

Annexe 5

**LES MODELES DE RELATIONS TROPHIQUES :
ECOPATH I ET II^{a)b)}**

Daniel Pauly

Directeur du programme de gestion des pêches en eaux libres

Centre international de gestion des ressources aquatiques vivantes (ICLARM)

MC P.O. Box 2631 Makati 0718, Manille, Philippines

-
- a) Nous présentons ici le texte d'une conférence donnée le 6 juillet 1990 par l'auteur au Laboratoire d'ichtyologie appliquée de l'Ecole nationale supérieure agronomique, Institut national de polytechnique de Toulouse. Cette conférence a été retranscrite par le Professeur Nicole Lair de l'Université Blaise Pascal de Clermont Ferrand, et mise en forme par le Professeur Jacques Moreau de l'INP de Toulouse. La version finale a été préparée à l'ICLARM par Catherine Lhomme-Binudin et l'auteur. Elle inclut des figures et des références bibliographiques ajoutées à celles du manuel dont ce texte est une annexe et complément. L'auteur remercie Nicole Lair, Jacques Moreau et Catherine Lhomme-Binudin pour leur aide dans la préparation du manuscrit, Maria Lourdes Palomares et Sylvia Opitz pour les données extraites de leur thèse de Doctorat qu'elles lui ont communiquées à titre privé, ainsi que Villy Christensen pour l'ensemble de sa collaboration.
- b) ICLARM Contribution No. 880

ABSTRACT

A brief review of fisheries research and aquatic modelling is presented, with emphasis on the basic assumptions, parameter estimation, applications and limitations of steady-state trophic models. Two methods, one analytic, the other predictive, are presented to estimate the food consumption of fish populations, an important parameter of the models.

The ECOPATH II approach and software are then presented; these allow for:

a) rapid construction, parametrization and balancing of steady-state trophic model, based on an approach pioneered by J.J. Polovina and coworkers; and

b) subsequent analysis of the resulting network of flows, based on concepts derived mainly from R. Ulanowicz and coworkers.

Application examples are presented which illustrate the usefulness of the ECOPATH approach and software for fishery-related and comparative studies of aquatic ecosystems.

RESUME

Ce document fait un bref historique des recherches en matière de pêche et de modélisation dans le domaine des écosystèmes aquatiques en mettant en relief les hypothèses de base, l'estimation des paramètres nécessaires, les applications des modèles trophiques « équilibrés » ainsi que leurs limites. Deux méthodes, l'une analytique, l'autre prédictive et comparative sont adoptées pour estimer la consommation de nourriture des poissons, paramètre important de tels modèles.

Le présent document fait également une présentation de la démarche que constitue le Programme ECOPATH II en matière de modélisation. Ce programme permet :

a) de construire et de calibrer rapidement des modèles de relations trophiques selon une démarche dont les pionniers ont été J.J. Polovina et son équipe ; et

b) d'analyser les résultats concernant les flux en suivant la théorie de R. Ulanowicz et ses collaborateurs.

Des exemples d'application illustrent l'utilité d'ECOPATH II pour des études sur les pêches et pour la comparaison des écosystèmes aquatiques.

2 HISTORIQUE DES RECHERCHES EN MATIERE DE PECHE ET DE MODELISATION

Jusqu'à la fin des années 20, les activités scientifiques autour de la pêche étaient essentiellement liées à son aménagement. L'écologie, au sens le plus général, était le point de référence de la plupart des idées de l'époque sur le sujet (Went, 1972). Le divorce entre l'écologie générale, d'une part, et la dynamique des populations, d'autre part, n'eut lieu que vers les années 30-40, quand l'Ecole britannique de Lowestoft introduisit une approche réductionniste à la dynamique des populations. En effet, on se rendit à l'évidence alors que tout ne pouvait être examiné en même temps. Auparavant, tout faisait l'objet d'études : la

salinité, les sels nutritifs, la plancton, la biologie des poissons... Ces recherches, qui permirent tout de même d'étudier le contexte écologique des pêcheries, suscitèrent un intérêt moindre lorsqu'on réalisa que la pêche elle-même était le facteur de régulation principal de la plupart des populations de poissons exploitées (Russel, 1931 ; Graham, 1943).

Aujourd'hui, l'étude de la dynamique des populations ne porte généralement que sur cinq éléments (Figure 1) : le stock, la mortalité par pêche (exprimée par F), la mortalité naturelle (exprimée par M), la croissance des poissons (exprimée par G) et le recrutement (exprimé par R), c'est-à-dire, la production des juvéniles qui renouvellent le stock.

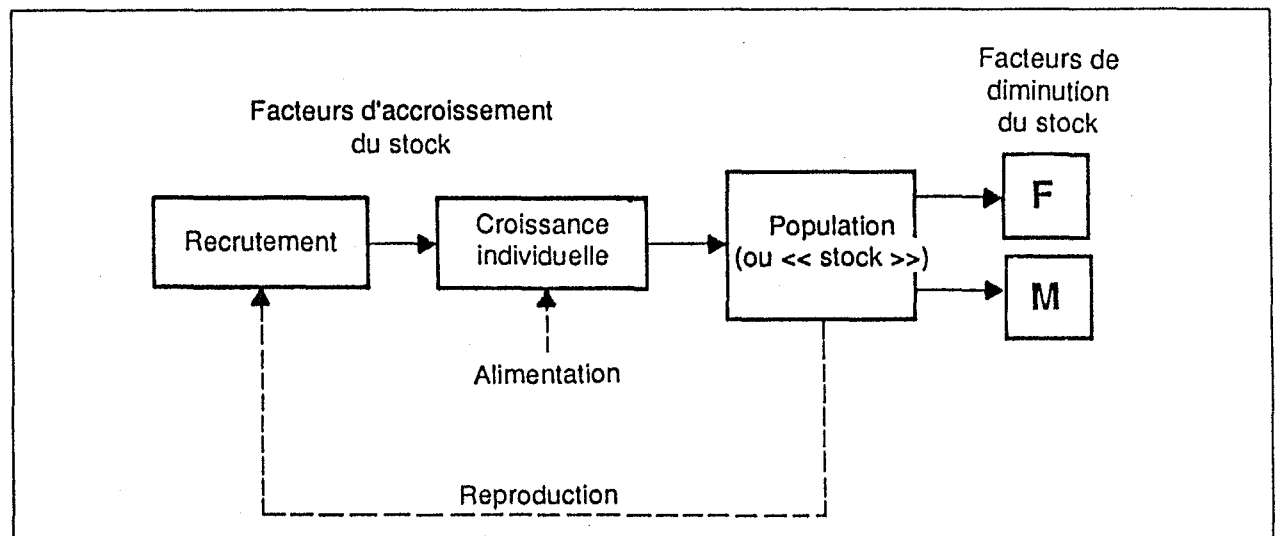


Fig. 1 Représentation schématique des processus principaux de détermination de la taille d'un stock de poissons exploités et, finalement, du destin d'une pêcherie. Ces processus (cadres et lignes continues) sont ceux considérés par les biologistes des pêches qui accordent moins d'importance dans leurs recherches aux processus biologiques et écologiques (lignes brisées)

