

.....
.....
.....
.....
.....
.....
.....
.....
.....
.....

Modélisation d’une population de mérours, effets du braconnage et de la migration

Slimane Ben Miled — Amira Kebir

LAMSIN
BP 37, 1002 Tunis Belvédère, Tunisie

.....

RÉSUMÉ. L’objectif est de modéliser la dynamique d’une population de mérours dans un territoire de pêche d’une côte marine, en tenant compte à la fois de la croissance naturelle, de la pêche et des migrations, et d’étudier l’effet du braconnage sur cette population.

ABSTRACT. The aim of our work is to model the dynamics of a grouper population in a fishing zone, by holding account at the same time : the natural growth, the predation and the migrations, and to study the impact of the poaching on this population.

MOTS-CLÉS : Dynamiques de populations, halieutique, Matrices d’Usher, Stabilité, Mérours.

KEYWORDS : Population dynamique, Halieutics, Usher matrix, Stability, Grouper.

.....

1. Introduction

Les ressources halieutiques vivantes exploitables ne sont pas inépuisables. Par le biais de la croissance et de la reproduction, ces ressources se multiplient et leur biomasse augmentent. Toutefois, cette biomasse connaît une diminution simultanée causée par plusieurs facteurs : la pêche et la mortalité naturelle (par maladie, vieillissement, variation des facteurs environnementaux et prédation). Les modèles d'évaluation des stocks de ces populations exploitées, ont été jusqu'à présent [22] basés principalement sur les analyses mono-spécifiques ne tenant compte que de la biologie de l'espèce et des captures, en intégrant rarement la compétition (interspécifique avec d'autres espèces ou intraspécifique).

Depuis quelques années, avec la création de réserves naturelles marines, l'étude des modèles qualitatifs pour la gestion de ces réserves est d'actualité. Parmi les nombreuses questions posées, la manière avec laquelle les espaces laissés vacants se recolonisent ainsi que l'équilibre entre zones de pêche et réserves naturelles sont au centre de la problématique de gestion.

Le but de cet article est l'introduction des modèles de biologie de la conservation en halieutique, plus particulièrement l'étude qualitative de l'effet de l'effort de pêche sur des populations de mérou avec prise en compte de l'effet de refuge.

La famille des mérours occupe, dans la classe des poissons, une place de grande importance, tant de point de vue du nombre d'espèces que de leur répartition géographique : le mérou rouge, *Epinephelus guaza*, se rencontre dans une grande partie des mers exceptée la mer noire [17, 23]. Les plus fortes densités de ce mérou se rencontrent sur les côtes africaines de la Tunisie au Sénégal [8, 12, 13]. Notons qu'en méditerranée, cette espèce est en sympatrie avec sept autres types de mérours [9, 15] et que cette espèce est répertoriée dans la liste rouge de l'Union Mondiale pour la Nature (UICN) comme une espèce quasi-menacée (www.redlist.org).

Le développement sexuel des mérours est de type hermaphrodite successif protérogyne et l'inversion sexuelle se fait, sur les côtes tunisiennes, à partir de 9 ans. La maturité sexuelle (5 ans) est tardive. La longévité potentielle de l'espèce est grande (50 ans au Miraglia) et son taux de croissance est faible. Le sex-ratio favorable est un mâle dominant pour au moins dix femelles [8].

Nous nous proposons dans cet article de modéliser grâce à un modèle structuré, la dynamique d'une population de mérours dans un territoire de pêche d'une côte marine, en tenant compte à la fois de la croissance naturelle, de la pêche et des migrations. Notre but est d'étudier l'impact du braconnage sur cette population.

Dans notre modèle, la population est structurée en classes *physiologiques* [5]. Celui-ci consiste à considérer comme structurante une variable descriptive d'une population, correspondant par exemple à un âge, un stade, un phénotype ou une taille d'individu. Nous

L'inversion sexuelle Le mécanisme d'inversion sexuelle n'est pas entièrement compris. En effet, on sait qu'il se fait entre 9 et 16 ans [7], cependant certains mérous femelles peuvent atteindre l'âge de 26 ans sans changer de sexe [3, 21, 16]. La taille d'inversion sexuelle paraît dépendre du sex-ratio et de la structure en taille de la population [21]. Cependant un contrôle social de l'inversion sexuelle existe. En effet, pendant la période de reproduction, des parades amoureuses ont lieu durant lesquelles les grands mâles dominants adoptent des comportements agressifs envers leurs congénères. Ces comportements ont une influence sur l'état hormonal des femelles et stimulent la maturation des gonades, et par conséquent inhibent l'inversion sexuelle [21].

