront à l'avenir identiques à celles estimées pour la dernière année (ou en moyenne pour les dernières années) prise en compte dans l'analyse des cohortes. De même, toute modification du régime d'exploitation peut être simulée, en modifiant judicieusement ces mortalités par pêche. Une augmentation globale de l'effort de pêche sera par exemple traduite en multipliant les mortalités par pêche à chaque âge pour un coefficient correspondant à cette augmentation. Une augmentation de maillage sera quant à elle simulée, en attribuant des valeurs nulles, aux mortalités par pêche correspondant aux jeunes âges épargnés par le nouveau maillage.

Le modèle de rendement par recrue débouche sur une prédiction à long terme: les estimations effectuées concernent les captures obtenues sur toute la durée de vie de la cohorte suivie du recrutement jusqu'au décès du dernier individu. Ce diagnostic peut être complété par des précisions à court terme grâce aux techniques de simulations que nous ne détaillons pas ici. Notons simplement que la principale limitation de ces techniques réside dans la nécessité d'introduire une estimation du recrutement futur, pour chacune des années simulées. Lorsqu'on simule des années successives, on aboutit ainsi rapidement à une situation dans laquelle le diagnostic ne dépend plus que de ces recrutements introduits et ne présente donc plus aucune valeur prédictive.

Enfin, rappelons que le modèle de rendement par recrue peut être complété par une estimation de la production moyenne de géniteurs par recrue. L'approche structurale constitue ainsi un outil de prédiction extrêmement puissant, tant de l'état futur du stock que des captures, en fonction des modalités d'exploitation qui seront appliquées.

Ces méthodes sont couramment utilisées en halieutique marine. Elles fournissent dans ce cas des diagnostics d'autant plus fiables que l'on s'intéresse à des stocks exploités de manière intense. Leur utilisation pour la définition de politique de gestion des pêches s'avère alors extrêmement précieuse même si d'autres éléments (économiques, sociaux ou ayant trait aux variations de l'environnement) doivent également être pris en compte.

Quelques particularités de l'anguille et de son exploitation

La première particularité biologique de l'anguille à prendre en compte est bien évidemment son caractère migratoire. Celui-ci a plusieurs conséquences.

En premier lieu, et c'est un aspect positif en tant que source de simplicité et de rigueur, l'unité de stock prise en compte pour la gestion peut être définie très clairement. C'est l'ensemble des animaux peuplant le réseau hydrographique d'un bassin versant fluvial, y compris la zone estuarienne. La limite aval du stock ainsi défini correspond à la zone marine; les études concernant les peuplements estuariens d'anguilles montrent en effet une décroissance des densités en aval des estuaires (Gascuel et Fontenelle, 1989, 1990) et une quasi absence dans le domaine maritime. Si quelques déplacements d'anguilles jaunes semblent avoir été mis en évidence d'un estuaire à un autre, il n'en demeure pas moins que ce phénomène apparaît quantitativement très limité. Les échanges entre les stocks sont ainsi tout à fait négligeables (en tout cas très inférieurs à ce qu'ils peuvent être dans la plupart des stocks marins faisant l'objet d'une modélisation).

De même, le recrutement peut ici être défini très clairement. Il correspond à l'arrivée des civelles dans la zone estuarienne, généralement en période hivernale. Il permet de définir un âge relatif, compté à partir de cette arrivée, indépendamment de la durée de la phase marine précédente. En outre, l'existence d'une exploitation commerciale de civelles dans la plupart des estuaires du littoral atlantique français, permet de disposer d'indices d'abondance du recrutement (Guérault *et al.*, 1986; Gascuel, 1987; Desaunay *et al.*, 1987; Guérault *et al.*, 1987; Guérault et Desaunay, 1989; Ben Abdallah, 1991) qui pourront s'avérer utiles dans des analyses sur une longue période.

Le caractère migratoire de l'espèce conduit ensuite à distinguer deux fractions de stocks différentes et pour une part indépendante (Figure 2). Une partie des civelles arrivant en estuaire se sédentarisent en effet sur place et accomplissent dans ce milieu, l'ensemble de leur phase de croissance et de différenciation sexuelle jusqu'au stade anguille argentée. Le peuplement de la zone fluviale proprement dit est assuré, quant à lui, d'une part par des civelles qui arrivent dans l'estuaire en hiver et poursuivent leur migration vers l'amont au printemps suivant (Elie et Rigaud, 1984; Legault, 1986; Gascuel, 1987b; Legault et Porcher, 1989), et d'autre part par des anguilles jaunes qui, après une sédentarisation temporaire dans l'estuaire, reprennent leur migration à un stade ultérieur (Legault, 1986; Gascuel et Fontenelle, 1989, 1990). Les études les plus récentes sur la structure des otolithes des anguilles jaunes et argentées (Mounaix, 1991, 1992a, 1992b) confirment notamment la relative indépendance de ces deux fractions de stocks. En particulier, le peuplement estuarien correspondrait bien à des animaux sédentarisés sur place et non à l'incursion temporaire d'animaux en provenance du domaine fluvial.