Donc, deux éléments – positifs – contribuent à accroître le nombre et la biomasse des poissons de ce stock, tandis que deux autres – négatifs – produisent l'effet contraire. Curieusement, c'est de s'être limité à ces quatre processus qui a permis à la dynamique des populations de progresser. Cette démarche dite « réductionniste » est d'ailleurs assez courante en physique.

Le type de modèle présenté sur la figure 1 (considérant des éléments positifs et négatifs) fut présenté par Russel (1931) mais ne put être utilisé, vu son caractère purement conceptuel. Il fallut une guerre de plus, c'est-à-dire, une longue fermeture de la saison de pêche, et l'habileté mathématique de H.R. Hulme (Hulme et coll., 1947) et de Beverton et Holt (1957) pour que ce modèle devienne utilisable (Smith, 1988) sous une forme comportant une simplification supplémentaire, savoir, le recrutement R est supposé constant. Admettant une croissance G et une mortalité naturelle M , un maillage particulier et une certaine mortalité par pêche F détermineront la production, celle-ci étant proportionnelle au nombre de recrues. Le choix d'un maillage particulier ou d'une valeur

optimale de F est donc possible, et les résultats seront prévisibles indépendamment du nombre de recrues (Postel, 1976 ; Laurec et Le Guen, 1981 ; Revéret, 1991).

Il existe de nombreuses variantes du modèle analytique de Beverton et Holt (1957), par exemple, les différentes versions de l'analyse des populations virtuelles (Mesnil, 1980 ; Laurec et Le Guen, 1981) où le recrutement est estimé en reconstruisant un stock particulier à partir des données de prises par âge (la solution inverse du modèle de Beverton et Holt). Ce sont aussi des modèles réductionnistes, d'où la variabilité spatiale et temporelle de l'environnement a été éliminée. De plus, les différences de croissance ou de mortalité naturelle d'une année à l'autre ne sont généralement pas non plus étudiées, ces paramètres étant considérés constants. En fait, dans les modèles analytiques, le « temps » n'est pris en compte que dans le cadre de l'effet de la mortalité par pêche F . La suppression de la variable « temps » constitue la démarche de base d'importantes méthodes adoptées par les biologistes halieutiques. Ceci est un point sur lequel nous reviendrons quand nous présenterons le modèle ECOPATH où le facteur temps est aussi largement ignoré.

Le modèle représenté sur la figure 1 peut être comparé à un jeu de briques du type LEGO où les briques s'emboîtent les unes aux autres. L'« emboîtement » est réalisé en considérant tout d'abord l'alimentation qui est l'élément nécessaire à l'emboîtement au niveau inférieur, la mortalité étant l'élément assurant l'emboîtement au niveau supérieur. F et M , à leur tour, traduisent l'emboîtement à la pêche et aux autres espèces (Figure 2). On peut ainsi admettre que chaque espèce étudiée est une brique composée de creux et de bosses de montage permettant de l'associer aux autres espèces. Cette brique est implicite dans la théorie de Beverton et Holt (1957).

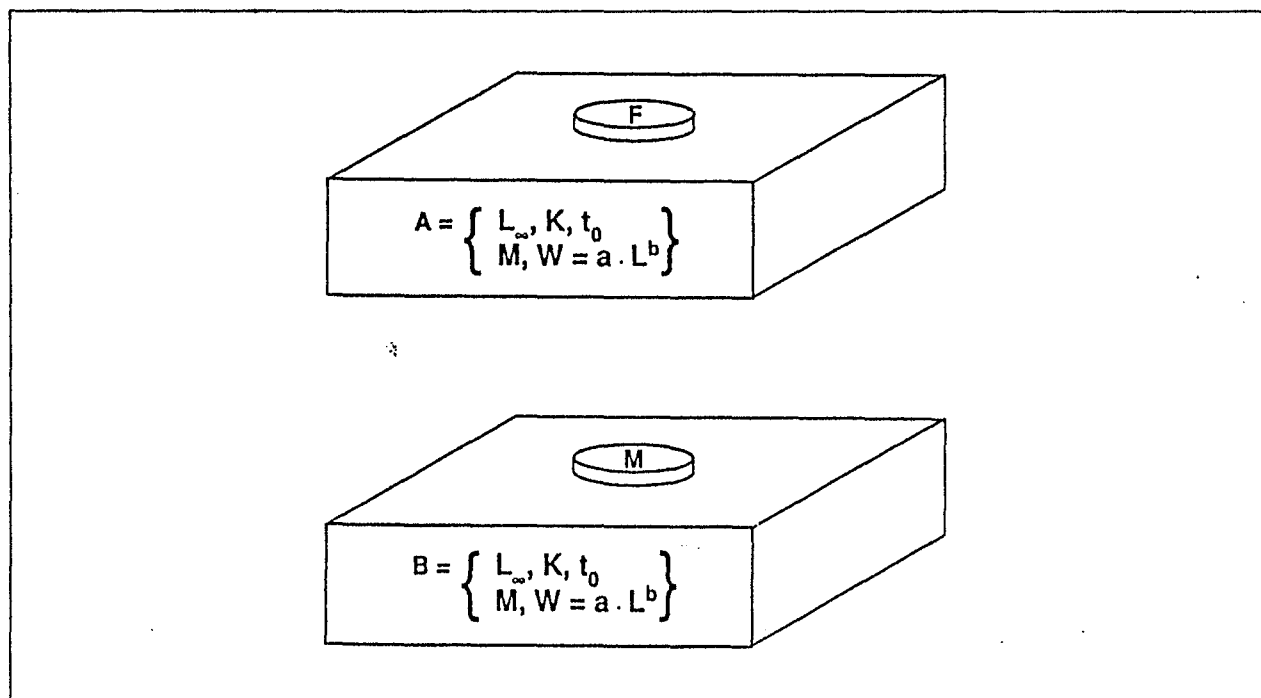


Fig. 2 Deux briques de LEGO représentant deux espèces de poissons :

A est un prédateur exploité par une flottille de pêche F et B est une espèce dont la mortalité naturelle M est due essentiellement à la prédation par A. Ainsi, toute hypothèse sur la valeur de M pour B est en fait une hypothèse sur la consommation de nourriture par A.