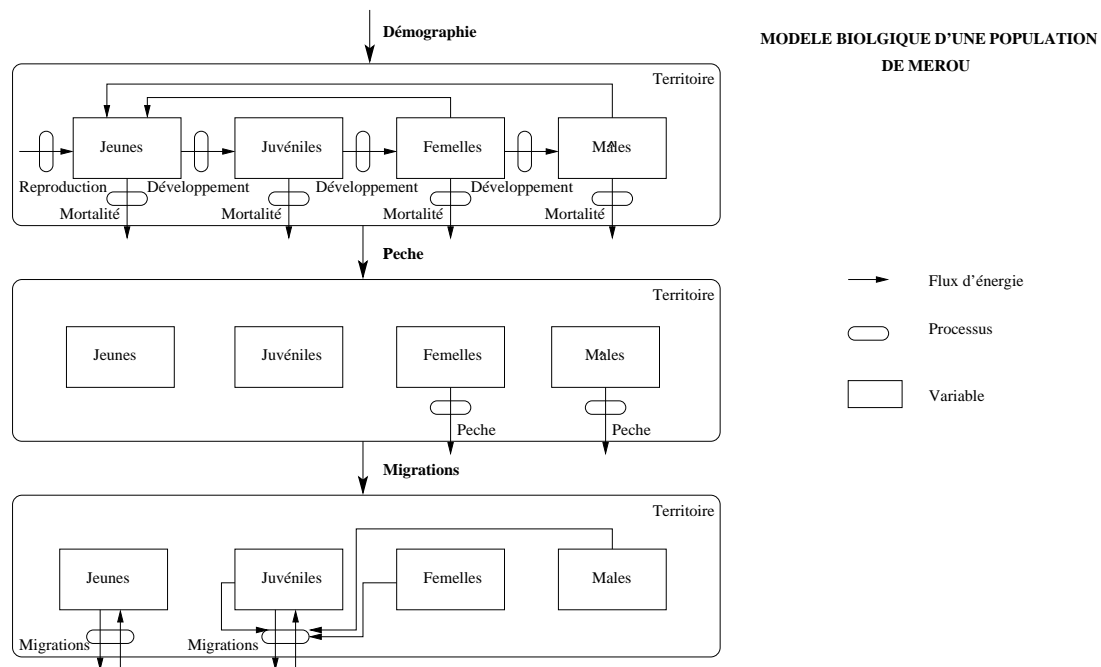
2.0.0.2. La reproduction

La maturité sexuelle se produit autour des 5 ans [8]. Les gonades sont des ovotestis sans localisations ovariennes et testiculaires distinctes [25, 19]. Dans le bassin oriental de la méditerranée, la ponte a lieu en été, entre juin-juillet [24, 4]. En effet, on assiste pendant cette période, à des déplacements estivaux précédant la période des pontes jusqu'aux lieux des frayères. Les frayères rassemblent entre 2 et plusieurs centaines d'individus et se trouvent généralement entre 15 et 30 m de profondeur, sur des sites rocheux soumis à des courants [9]. Durant la période la reproduction, des rituels nuptiaux permettent à la femelle de choisir un mâle [21].

2.0.0.3. La mortalité

1) Mortalité naturelle : Les œufs, fécondés ou non, et les larves sont soumis à une importante prédation, ce qui implique que leurs taux de mortalité sont très importants [21]. Par contre, la mortalité naturelle est pratiquement nulle chez les adultes matures (les femelles et les mâles). leurs taux de survie annuelle est globalement de 0.8 [9]. En effet, de part leurs tailles et leurs régimes alimentaires les mérous adultes ont peu de prédateurs.

2) Mortalité par effet de pêche : Les mérous sont soumis à deux types de pêches. Une pêche dite "traditionnelle" et la pêche dite de "braconnage" ou sportive. La pêche traditionnelle est une pêche à la palangrotte, avec une ligne de plus de 100 hameçons. L'effort de pêche est calculé par le ratio nombre/taille des hameçons par embarcation. Cette pêche affecte essentiellement les mérous immatures ainsi que les femelles de petites tailles. Par contre la pêche dite de "braconnage" se pratique soit de manière sportive, soit comme un complément de salaire par certains pêcheurs d'éponge. Elle n'affecte que les individus de grandes tailles, principalement les grands mâles dominants ou les femelles de grandes tailles. Cette pêche déséquilibre les populations spécialement lorsque les femelles sont pêchées après la période d'inversion sexuelle.