Enfin, l'existence d'une migration anadrome de reproduction chez l'anguille se traduit par le fait que la production de géniteurs correspond à un échappement du système. Du point de vue de la modélisation, la dévalaison peut ainsi être traitée de la même manière qu'une mortalité, par l'estimation de taux instantanés de dévalaison. Ceci a naturellement des conséquences en matière de méthode d'estimation des paramètres d'entrée du modèle.

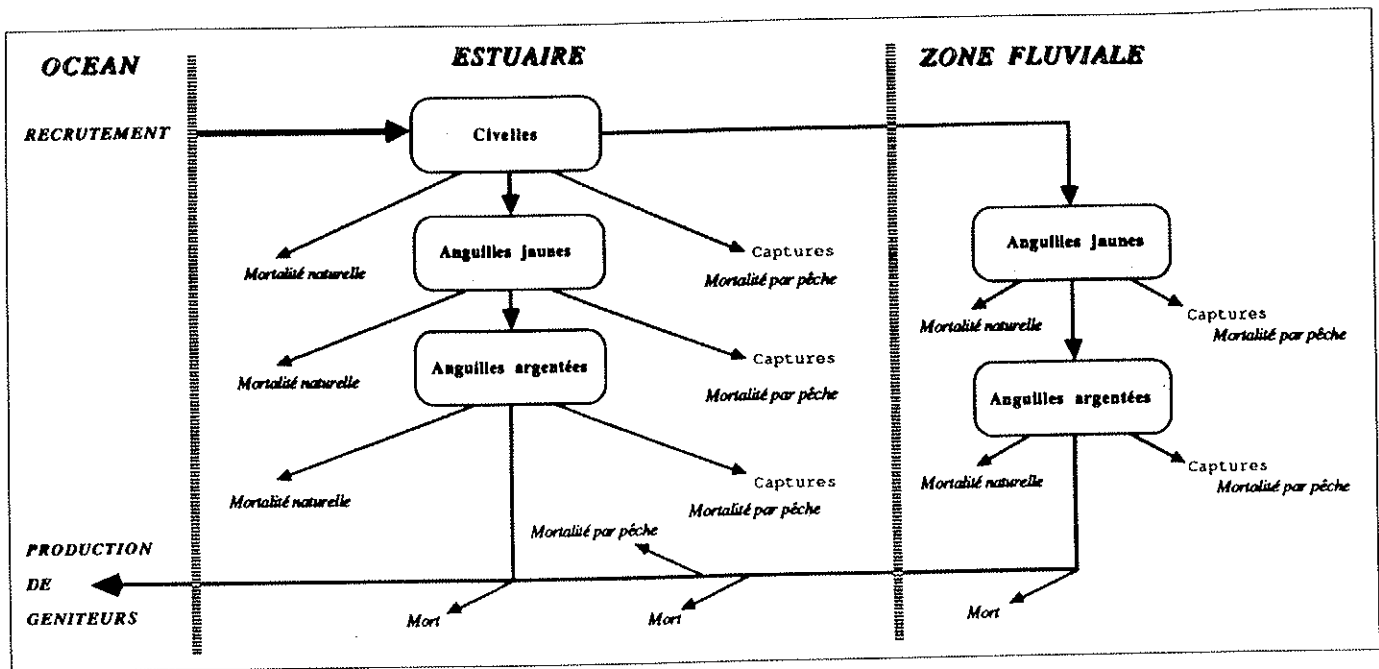


Figure 2. Schéma simplifié illustrant l'évolution des effectifs au cours du cycle de l'anguille selon les milieux et les stades: deux fractions peuvent être mises en évidence.

Ceci a également des conséquences quant à la manière dont la gestion des stocks devra être envisagée. En effet, dans le cas de l'anguille, toute exploitation de l'espèce ne peut intervenir bien évidemment que sur des stades juvéniles, avant reproduction. Ainsi, du strict point de vue de la protection du potentiel reproducteur, l'exploitation des stades jeunes et notamment des civelles n'est a priori pas plus néfaste, contrairement à ce que le bon sens commun admet généralement, que l'exploitation des stades plus âgés.