Pourquoi faire de la modélisation plurispécifique ? Parce que les espèces n'existent tout simplement pas isolément. Pour comprendre ce qui se passe au sein d'un écosystème, celui-ci doit être considéré dans son ensemble. De plus, les chercheurs veulent, la plupart du temps, posséder des descriptions complètes et le reproche le plus grave que l'on puisse faire à une théorie est d'être « incomplète ». Or, ceci n'implique pas qu'une théorie doive tout couvrir ; ce serait impossible. Ceci étant, la théorie en question doit permettre de répondre à des questions spécifiques posées dès le départ, et par conséquent inclure les données nécessaires à la réponse. Par exemple, si en parlant d'un lac, on dit que le plancton est responsable de tel effet en raison de tel facteur, les variables correspondantes doivent être considérées dans le modèle, la modélisation n'étant en fait qu'une façon rigoureuse d'intégrer ces données. En général, un laboratoire produit toutes sortes de données sur différents systèmes que l'on peut trouver sous forme de thèses, de monographies ou de publications dans des revues scientifiques. Il est, naturellement, indispensable que tous les chercheurs qui collectent des données sur un même système emploient les mêmes unités et intègrent ces données en travaillant sur le même modèle.

La modélisation est aussi une façon de vérifier des données. Lorsque, par exemple, quatre chercheurs travaillent respectivement sur le phytoplancton, le zooplancton, les poissons et les pêches d'un lac, chacun estimera des transferts d'énergie. Si le système étudié reste pareil à lui-même d'une année à l'autre, ces transferts doivent maintenir un équilibre, non seulement d'une année à l'autre, mais également entre les divers groupes étudiés. Si ces quatre chercheurs travaillent ensemble, il faudra donc que les transferts estimés soient mutuellement compatibles. Les résultats des évaluations de chacun des chercheurs et le simple fait de travailler ensemble permettent d'estimer simultanément plusieurs paramètres que des chercheurs isolés ne pourraient évaluer seuls. C'est la « prime de coopération » relevée par Christensen (1990).

3 MODELES DE SIMULATION ET MODELES EQUILIBRES

Quand on pense « modélisation », on pense souvent aux modèles de simulation. En effet, ces modèles ont vite joui d'un certain prestige ; c'est à Volterra (1926) et à Lotka (1925) que l'on doit les premiers modèles de simulation que l'on retrouve aujourd'hui sous diverses formes. Par simulation, il faut entendre modèle qui reproduit dans le temps l'évolution des biomasses en fonction, par exemple, de la disponibilité en aliments, des prédateurs et/ou des variations de l'environnement. Il s'agit, en fait, d'une série d'équations différentielles intégrées sur des intervalles de temps relativement brefs, par exemple 24 heures, et ensuite réexprimées sur une période plus longue, par exemple le mois.

Malgré la grande quantité de données que ces modèles requièrent, ils restent encore loin de la réalité (presque autant que les modèles équilibrés du type ECOPATH exposés plus loin). Il existe aussi, précisément du fait que le facteur temps est ici incorporé, des risques d'« explosion » du système dus aussi bien à sa structure qu'au choix des paramètres. On remédie souvent à ce problème en introduisant des paramètres de calage plus ou moins arbitraires (Lohle, 1987 ; Ulanowicz, 1989), ce qui peut être perçu comme réduisant la « rigueur » de ces modèles. Or, les modèles les plus performants comportent des

paramètres de calage (Andersen et Ursin, 1977 ; Walsh, 1981 ; Larkin et Gazey, 1982 ; Cousins, 1987).

En outre, ces modèles ont été pour la plupart développés dans les années 60 et 70, ce qui était bien trop tôt ! A l'époque, on ne disposait que d'ordinateurs puissants, et toute une caste de « prêtres » en barraient l'accès aux scientifiques sans formation en informatique. Il fallait au moins connaître le langage FORTRAN et aimer lire et interpréter des tableaux (les expressions graphiques étaient alors quasiment inexistantes. En fait, les travaux de modélisation de l'époque ont eu l'effet, peut-être inattendu d'isoler les créateurs des modèles des chercheurs de terrain. Le Programme biologique international (PBI), très actif en France, fournit un bon exemple de cette scission entre biologistes et modélisateurs. Les données collectées dans les lacs étaient envoyées en Angleterre pour les travaux de modélisation, du reste très réussis. La structure des lacs, en particulier celle de quelques lacs africains, y compris le lac Georges, a été très bien documentée (Le Cren et Lowe McConnell, 1980), mais une fois que le PBI parvint à son terme, l'investissement intellectuel stoppa de la même manière.

Les travaux de simulation ont continué de se développer, d'autant que les ordinateurs personnels d'aujourd'hui sont mieux adaptés à ce genre de travail que leurs prédécesseurs. Toutefois, les problèmes qui se sont posés à l'époque ont incité les chercheurs à trouver des solutions plus simples, et à mettre au point des modèles dotés de structures différentes. D'ailleurs, la différence entre un modèle de simulation comme ceux d'Andersen et Ursin (1977) ou Larkin et Gazey (1982) et un modèle trophique équilibré ne réside pas seulement dans la simplicité de ce dernier mais également dans sa structure. En fait, la différence essentielle réside dans l'élimination du facteur temps, l'hypothèse de base étant, pour les modèles trophiques équilibrés, que les choses ne changent « pratiquement pas » dans l'intervalle de temps considéré, ce qui est la caractéristique la plus importante d'un modèle de ce type. Bien sûr, on peut avoir diverses opinions à ce sujet. Toutefois, les exemples illustrés sur la figure 3 vont permettre de ne pas s'attarder dans des discussions inutiles.