3. Le modèle mathématique

Afin d'aboutir au modèle mathématique général, tenant compte des hypothèses du paragraphe précédent on est amené à construire trois sous modèles :

- Le modèle démographique.
- Le modèle de pêche.
- Le modèle de migration.

Notre population est subdivisée en 4 classes selon la taille de l'individu (jeune, adulte immature, femelle et mâle). Soient $n_i(t)$ le nombre d'individus de la classe i ($i = 1, \dots, 4$) à l'instant t (c'est-à-dire l'année t) et $N_t = (n_1(t), \dots, n_4(t))^T$, le vecteur qui décrit le nombre d'individus dans toutes les classes à l'instant t .

8 ARIMA – Volume 1 – 2006

$$M(n_2, n_3, n_4) = \begin{pmatrix} k_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & K_2(n_2, n_3, n_4) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & k_3 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & k_4 \end{pmatrix}.$$

Le modèle final s'écrit :

$$\begin{cases} n_1(t+1) = k_1 p_1 s_1 n_1(t) + k_1 p_1 f g(n_4(t)) n_3(t) \\ n_2(t+1) = K_2(n_2, n_3, n_4) p_2 t_{12} n_1(t) + K_2(n_2, n_3, n_4) p_2 s_2 n_2(t) \\ n_3(t+1) = k_3 p_3 t_{23} n_2(t) + k_3 p_3 s_3 n_3(t) \\ n_4(t+1) = k_4 p_4 t_{34} n_3(t) + k_4 p_4 s_4 n_4(t) \end{cases} \quad [2]$$

3.0.0.6. Le modèle démographique du mérrou

Le modèle démographique contient trois types de processus :

La reproduction : La fécondité dépend du nombre œuf produits par année et du taux de survie de l'état œuf jusqu'à la classe des jeunes. Grâce à l'hypothèse $[H_1]$, le taux de survie de l'état œuf à l'état larve est égal à 1.

En général, on remarque que le nombre d'œufs fécondés dépend surtout du nombre de femelles dans le territoire. Cependant dans les cas où le nombre de mâles est proche de 0 ou bien très grand, celui-ci a une influence sur la fécondité.

Soit g la fonction qui décrit l'influence des mâles sur la fécondité,

$$g : [0, T] \longrightarrow [0, 1]$$

$$n_4 \longmapsto \frac{0.5n_4}{1 + 0.5n_4}$$

avec T le nombres de gîtes dans le territoire.

La fonction g se définit comme une non-linéarité "non nuisible" [10], *c'est-à-dire* où la croissance de la densité d'une population est avantageuse, positive, différentiable et respecte la biologie du mérrou.

La mortalité naturelle et le développement : Le taux de mortalité naturelle dans une classe et le taux de passage d'une classe à la suivante (par unité de temps) dépendent, généralement, des conditions de survie et de croissance. D'après l'hypothèse H_1 et H_3 , on peut considérer que les taux de mortalité naturelle et de passage sont constants.

4.1. Les points d'équilibres

À l'équilibre le système (1) est équivalent à :

$$\begin{cases} n_1 = B_1 n_1 + A_1 g(n_4) n_3 \\ n_2 = p_2 K_2(n_2, n_3, n_4)(t_{12} n_1 + s_2 n_2) \\ n_3 = A_3 n_2 + B_3 n_3 \\ n_4 = A_4 n_3 + B_4 n_4 \end{cases} \quad [3]$$

avec, $\forall i = 3, 4$, $A_i = k_i p_i t_{i,i+1}$, $A_1 = k_1 p_1 f$ et $\forall i = 1, 3, 4$, $B_i = k_i p_i s_i$.

Pour des raisons biologiques, on s'intéresse seulement aux solutions positives de l'équation. Il est clair que $N = 0$ est une solution qui correspond à l'équilibre d'extinction. En regardant les points d'équilibre, N^* , strictement positifs de l'équation, on obtient deux problèmes basiques : existence et stabilité.