On aborde ici une autre caractéristique essentielle de la biologie de l'anguille qui est l'existence de trois stades biologiques distincts au cours de la vie continentale. Les stades civelle, anguille jaune et anguille argentée présentent des différences non seulement morphologiques et anatomiques, mais aussi métaboliques, physiologiques et comportementales. Ces différences se traduisent, selon toute vraisemblance, par des variations de la mortalité naturelle. De plus, si la transformation civelle/anguille jaune intervient sensiblement au même âge chez tous les individus, il n'en va pas de même pour la métamorphose anguille jaune/anguille argentée. L'âge de métamorphose dépend ici des taux de croissance (Rossi et Colombo, 1979; Vollestad, 1989) et de la différenciation sexuelle (Colombo *et al.*, 1984).

Au plan de la modélisation, cette métamorphose pourra elle aussi être traitée comme une mortalité apparente des anguilles jaunes par l'intermédiaire de «taux d'argenture». L'avalaison succédant rapidement à «l'argenture», ces taux pourront être considérés directement comme la somme de trois taux, correspondant respectivement à la mortalité naturelle, à la mortalité par pêche et à l'échappement vers l'océan des anguilles argentées.

La modélisation du stade anguille jaune s'attachera au suivi d'une cohorte d'âge en âge et d'année en année; chaque année,

tout groupe d'âge sera sujet à une mortalité naturelle, une mortalité par pêche et une mortalité apparente par argenture. La fraction échappant à ces phénomènes constituera l'année suivante le groupe d'âge supérieur.

La modélisation du stade anguille argentée ne concernera qu'une seule année: chaque groupe d'âge «recruté» dans ce stade par le phénomène «d'argenture» disparaît en effet au cours de l'année soit par mortalité naturelle ou par pêche, soit par échappement vers l'océan.

Enfin, et c'est sans doute l'essentiel, la succession des différents stades biologiques donne lieu à des méthodes de pêche différentes qui sont mises en œuvre par plusieurs catégories de pêcheurs. On a ainsi affaire à des pêcheries séquentielles intéressant successivement plusieurs groupes sociaux. Plus encore que pour tout autre type de stock, la double distinction, entre fractions estuarienne et fluviale d'une part, et entre stades biologiques d'autre part, rend tout à fait illusoire la recherche d'une gestion dite «rationnelle» du stock. L'utilisation d'un modèle de recrutement par recrue et la recherche d'une simple maximisation des captures conduiraient en effet inexorablement à ne conserver qu'un seul type d'exploitation. Il est fort douteux qu'une telle évolution soit «rationnelle» ou «optimale» ne serait-ce que du point de vue de la gestion des ressources humaines que constituent les pêcheurs eux-mêmes...

Cette observation ne condamne pas l'approche modélisatrice à l'impuissance, bien au contraire, puisque cette approche doit notamment permettre de connaître et de simuler les interactions entre pêcheries. Mais il est clair qu'on s'éloigne de la vision très réductrice d'une «optimisation du rendement par recrue». Ceci est encore plus vrai, si on prend également en compte la production de géniteurs par recrue, comme nous l'avons évoqué plus haut.

Adaptation des modèles au cas de l'anguille. Gestion des pêcheries et gestion du milieu

Si on tient compte des remarques précédentes, la démarche classiquement utilisée en halieutique marine peut raisonnablement être envisagée en ce qui concerne la «fraction estuarienne» du stock. Elle doit, à terme, déboucher sur une expression des rendements par recrues (civelle, anguille jaune et anguille argentée) ainsi que sur une expression de la production de géniteurs/recrues en fonction des caractéristiques des trois pêcheries correspondant aux trois stades biologiques. Une partie de cette approche a déjà été réalisée en Norvège (Vollestad et Jonsson, 1988)

Pour la «fraction fluviale» du stock, la démarche classique ne peut en revanche pas être directement transposée pour deux raisons principales:

En premier lieu, l'analyse des cohortes est une méthode d'analyse sensible à l'estimation des captures et qui requiert donc des statistiques de pêche fiables. De plus, les propriétés de convergence de l'analyse, évoquées plus haut, dépendent directement de l'intensité de l'exploitation du stock considéré. En d'autres termes, si les résultats obtenus sont généralement fiables dans le cas de stocks fortement exploités, ils peuvent être très douteux dans le cas d'exploitations de faible intensité.