- * Premier exemple : Admettons que nous suivions la biomasse d'une algue ou du zooplancton. Si nous enregistrons des oscillations comme dans la figure 3a, nous ne pouvons pas dire que la droite est représentative de la moyenne, car d'un point à l'autre, des choses très différentes se passent du point de vue qualitatif ;
- * Second exemple : Nous pouvons avoir plusieurs périodes avec des caractéristiques différentes (Figure 3b) : une première période caractérisée par de faibles fluctuations, suivie d'une période de transition forte, et de nouveau une période caractérisée par de faibles fluctuations.

Si le modèle en question exige qu'on utilise des moyennes, il est évident que, dans le cas de la figure 3b, il faudra se servir de deux valeurs. Considérons par exemple l'anchois du Pérou dont la population s'est effondrée en 1971 (Paul et Tsukayama, 1987). Dans cet exemple, la modélisation sur toute la période comprise entre les années 50 et 80 est impossible. Pour y parvenir, il est nécessaire de choisir des périodes compatibles avec les fluctuations observées de la biomasse et, dans de nombreux cas, il sera préférable de créer des modèles différents, compatibles avec chaque période (avant, pendant, après). Pour le

cas du Pérou, il convient de créer au moins un modèle correspondant à la période qui a précédé l'effondrement des pêches et un autre modèle correspondant à la période qui a suivi cet effondrement, comme montré plus loin. Pour le lac Victoria, on pourra imaginer un modèle pour la période précédant l'introduction de la perche du Nil, et un autre pour la période postérieure à son introduction (Moreau et coll., 1990).

Il est donc nécessaire de déterminer le ou les événements importants dans l'évolution d'un écosystème pour que la période considérée soit d'une durée appropriée. Celle-ci peut être établie sur plusieurs années ou sur une partie de l'année. Il est même possible de tout représenter dans un modèle ne considérant qu'un seul jour car, si l'on part de l'hypothèse de stabilité impliquée dans le modèle, l'équilibre existe même d'un jour à l'autre.

Enchaînant sur une autre considération où même s'il existe des tendances, dans le cas par exemple d'une variation de la biomasse, il est tout de même possible de traiter la période considérée comme si aucun changement n'avait eu lieu. Des erreurs plus ou moins conséquentes peuvent s'introduire au niveau des paramètres estimés. En général, pour des périodes courtes, l'erreur d'estimation du paramètre même est plus importante que la variation de sa valeur durant la période considérée (Figure 3C). Dans ce cas, même en présence d'une tendance à une variation temporelle, on peut envisager que cela n'aura pas grande incidence sur les paramètres d'un modèle équilibré.

4 LES MODELES EQUILIBRES DU TYPE ECOPATH (I et II)

4.1 Définitions

Les modèles de type ECOPATH dont le nom est proposé par Polovina (1984) consistent en un système d'équations linéaires et ont toujours sensiblement la même structure. Non seulement ils utilisent de façon pratiquement optimale les données dont on dispose (Ulanowicz, 1989).

L'équation de base qui s'applique à chaque compartiment du modèle, si l'on ignore les prises par pêche, est la suivante :

$$B_i * PB_i * EE_i = \sum B_j * QB_j * DC_{ij} \quad \dots 1)$$

Cette équation signifie que la biomasse d'un certain compartiment (i), multipliée par son rapport production sur biomasse PB^a) et par un facteur appelé « rendement écotrophique » EE, donne un résultat égal à la somme () des biomasses consommées par tous les prédateurs (j) du compartiment (i) multipliée par la consommation relative de nourriture QB de (j) et par la fraction que le compartiment (i) constitue dans le régime alimentaire de (j), ou DC_{ij} . Cette équation n'est vraie que s'il y a équilibre mais on se souviendra que ceci est notre hypothèse de départ.

a) Par souci d'homogénéité avec le reste de l'ouvrage, nous avons simplifié l'écriture de P/B et de Q/B qui deviennent ainsi PB et QB.