4.1.1. Existence

Si $n_2 \neq 0$, alors le système (2) est équivalent à :

$$\begin{cases} \frac{1}{2} \alpha \alpha_4 n_2^2 + \left(\frac{1}{2} s_2 \alpha_4 - \alpha \alpha_1 \alpha_2 \alpha_4 t_{12} - \alpha s_2 - \frac{1}{2 p_2} \alpha_4 \right) n_2 + \left(\alpha_1 \alpha_2 \alpha_4 t_{12} + s_2 - \frac{1}{p_2} \right) = 0 \quad (*) \\ n_1 = \alpha_1 \alpha_3 g(\alpha_4 n_2) n_2 \\ n_3 = \alpha_3 n_2 \\ n_4 = \alpha_4 n_2 \end{cases} \quad [4]$$

avec :

$$\forall j = 3 \dots 4, \alpha_j = \prod_{k=3}^j \frac{A_k}{1 - B_k},$$

$$\alpha_1 = \frac{A_1}{1 - B_1} \text{ et}$$

$$\alpha = \frac{1}{T} (t_{23} p_3 - (s_3 p_3 + t_{34} p_4) \alpha_3 - s_4 p_4 \alpha_4).$$

Par la résolution de l'équation de second degré (*), on obtient au plus deux solutions d'équilibre, $N_i^* = (n_{1_i}^*, n_{2_i}^*, n_{3_i}^*, n_{4_i}^*)$, pour tout $i = 1, 2$.

On remarque également que le système n'est pas défini pour $p_3 = 0$ car on a $\alpha = \alpha_3 = \alpha_4 = 0$.

d'individus passant de la classe i à la classe $i + 1$, est au maximum $\frac{1}{T_i}$, d'où $t_{i,i+1} \leq \frac{1}{T_i}$. Appliqué à *Epinephelus guaza*, on a $T_2 = 4$ et $T_3 = 7$ d'où $t_{23} \leq \frac{1}{4}$, et $t_{34} \leq \frac{1}{7}$.

Comme pour tout $i = 1 \dots 3$, $s_i + m_i + t_{i,i+1} = 1$, donc $s_i + t_{i,i+1} = 1 - m_i = 0.9$. Comme $s_1 = 0$ (respectivement $s_4 + m_4 = 1$), donc $t_{12} = 0.9$ (respectivement $s_4 = 0.9$). ■

5.0.2.2. Étude des autres paramètres

Les paramètres (k_3, k_4) : Les adultes sont des sédentaires, donc $k_3 = k_4 = 1$.

Les paramètres (k_1, t_{23}, t_{34}) : Dans un premier temps, on va rechercher les domaines dans lesquels on a au moins un point d'équilibre stable admissible (*c'est-à-dire* $n_i > 0$).

Pour cela on étudie les solutions d'équilibres $N_{t+1} = N_t \in \mathbf{R}_+^4$ de l'équation [1]. L'équation [1] admet deux points d'équilibre non nuls dépendants des trois paramètres, k_1, t_{23} et t_{34} : $N_1^*(k_1, t_{23}, t_{34})$ et $N_2^*(k_1, t_{23}, t_{34})$.

Où, $\forall i = 1 \dots 2$, n_{i2}^* est la solution de l'équation suivante :

$$[(9000 - 10000t_{23})t_{34}^3 + (18000k_1t_{23} - 2000t_{23} + 1800)t_{34}^2 + (90 - 100t_{23} + 1800k_1t_{23})t_{34}]n_{i2}^{*2} + s[(100900 + 999000t_{23})t_{34}^2 + (10180 + 99800t_{23} - 1800000k_1t_{23})t_{34} + 9 - 10t_{23}]n_{i2}^* + (10000 + 100000t_{23})t_{34} + 1000 + 10000t_{23} = 0.$$

On remarque numériquement que, pour tout $(k_1, t_{23}, t_{34}) \in [0, 1] \times [0, \frac{1}{4}] \times [0, \frac{1}{7}]$, la solution $n_{1i}^*(k_1, t_{23}, t_{34}) > 1$ et $n_{2i}^*(k_1, t_{23}, t_{34}) < 1$. La solution $N_2^*(k_1, t_{23}, t_{34})$ est donc biologiquement non admissible.

On est maintenant amené à fixer les paramètres restants. Pour cela, on va chercher ceux pour lesquels le taux d'exploitation de la population en $N_1^*(k_1, t_{23}, t_{34})$, E , est maximal, E_{max} et $N_1^*(k_1, t_{23}, t_{34})$ est stable [18]. Rappelons que le taux d'exploitation correspond au quotient de la mortalité naturelle sur l'ensemble de toute les causes de disparition des individus du territoire [20] (Voir annexe). Cela correspond à un territoire optimal en terme de gestion de pêche.