En ce qui concerne l'anguille, les captures effectuées dans les cours d'eau du littoral atlantique français sont pour l'essentiel le fait de pêcheurs amateurs. Les statistiques de pêche sont presque totalement inconnues; leur estimation avec un minimum de précision apparaît très complexe et leur niveau global est sans doute faible comparativement à la «productivité» du stock. Il y a donc tout lieu de penser que l'analyse des cohortes serait ici une méthode peu performante quant à la fiabilité des résultats obtenus.

La seconde difficulté se rapporte autant à des aspects méthodologiques qu'à la nature même des objectifs poursuivis par la modélisation.

En milieu marin la mortalité naturelle est très généralement considérée constante d'année en année. Cette hypothèse paraît raisonnable compte tenu de la relative constance des caractéristiques du milieu. Plus fondamentalement, elle se justifie en considérant les fluctuations éventuelles de ce paramètre comme exclusivement liées aux variations erratiques de l'environnement, donc totalement indépendantes de l'action anthropique.

Le milieu dulçaquicole est, quant à lui, sujet à une très grande variabilité temporelle, liée à des facteurs naturels, mais aussi à des facteurs humains. Une pollution permanente ou accidentelle, la construction d'un ouvrage hydraulique, un recalibrage de cours d'eau risquent par exemple de modifier radicalement le milieu et de se traduire par des variations de mortalité naturelle. De surcroît, ces exemples mettent en évidence que la variabilité temporelle est associée à la variabilité spatiale. L'hypothèse d'une mortalité naturelle constante dans le temps et unique à l'échelle de l'ensemble du bassin versant n'apparaît donc ni justifiable ni même souhaitable.

En milieu marin, on s'intéresse essentiellement aux pêcheries parce qu'elles représentent la principale source de variabilité

des stocks et surtout parce qu'elles constituent le seul élément de gestion sur lequel il est possible d'intervenir. En milieu dulçaquicole, on doit associer une gestion du milieu à la gestion des pêcheries en visant notamment à une minimisation de la mortalité naturelle. Ainsi, ce paramètre ne peut être ni estimé, ni utilisé comme dans la démarche classique.

Fort heureusement, les difficultés d'estimation des paramètres «capture» d'une part et «mortalité naturelle» d'autre part, peuvent en quelque sorte être «compensées» par l'accès à une autre donnée: «l'abondance» réelle du stock par groupe d'âge.

En milieu marin, nul halieute n'envisage une quantification directe du nombre de poissons présents dans l'eau; la donnée est méthodologiquement hors d'atteinte. Par contre en milieu fluvial, l'estimation des abondances est, certes complexe, mais néanmoins envisageable par le biais d'une stratégie d'échantillonnage stratifié dans l'espace, stratégie sur laquelle nous reviendrons plus loin.

Partant de cette estimation la modélisation peut être envisagée, en distinguant deux étapes fondamentales, différentes dans les méthodologies mise en oeuvre, comme dans les objectifs qu'elles permettent d'atteindre (Figure 3).

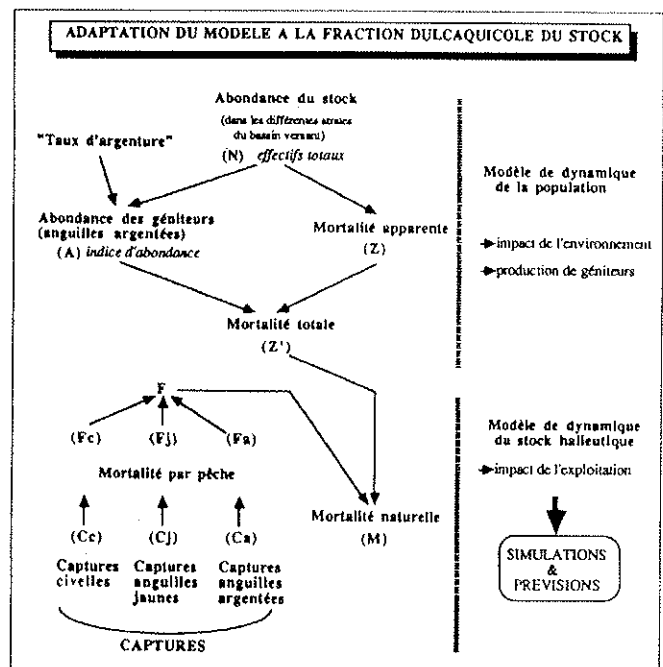


Figure 3. Schéma illustrant l'adaptation du modèle de rendement par recrue à la fraction dulçaquicole d'un stock d'anguilles dans un bassin versant.