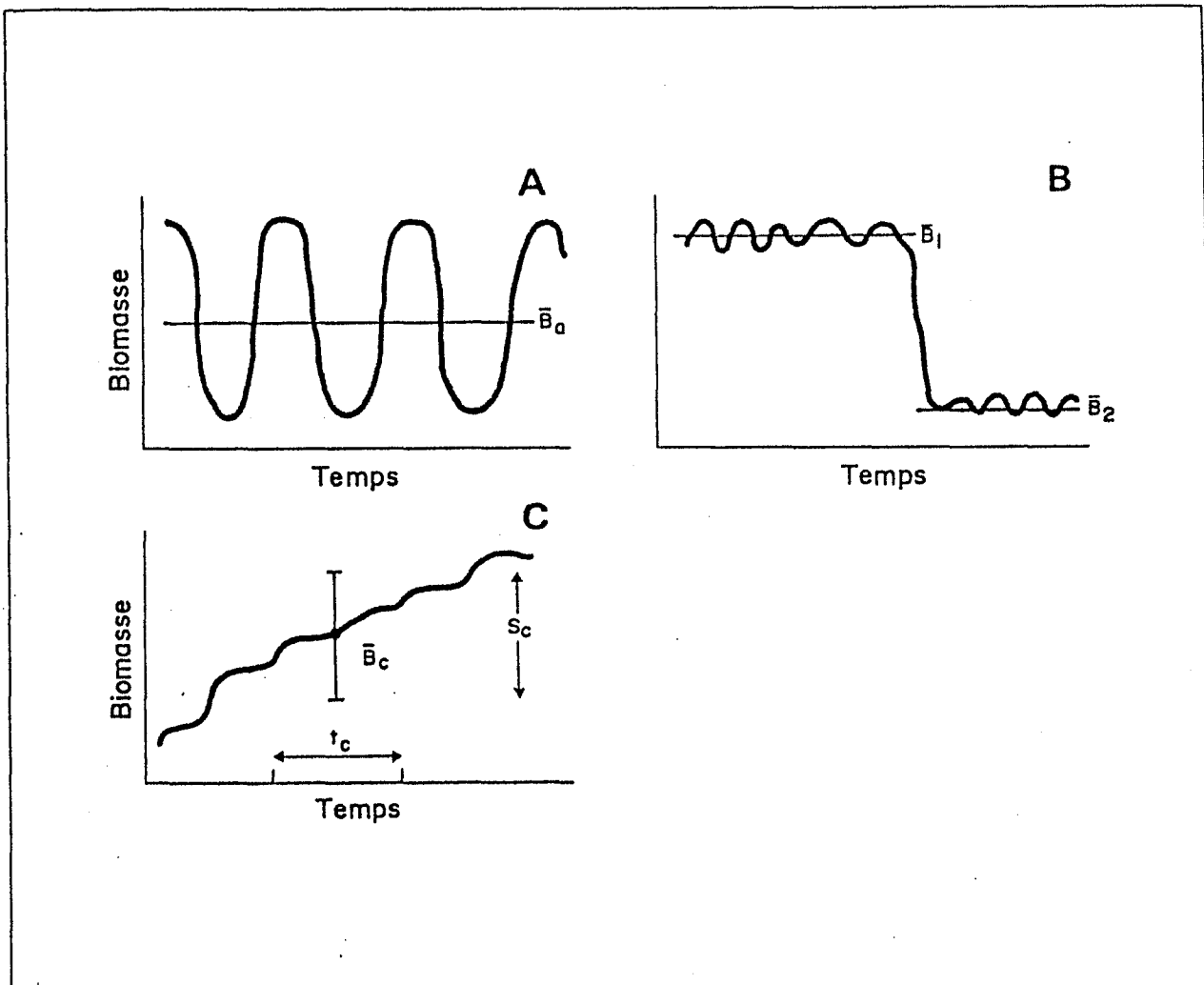


Fig. 3 Représentation schématique des évolutions possibles d'un écosystème :

A) Evolution importante et régulière (par exemple saisonnière) mal représentée par une valeur moyenne (B_a).

B) Transition nette et rapide entre deux états d'équilibre successifs. Chacun doit être représenté par une valeur moyenne distincte (B_1 et B_2).

C) Exemple d'une biomasse qui n'atteint pas, sur une longue période, son état d'équilibre. Toutefois, sur une courte période (t_c , elle peut être représentée par une moyenne (B_c). En effet, celle-ci présente une erreur standard plus élevée que la variation de biomasse prévisible pendant l'intervalle t_c .

Un compartiment, dans un milieu pauvre en espèces, peut être réduit à une seule espèce : par exemple, un groupe de petits Cyprinidés représentés par le gardon qui s'alimente d'autres organismes et qui, à son tour, en nourrit d'autres. Une certaine homogénéité est nécessaire au sein de ce compartiment. En effet, il faut que la faune ou la flore existant au sein de ce compartiment présente des caractéristiques plus similaires entre elles qu'elle n'en n'aurait avec les éléments d'autres compartiments

(taille adulte, alimentation, paramètres de mortalité sensiblement les mêmes). Nous reviendrons sur ce problème d'agrégation au paragraphe 5.3.

B_i est ici la biomasse du compartiment (i), exprimée en calories, joules, poids sec (avec ou sans cendres), sels nutritifs etc. Si nous nous servons d'une unité peu usuelle, nous aurons des problèmes de comparaison avec les modèles obtenus par d'autres groupes de recherches. Par exemple, si c'est le phosphore que l'on choisit comme unité, non seulement il sera nécessaire d'en connaître les valeurs pour tous les éléments du système, mais la comparaison ne sera possible qu'avec des modèles utilisant cette même unité. Il serait peut-être préférable – pour ceux qui s'intéressent particulièrement à certains sels nutritifs par exemple – de se servir de deux types d'unités, celle qui est spécifique à l'étude (par exemple la teneur en phosphore d'un lac particulier où il y a effectivement des apports de phosphore dont on veut étudier l'influence) et une unité plus généralisée, par exemple l'énergie (exprimée en joules ou sous forme de biomasse) dont se servent la plupart des collègues. Ceci permettra, par exemple, de comparer le modèle d'un récif corallien avec le modèle d'un lac, et avec celui d'un étang d'aquaculture.

4.2 Le rapport PB

En situation d'équilibre, quand la croissance peut être représentée par l'équation de von Bertalanffy (1934, 1951) et lorsque la mortalité est décrite par une courbe exponentielle négative, le rapport Production/Biomasse PB est égal à la mortalité totale Z telle que la définissent les biologistes des pêches (Allen, 1971). Ces derniers utilisent pratiquement tous la courbe de von Bertalanffy en longueur, comme en poids (Figure 4) pour représenter la croissance des poissons (Postel, 1976 ; Laurec et Le Guen, 1981 ; Nauen, 1984 ; Moreau, 1987 ; Merona et coll., 1988), des crustacés (Garcia, 1984) et autres animaux aquatiques. Il est également possible de décrire la croissance du phytoplancton de la même manière (Figure 4c). On peut donc utiliser une courbe de ce type pour tout organisme (en exprimant au besoin la longueur ou le poids avec des unités appropriées, par exemple des poids secs ou des diamètres pour exprimer la taille de certains animaux ou plantes).

La mortalité de type exponentielle signifie qu'une fraction constante de la population présente disparaît par unité de temps (Figure 4d). Dans ce cas donc, $PB = Z$, sachant que $Z = F + M$, c'est-à-dire, que la mortalité totale Z est la somme de la mortalité par pêche F et de la mortalité naturelle M.

De nombreuses méthodes ont été mises au point par les biologistes halieutiques pour estimer Z et donc PB (Ricker, 1975 ; Postel, 1976 ; Laurec et Le Guen, 1981 ; Gulland, 1983 ; Pauly, 1984). Incidemment, la plupart de ces méthodes reposent sur l'hypothèse d'équilibre envisagée initialement.

C'est à ce point que l'on réalise que les grands débats autour de la validité de l'hypothèse de base sont, en fait, des dialogues de sourd car cette hypothèse se retrouve partout en dynamique des populations.