Pour cela, on construit un maillage de $[0, 1] \times [0, \frac{1}{4}] \times [0, \frac{1}{7}]$ ($(k_1, t_{23}, t_{34}) \in [0, 1] \times [0, \frac{1}{4}] \times [0, \frac{1}{7}]$), on teste la stabilité de N_1^* sur chaque sommet du maillage et on recherche E_{max} .

En tenant compte des conditions ci-dessus, le taux d'exploitation maximal, $E_{max} = 0.19$ et $N^* = (230, 314, 165, 148)$, pour

$$(s_1, s_2, s_3, s_4, t_{12}, t_{23}, t_{34}, k_1, k_3, k_4) = (0, 0.80, 0.81, 0.9, 0.9, 0.10, 0.09, 0.7, 1, 1).$$

Sans pêche, le système [2] admet la solutions d'équilibre stable suivante :

$$(n_1^*, n_2^*, n_3^*, n_4^*) = (230, 314, 165, 148)$$

Après pêche, on remarque que pour $p_3 \in [0.1, 0.5]$ et $p_4 \in [0.1, 1]$, il y a extinction des deux sous-populations car le nombre de jeunes et d'adultes immatures est négatif (Fig(3)).

Pour tout $p_4 \in [0.1, 1]$, n_1^* , n_2^* , n_3^* et n_4^* décroissent exponentiellement par rapport au taux de pêche $(1 - p_3)$ et le maximum est atteint pour $p_3 = 1$ (sans pêche) (Fig(4)).

Pour une valeur fixe du $p_3 \in [0.7, 1]$ et pour tout $p_4 \in [0.1, 1]$, chaque classe croit puis décroît en nombre, pour une valeur de p_4 croissante, d'où le nombre maximum de chacune des sous-populations est atteint pour $p_3 = 1$ et $p_4 \neq 1$ (Fig(5)).

Si on considère la population totale, $n_1^* + n_2^* + n_3^* + n_4^*$, le maximum est atteint pour $p_3 = 1$ et $p_4 = 0.5$ (Fig(6)). Ce phénomène est expliqué par le fait que la pêche des mâles favorise l'intégration des adultes immatures dans le territoire. Par contre, celle des femelles nuie au processus de reproduction et par suite à la population totale. Pour conclure la pêche des femelles est plus nuisible que celle des mâles, d'où l'asymétrie de l'effet de pêche.

Les espaces vides des figures de (Fig(3)) correspondent aux solutions complexes, biologiquement inacceptables, de l'équation (*).

7.0.2.3. Effet de pêche au voisinage de (1, 1)

Pour $(p_3, p_4) \in [0.7, 1] \times [0.1, 1]$, chez les femelles et mâles, on a une décroissance exponentielle plus forte que celle des jeunes et des adultes immatures (Fig(3)). Ceci mène au fait que les mérous femelles et mâles sont plus affectés par le braconnage que les jeunes et les adultes immatures.

On remarque aussi que pour $p_3 = 0.75$ et $p_4 = 1$, le nombre de femelles atteint la valeur minimale de 14 individus (Fig(4)) et atteint son maximum pour $p_3 = 1$ et $p_4 = 0.5$ (Fig(5)). Par contre le nombre de mâles atteint sa valeur maximale pour $p_3 = 1$ et $p_4 = 1$ (Fig(4,5)), *c'est-à-dire* la pêche dans le territoire est prohibée, ce qui est conforme à une conception populaire.

On note également que le taux d'exploitation décroît par rapport aux pressions de pêche (Fig(7)), ceci est dû au fait que le taux d'exploitation dépend de nombres d'individus exploitables dans le territoire, $(n_1^*, n_2^*, n_3^*, n_4^*)$.

Soit Z le nombre d'individus qui ont quitté le territoire par mortalité naturelle ou migration, d'après des travaux de *Beverton-Holts* [2], on peut approcher Z par la relation :

$$Z = K(L_{\infty} - L_m)/(L_m - L_c)$$

avec,

1) K et L_{∞} sont des paramètres de croissance liés au poisson. K est un coefficient de normalisation et L_{∞} est la taille asymptotique moyenne, soit la longueur que les mérous atteindraient à un âge infini.

2) L_m la taille moyenne de la population au point d'équilibre.

3) L_c la taille à laquelle le cumul du nombre d'individus en nombre atteint 50% du total de la population.