La première étape concerne la modélisation de la dynamique de la population. De l'estimation de l'effectif par groupes d'âges dans différentes strates spatiales on peut déduire des taux instantanés de mortalité totale apparente dans chaque strate. L'estimation de «taux d'argenture» doit permettre, d'une part, de discriminer cette mortalité apparente entre mortalité vraie et émigration, et d'autre part de quantifier la «production» de géniteurs (avant mortalité par pêche et mortalité naturelle lors de l'avalaison).

Ce modèle atteint d'abord un objectif cognitif. De toute évidence, la connaissance de la production totale par groupes d'âges en anguilles argentées d'un bassin versant est d'un grand intérêt; la comparaison de la structure démographique de la population entre strates spatiales différentes est source potentielle d'une meilleure compréhension des migrations à l'intérieur du bassin versant; les variations spatiales de la mortalité vraie peuvent renseigner de manière déterminante sur l'impact de l'environnement, et tout particulièrement sur l'impact des aménagements réalisés ou des perturbations anthropiques affectant le milieu.

Cette étape de la modélisation peut aussi répondre à un second objectif de gestion du milieu. Il devrait par exemple être possible de répondre avec un minimum de certitude à la question suivante:

Quel serait l'impact, en terme d'abondance globale du stock et de production de géniteurs à l'échelle du bassin versant, d'une diminution de la mortalité naturelle, dans telle strate spatiale où les valeurs de cette mortalité sont anormalement élevées en liaison avec une dégradation de la qualité biologique du milieu (comparaison avec une strate équivalente de bonne qualité biologique)?

La seconde étape de la modélisation concerne le stock halieutique et passe donc par une prise en compte de l'exploitation. L'estimation des captures par âges, dans les différentes strates spatiales et pour les différents stades biologiques, doit permettre de discriminer au sein de la mortalité totale les termes de mortalité par pêche et de mortalité naturelle. Notons que l'incertitude liée à l'estimation des captures, n'a pas ici les mêmes conséquences que dans l'analyse des cohortes. La difficulté peut en particulier être contournée par des études de sensibilité et par des techniques de simulation.

Comme la précédente, cette étape de l'analyse constitue un outil explicatif et un outil décisionnel. Elle permet cette fois de quantifier les interactions entre pêcheries ou entre les effets respectifs de l'exploitation et d'une dégradation éventuelle du milieu. Elle débouche sur des simulations et des prévisions, du rendement par recrue et de la production de géniteurs, en fonction des paramètres relatifs à la gestion des pêcheries d'une part, et à la gestion des milieux d'autre part.

Estimation des paramètres

La possibilité d'estimer les paramètres d'entrée des modèles précédemment présentés est naturellement un préalable à la démarche présentée.

La première difficulté réside dans la nécessité d'une estimation des captures et de l'effectif du stock par groupes d'âges. Il faut donc pouvoir déterminer l'âge et disposer d'une méthode utilisable en routine. Les travaux récents (Mounaix, 1992a, 1992b; Panfili *et al.*, 1992) semblent répondre au premier point. En particulier les études otolithométriques permettent d'attribuer un âge relatif aux individus. Il s'agit cependant de méthodes «lourdes» faisant en particulier appel à la microscopie électronique et par conséquent difficilement applicables en routine. Comme c'est très généralement le cas en halieutique, on devra dans un premier temps estimer les captures ou l'effectif du stock par classes de tailles, puis convertir les structu-

res de taille en structures démographiques au moyen de clés de conversion taille/âge. L'utilisation de clés, établies à une période donnée et donc considérées constantes, pose de nombreux problèmes notamment liés à la variabilité temporelle de la croissance et de l'abondance des cohortes (Kimura, 1977). Des méthodes de correction sont cependant disponibles en particulier en ce qui concerne la prise en compte de la variabilité d'abondance des cohortes (Bartoo et Parker, 1983; Hoenig et Heisey, 1987; Kimura et Chickuni, 1987; Gascuel, 1993).

La seconde difficulté réside dans l'estimation par échantillonnage de l'effectif total du stock, à l'échelle du bassin versant. La stratégie d'échantillonnage qui nous paraît la plus appropriée, peut être résumée comme suit:

La population statistique prise en compte est l'ensemble des tronçons de cours d'eau, formant le réseau hydrographique, chaque tronçon étant défini comme un linéaire de cours d'eau, délimité à l'amont et à l'aval par une confluence (ou une séparation pour l'aval). Chaque tronçon est caractérisé par sa longueur et par un ensemble de variables descriptives (ordre hydrographique, distance à la mer, altitude, etc.). Dans un certain nombre de tronçons, tirés par échantillonnage, la densité d'anguilles peut être estimée, en particulier par des opérations de pêche électrique. Ces densités sont exprimées en nombre d'anguilles par km linéaire et permettent donc une extrapolation à l'ensemble du réseau hydrographique, la longueur totale de celui-ci étant connue.