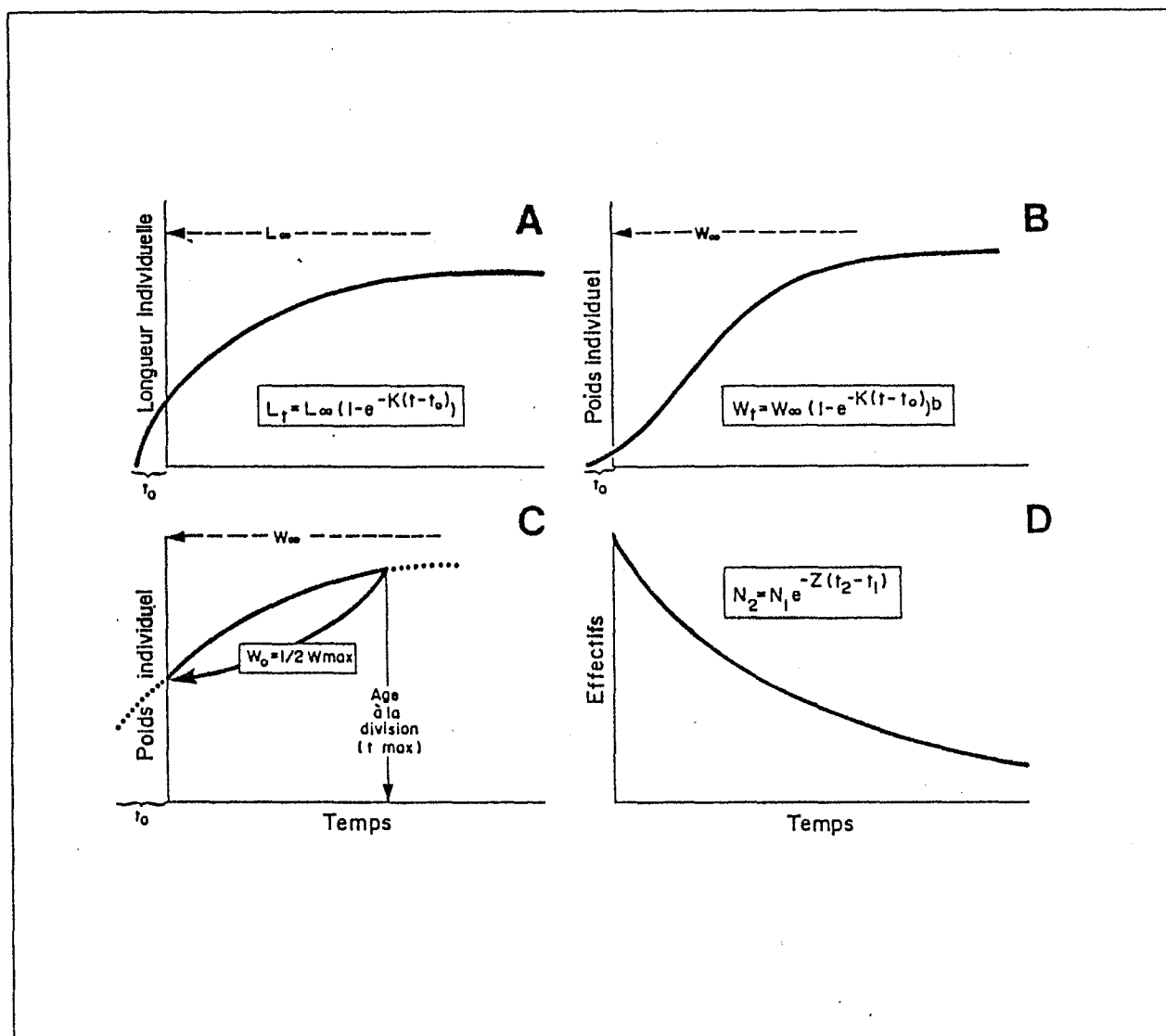


Fig. 4 Equations et courbes fondamentales utilisées en biologie des pêches et pour ECOPATH II :

- Courbe de croissance en longueur de von Bertalanffy ; on peut employer indifféremment la longueur d'un poisson, le diamètre d'un oursin, le rayon d'une étoile de mer, l'épaisseur d'un coquillage ou même la racine cubique du poids.
- Courbe de croissance pondérale de von Bertalanffy ; toute mesure du poids peut être employée : poids frais, poids sec, poids éviscéré, poids d'une certaine partie du corps et même le volume proportionnel au poids et mesuré, par exemple, par déplacement d'un liquide.
- La courbe de von Bertalanffy peut même être employée pour décrire la croissance pondérale individuelle d'une cellule du phytoplancton. En pareil cas, t_0 est très élevé car le poids à la « naissance » (W_0) est celui d'une nouvelle cellule, juste issue d'une mitose. Le poids final sera celui de cette même cellule juste avant sa propre division (adapté de Cousins, 1985).
- Courbe démographique exponentielle négative selon laquelle une fraction constante de la population meurt par unité de temps. Une telle démographie, jointe à une croissance décrite par l'équation de von Bertalanffy, permet d'admettre que $Z = PB$ pour une population en équilibre (Allen, 1971).

4.3 Le rendement écotrophique EE

EE_i est le rendement écotrophique, c'est-à-dire, la fraction de la production totale d'un compartiment (i) qui est consommée par tous ses prédateurs (consommateurs) au sein du système, ou exportée (ex : la pêche, ou les émigrations). Donc, $1 - EE_i$ est la fraction de la production d'un compartiment qui s'en va dans le détritus^{a)} ; elle n'est ni activement consommée (le détritus n'est pas un prédateur qui part à la recherche de victimes), ni exportée, car le détritus reste dans le système. EE lui-même est donc la fraction de la production que l'on ne retrouvera pas dans le détritus. Ceci est simple, mais l'estimation de EE est difficile (Ricker, 1968). Quand on construit un modèle de type ECOPATH, EE_i peut être estimé si tous les autres paramètres sont connus, c'est la fameuse prime de coopération.

4.4 La consommation de nourriture QB

Comme on le verra plus loin, la consommation de nourriture Q des différents éléments inclus dans un modèle ECOPATH conditionne largement les estimations de biomasse des proies présentes dans cet écosystème. Nous allons considérer la consommation annuelle relative de nourriture, c'est-à-dire, la quantité consommée par unité de biomasse QB . Seuls les poissons seront concernés ici car ils sont généralement les éléments principaux dans les modèles d'étude des écosystèmes aquatiques étudiés par les biologistes des pêches.

Dans une population en équilibre, il y a toujours plus d'individus jeunes que de poissons âgés. Connaissant Z (ou PB , ce qui revient au même), on peut donc simuler une structure d'âges et, la loi de croissance individuelle en poids étant également connue, obtenir une structure de biomasse par âge (Figure 5).

Le premier problème est donc d'estimer la ration. Il existe pour cela plusieurs méthodes (Mann, 1978) mais nous recommandons une démarche inspirée de l'analyse du cycle de 24 heures du contenu stomacal (Figure 6).