Le taux d'exploitation E peut être vu comme la part de mortalité naturelle, m , par rapport à Z ,

$$E = \frac{m}{Z}$$

10. Bibliographie

- [1] S.H. Alonzo and M. Mangel. The effect of size-selective fisheries on the stock dynamics of and sperm limitation in sex-changing fish. *Fish.Bull.*, **102** :1–13, 2004.
- [2] R.J.H. Beverton and S.J Holt. A review of lifespans and mortality rates of fishes in nature and the relation to growth and other physiological characteristics. *The lifespan of animals, G.E.W.*, **5** : 142–177.
- [3] J. Brusle et S. Brusle. Contribution à l'étude de la reproduction de deux espèces de mérous (*e. aneus* g. saint-hilaire, 1809) et *e. guaza* (linnaeus, 1758) des côtes de tunisie. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., Nantes*, **39(3)** :313–320, 1976.
- [4] A. Bouain et Y. Siau. Observations on the female reproduction cycle and fecundity of the species of grupers (*epinephelus*) from southeast tunisian seashores. *Mar. Biol.*, **73** :211–220, 1983.
- [5] H. Caswell *Matrix Population Models : Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates ; Revised edition. 2000.
- [6] C. Chauvet. Relation entre structures démographiques et de frai chez le mérou noir *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834). Observation de longue durée en Méditerranée Occidentale. Private comm.
- [7] C. Chauvet. Calcul par otolithométrie de la relation long.T - Age d'*Epinephelus Guaza* (L.1758) de la côte nord de la Tunisie. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 1981. **27**, **5**.
- [8] C. Chauvet. Etude de la croissance du mérou *Epinephelus Guaza* (Linné, 1758) des côtes tunisiennes. *Aquat.Living Resource*, **1** :277–288, 1988.

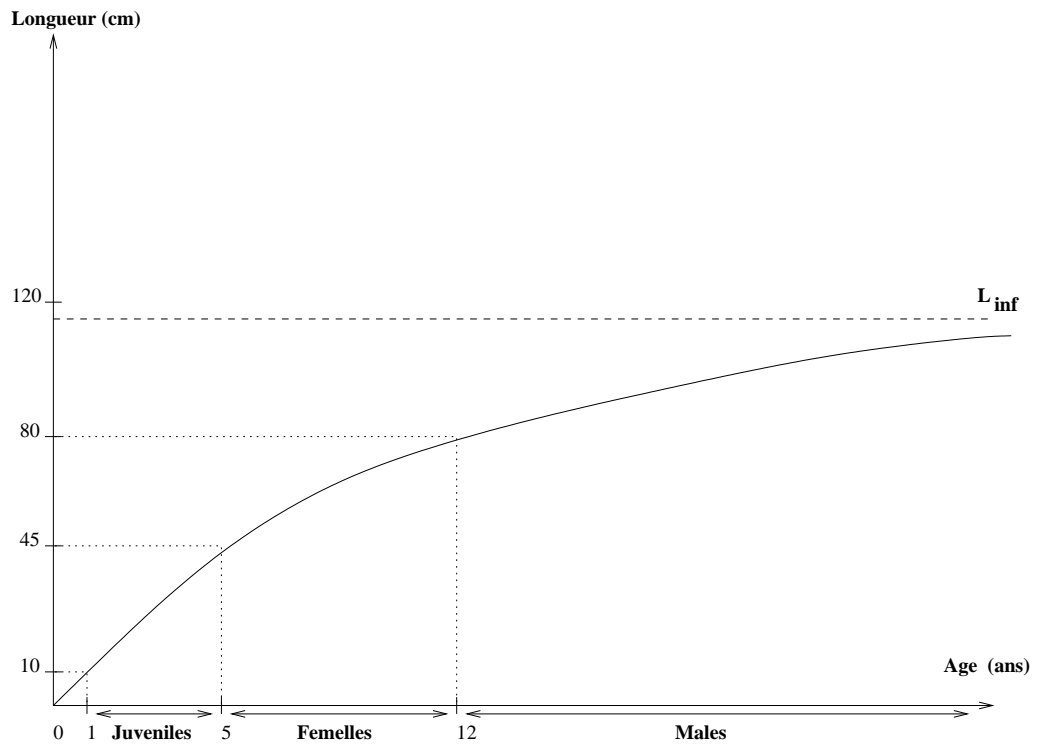


Figure 1. Relation longueur/âge d'*Epinephelus guaza* selon le modèle de Bertalanffy. Avec, $L_t = 114.49(1 - e^{-0.093(t+0.75)})$