Au sein de la population statistique des tronçons, une stratification doit être opérée. Des études préliminaires, s'appuyant sur les données actuellement disponibles d'inventaires par pêche électrique, sont nécessaires pour déterminer des critères de stratification, c'est-à-dire pour choisir les variables descriptives définissant les strates. Le choix dépend naturellement des relations existantes entre les variables et les densités d'anguilles observées. L'estimation débouche ainsi sur une estimation de l'abondance totale et par strate, ainsi que sur une quantification des variances d'estimation (mesure de l'incertitude).

C'est également au cours de cette procédure que doivent être estimés les «taux d'argenteure». Ici encore, un travail préliminaire s'impose pour définir des critères éco-physiologiques et/ou morphologiques de «pré-argenteure» afin de pouvoir quantifier la proportion des animaux susceptibles de dévaler dans les mois suivants.

Enfin concernant l'estimation des captures, une stratégie d'échantillonnage doit également être mise en place en reprenant des procédures de stratification proches de celles présentées dans le cas de l'effectif du stock.

Discussion

L'estimation des paramètres de la modélisation reste relativement complexe et nécessite un travail de recherche mené à moyen ou à long terme. Ceci n'est cependant pas une particularité propre à l'anguille. L'histoire de l'halieutique marine montre en particulier que de premières estimations grossières débouchent sur des diagnostics souvent douteux dans un premier temps mais qui s'affinent progressivement au fur et à mesure d'une acquisition plus fiable des données utilisées. Les

phénomènes principaux sont évidemment mis en évidence les premiers; la compréhension et la simulation des phénomènes plus complexes ne peuvent être envisagées que par la suite. Par nature, cette approche est très différente de celle, plus classique en écologie, qui consiste à analyser les phénomènes élémentaires avant d'en envisager l'intégration dans un schéma général d'analyse de l'ensemble du système.

Plus généralement les modèles de dynamique des populations halieutiques sont rarement utilisés dans le cas des ressources dulçaquicoles. Pour l'anguille, très peu sont disponibles hormis les travaux de Lee, 1979; Sparre, 1979; Gatto *et al.*, 1982; Rossi et Cannas, 1984; Vollestad et Johnsson, 1988; Naismith et Knights, 1990 et Vollestad, 1990.

La première raison de ce manque de références est sans doute l'absence ou la faiblesse des exploitations à caractère commercial en milieu fluvial. Ceci se traduit par l'absence de statistiques de pêches et surtout, compte tenu des enjeux économiques limités, par une recherche scientifique structurellement faible. Cette situation semble actuellement évoluer, en liaison notamment avec une revalorisation de la notion de patrimoine naturel et une meilleure prise de conscience de la nécessité de gérer les ressources vivantes renouvelables.

La variabilité du milieu constitue une deuxième difficulté pour la modélisation. L'hypothèse de base de toute la dynamique des populations est que l'exploitation des stocks constitue la principale, sinon la seule, source de variabilité de l'abondance des stocks. En milieu marin, l'expérience a montré que cette hypothèse est valide pour de nombreux stocks. En milieu dulçaquicole sa validité apparaît beaucoup plus hasardeuse. L'adaptation du modèle que nous avons proposé se fixe cependant précisément pour objectif de résoudre la difficulté tant en terme d'ajustement que d'utilisation du modèle.

Enfin il faut noter que la méconnaissance relative des méthodes de modélisation par la communauté scientifique concernée constitue sans doute un facteur d'explication de la faiblesse des recherches menées en ce sens en milieu dulçaquicole. De ce point de vue, une approche interdisciplinaire associant spécialistes de ces milieux et dynamiciens des populations halieutiques reste à mettre en place.

Conclusion

La validation de l'approche conceptuelle présentée ici passe bien évidemment par sa mise en oeuvre pratique. De premiers travaux en ce sens ont notamment été engagés au sein du laboratoire halieutique de l'ENSAR. Ils concernent principalement: les méthodes d'estimation de l'âge; l'estimation des captures en milieu estuarien et la modélisation de la fraction du stock correspondant; les méthodes de stratification du réseau hydrographique en vue d'une estimation des effectifs à l'échelle du bassin versant.