La seconde étape consiste à extrapoler une ou plusieurs estimations de la ration journalière, valable(s) seulement pour une ou certaines classes de tailles ou d'âges, à l'ensemble de la population équilibrée. Pour ce faire, il existe un modèle convivial (Pauly, 1986) qui a d'ailleurs été appliqué depuis à une grande quantité de populations de poissons des eaux tempérées et tropicales, notamment par Pauly et coll. (1989), Palomares et Pauly (1989) et Palomares (1991).

Ce modèle, incorporé dans le programme MAXIMS de Jarre et coll. (1990 ; voir aussi la figure 6), nécessite au moins une estimation de la ration journalière R_d ou du coefficient de transformation de la nourriture K_1 . Ces deux paramètres sont reliés par l'équation :

a) Il existe, dans tout système, plusieurs sortes de détritus très différents les uns les autres ; pourtant, on utilisera ici le singulier car ECOPATH II ne tient compte que d'un compartiment pour ce que nous appelons ici le « détritus ».

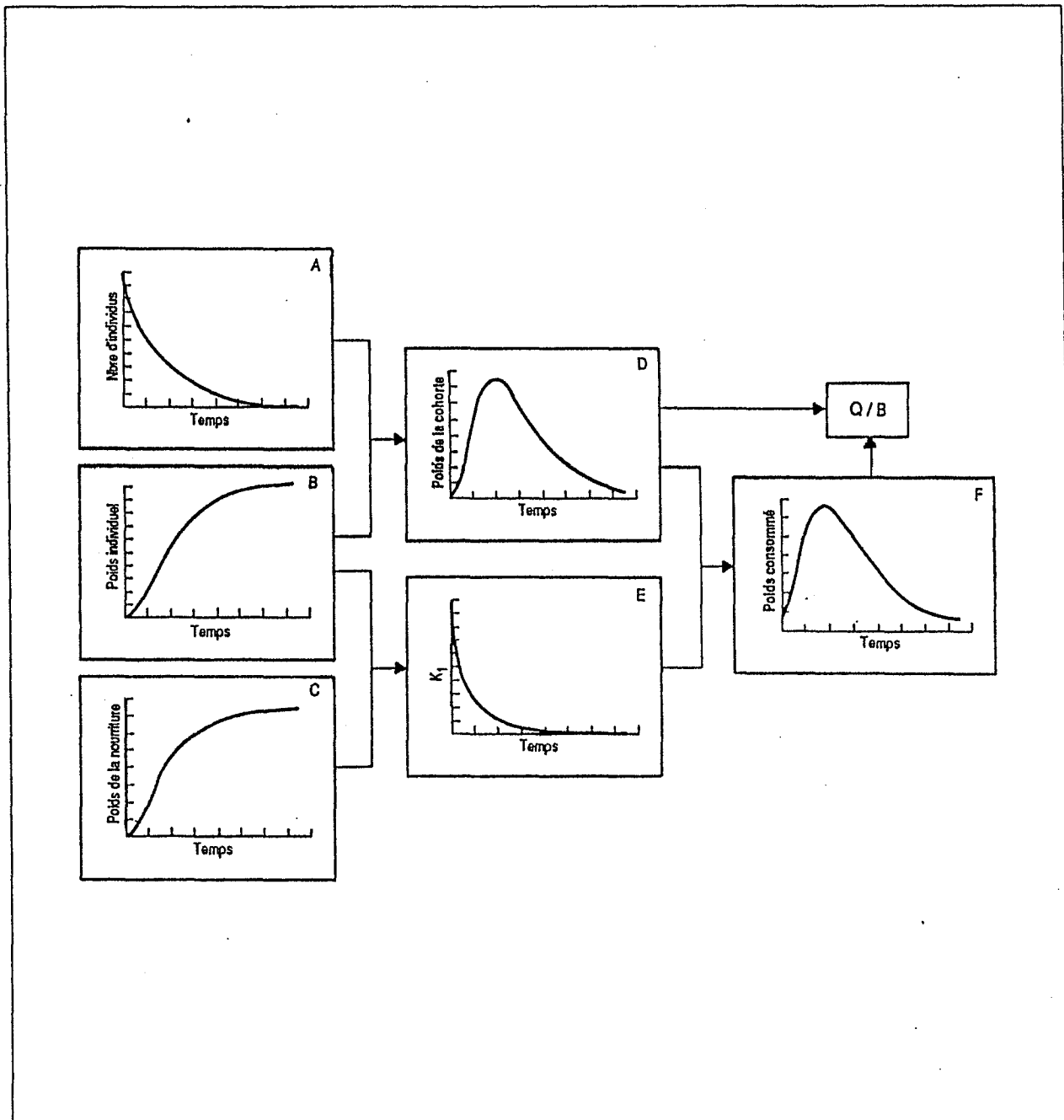


Fig. 5 Fonctions nécessaires à l'évaluation de la consommation relative de nourriture Q/B par une population. Tout est représenté en fonction de l'âge :

- A Décroissance exponentielle d'un effectif sous l'effet de la mortalité totale Z ;
- B Courbe de croissance de von Bertalanffy ;
- C Augmentation de la ration individuelle journalière ;
- D Evolution de la biomasse d'une cohorte (produit du nombre d'individus par leur poids moyen) ;
- E Diminution du coefficient de conversion ; et
- F Consommation de nourriture par une population qui, rapportée à la biomasse, donne Q/B .