Pour l'essentiel, l'application reste cependant à mettre en oeuvre. Cela devrait notamment impliquer une mobilisation des moyens de recherche et une collaboration accrue entre les partenaires concernés au plan national et/ou international. Celle-ci ne peut se concevoir sans une vision prospective claire des objectifs poursuivis, des méthodes à utiliser, et des résultats

qu'on peut en attendre. C'est dans le souci de préciser ces trois aspects que la présente note a été rédigée.

Références

- ANONYME. 1984a. Groupe National Anguille. Rapport de synthèse. Ministère de l'Environnement, Ministère de l'Agriculture, Ministère de la Mer. Ronéo, 60 p.
- ANONYME. 1984b. Groupe National Anguille. Rapports thématiques. Ministère de l'Environnement, Ministère de l'Agriculture, Ministère de la Mer. Ronéo, 219 p.
- ANONYME. 1988. Report of the Working Group on the assessment of the European eel. Conseil International pour l'Exploration de la Mer, C.M. 1988/Assess: n°7: 12 p.
- BARTOO, N.W. et K.R. PARKER. 1983. Stochastic age frequency estimation using the Von Bertalanffy growth equation. U.S. Nat. Mar. Serv., Fish. Bull. 81: 91-96.
- BEN ABDALLAH, L. 1991. Influence de quelques facteurs abiotiques sur l'abondance de civelles d'*Anguilla anguilla* L., dans l'estuaire de la Loire, France. Communication Working Group on Eel, CECPI / FAO, Dublin, 21 p.
- COLOMBO, G., GRANDI, G. et R. ROSSI. 1984. Gonad differentiation and body growth in *Anguilla anguilla* L.. J. Fish Biol. 24 (2): 215-228.
- DESAUNAY, Y., GUERALT, D. et P. BEILLOIS. 1987. Dynamique de la migration anadrome de la civelle (*Anguilla anguilla* L.) dans l'estuaire de la Loire: rôle des facteurs climatiques vis-à-vis de la pêche et du recrutement. Conseil International pour l'Exploration de la Mer, Comité des Poissons anadromes et catadromes. C.M. 1987/M: D. n°18: 22 p.
- ELIE, P. et C. RIGAUD. 1984. Étude de la population d'anguilles de l'estuaire et du bassin versant de la Vilaine: pêche, biologie, écologie. Examen particulier de l'impact du barrage d'Arzal sur la migration anadrome (civelles). Rapport contrat Union Régionale des Fédérations d'Associations Agréées de Pêche et de Pisciculture / Université de Rennes n°1: 120 p.
- GASCUEL, D. 1987. La civelle d'anguille dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise: Biologie, Écologie, Exploitation. Publications Département Halieutique, École Nationale Supérieure Agronomique, Rennes, n°4 (1): 355 p.
- GASCUEL, D. 1993. Une méthode simple d'ajustement des clés «taille - âge»: application aux captures d'albacores (*Thunnus albacares*) de l'Atlantique Est. Can. J. Fish Aquat. Sci. (sous presse).
- GASCUEL, D. et G. FONTENELLE. 1989. Caractéristiques biologiques d'un peuplement estuarien d'anguilles sub-adultes (estuaire de la Sèvre Niortaise, France). Communication Working Group on Eel, CECPI/FAO, Porto, 12 p.
- GASCUEL, D. et G. FONTENELLE. 1990. Biological characteristics of an estuarine growing Eel population (Sèvre Niortaise estuary, France). Int. Revue ges. Hydrobiol. n°75 (6): 796 p.

- GUEREAULT, D., BEILLOIS, P., DESAUNAY, Y. et D. DOREL. 1986. Variations de l'abondance de la civelle au travers des données de production: secteurs Loire et Vilaine. *Vie et Milieu* 36 (4): 237-242.
- GUEREAULT, D., BEILLOIS, P. et Y. DESAUNAY. 1987. L'exploitation de la civelle (*Anguilla anguilla* L.) en Loire et Vilaine: indices d'abondance et indicateurs halieutiques. Conseil International pour l'Exploration de la Mer, Comité des Poissons anadromes et catadromes, C.M. 1987/M: n°19: 22 p.
- GUEREAULT, D. et Y. DESAUNAY. 1989. Évolution de l'abondance de la civelle (*Anguilla anguilla* L.) dans les estuaires de la Loire et de la Vilaine (France): 1977-1988. Communication Working Group on Eel, CECPI/FAO, Porto, 20 p.
- GATTO, M., LANIADO, E. et R. ROSSI. 1982. The management of eels in the valli di Comacchio lagoon. *Oceanol. Acta*, p. 303-307.
- HOENIG, J.M. et D.M. HEISEY. 1987. Use of a log-linear model with the EM algorithm to correct estimate of stock composition on to convert length to age. *Trans. Am. Fish. Soc.* 116: 232-243.
- KIMURA, D.K. 1977. Statistical assessment of the age-length key. *J. Fish. Res. Board Can.* 34 (4): 317-324.
- KIMURA, D.K. et S. CHICKUNI. 1987. Mixture of empirical distribution: an iterative application of the age-length key. *Biometrics* 43: 23-35.
- LEE, T.W. 1979. Dynamique des populations d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) des lagunes du bassin d'Arcachon. Thèse Doctorat Écologie générale et appliquée, option Écologie aquatique. Université Sciences et Techniques Languedoc, Montpellier, 218 p.
- LEGAULT, A. 1986. Distribution du peuplement d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) à l'échelle d'un bassin versant. *Vie et Milieu* 36 (4): 261-265.
- LEGAULT, A. et J.P. PORCHER. 1989. Distribution du peuplement d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) à l'échelle régionale Bretagne-Basse-Normandie, France. EIFAC Working Party on Eel, Porto, 12 p.
- MOUNAIX, B. 1991. Utilisation des otolithes pour caractériser l'habitat de l'anguille jaune dans le bassin de la Vilaine, Bretagne. EIFAC Working Party on Eel, Dublin (Irlande), 11 p.
- MOUNAIX, B. 1992a. Intercalibration et validation des méthodes d'estimation de l'âge de l'Anguille européenne (*Anguilla anguilla*, L.). Application au bassin versant de la Vilaine, Bretagne. Thèse DDI de l'ENSAR, 146 p.
- MOUNAIX, B. 1992b. Validation de l'estimation de l'âge de l'Anguille européenne (*Anguilla anguilla*, L.) dans le bassin versant de la Vilaine, Bretagne: résultats préliminaires. In J.L. Baglinière, J. Castanet, F. Connand et F.J. Meunier [éd.]. *Tissus durs et âge individuel des Vertébrés*. Orstom-Inra, Paris (sous presse).
- NAISMITH, I.A. et B. KNIGHTS. 1990. Modelling of unexploited and exploited populations of eels, *Anguilla anguilla* (L.), in the Thames estuary. *J. Fish Biol.* 37: 975-986.
- PANFILI, J., XIMENES, M.C., DO CHI, T. et A. CRIVELLI. 1992. Validation de l'âge de l'Anguille: résultats préliminaires en Méditerranée. In *Tissus durs et âge individuel des Vertébrés*. J.L. Baglinière, J. Castanet, F. Connand et F.J. Meunier [éd.]. Orstom-Inra, Paris. (sous presse).
- POPE, J.G. et J.G. SHEPHERD. 1985. A comparison of the performance of various methods for tuning VPAs using effort data. *J. Cons. int. Explor. Mer.* 42: 129-151.
- RICKER, W.E. 1954. Stock et recrutement. *J. Fish. Res. Board Can.* 11: 677-743.
- ROSSI, R. et A. CANNAS. 1984. Eel fishing management in hypersaline lagoon of southern Sardinia. *Fish. Res.* 285-298.
- ROSSI, R. et G. COLOMBO. 1979. Some observations on age, sex and growth of silver eels (*Anguilla anguilla* L.) in north Adriatic lagoons. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer.* 174: 64-69.
- SPARRE, P. 1979. Some necessary adjustments for using the common methods in eel assessment. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer.* 174: 41-44.
- TESCH, F.W. 1980. Occurrence of eel (*Anguilla anguilla* L.) larvae west of the European continental shelf: 1977. *Env. Biol. Fish.* 5: 185-190.
- VOLLESTAD, L.A. 1989. Effect of growth rate on age maturity of the European eel (*Anguilla anguilla* L.). Communication Working Group on Eel, CECPI/FAO Porto, 22 p.
- VOLLESTAD, L.A. 1990. Optimal management of European eel in the Imsa River, Norway. *J. Conseil*, 46 (2): 111-120.
- VOLLESTAD, L. A. et B. JONSSON. 1988. A 13-year study of the population dynamics and growth of the European eel *Anguilla anguilla* in a Norwegian river: evidence of density-dependent mortality and development of a model for predicting yield. *J. Anim. Ecol.* 57: 983-997.