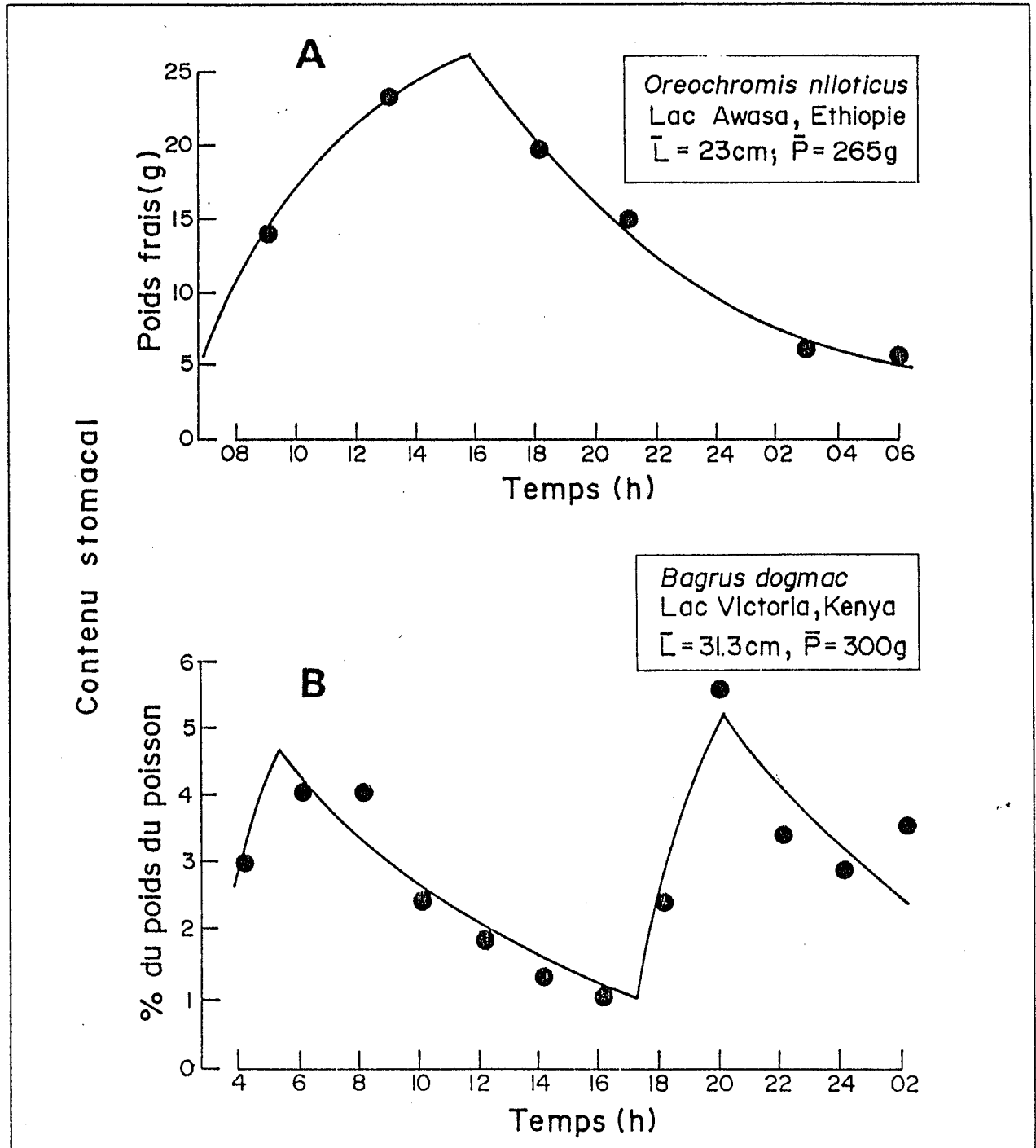


Fig. 6 Deux cycles de variations journalières du contenu stomacal de poissons africains (Palomares, 1991) ajustés à l'aide du logiciel MAXIMS (Jarre et coll., 1990) :

- A *Oreochromis niloticus*, données originelles de Getachew (1987) ; on note une seule période d'alimentation par jour entre 7 et 16 heures.
- B *Bagrus dogmac*, un poisson chat, données originelles de Okach et Dadzie (1988). On remarque deux périodes d'alimentation, à l'aube et au crépuscule, comme souvent chez les poissons carnassiers (Hobson et coll., 1981).

$$K_1 = \text{Croissance journalière/Rd} \quad \dots 2)$$

La croissance journalière peut avoir été obtenue en laboratoire ou en étang, ou résulter de la dérivation (dW/dt) de l'équation de von Bertalanffy de croissance pondérale (Figure 5).

On démontre que l'équation (2) et celle de von Bertalanffy peuvent être reliées par l'intermédiaire de :

$$K_1(t) = 1 - (W(t)/W_\infty)^\beta \quad \dots 3)$$

ou β est un élément clé (à calculer) dans la transformation des valeurs de Rd en valeurs de QB (Silvert et Pauly, 1987).

En dépit de sa simplicité, ce modèle peut nécessiter des données difficiles à recueillir dans certains cas. C'est pourquoi, afin de faciliter l'emploi d'ECOPATH II, on a mis au point des modèles prédictifs de QB à partir de données elles-mêmes faciles à obtenir. L'un de ces modèles peut s'écrire ainsi :

$$\text{Ln}(QB) = -0.1775 - 0.2018 \cdot \text{Ln}(W_\infty) + 0.6121 \cdot \text{Ln}(T) + 0.5156 \cdot \text{Ln}(A) + 1.26 \cdot f \quad \dots 4)$$

Le logarithme népérien de différents paramètres est utilisé pour :

QB, la quantité recherchée (exprimée sur la base d'un an) ;

W_∞ , le poids frais asymptotique (en g) pour la population étudiée ;

T, la température moyenne annuelle, en °C ;

A, un index destiné à rendre compte de l'activité des poissons.

On a : $A = h^2/2$ (voir Document 7.1, p. 16). Naturellement, cet index ne s'applique qu'aux poissons se propulsant essentiellement avec la nageoire caudale (voir Aleev, 1969 ; Pauly, 1989a, 1989b, 1990 ; Jarre et coll., 1991).

Finalement, f (et non son Ln) rend compte du régime alimentaire :

f = 0 pour un carnivore, et f = 1 pour un herbivore.

4.5 La composition du bol alimentaire DC_{ij}

L'ensemble des valeurs de DC_{ij} de l'équation (1) représente le régime alimentaire pour lequel il est nécessaire de réaliser une matrice. Cette dernière doit incorporer tous les éléments du modèle et ne peut incorporer que ceux-là (un animal ne peut manger autre chose que ce qu'il y a, ou ce qui a été importé dans un système). Pour l'ensemble de l'écosystème, on est ainsi en présence d'une série de compartiments reliés par la consommation. Ceux-ci sont numérotés (Figure 7) et l'on doit s'assurer qu'on a séparé correctement d'un côté les proies, de l'autre les prédateurs (et le détritit auquel tous les compartiments sont reliés).

La manière d'exprimer un bol alimentaire a fait longtemps l'objet de discussions (Hyne, 1950 ; Qasim, 1972 ; Hyslop, 1980 ; MacDonald et Green, 1983) ; ici, il faut utiliser les volumes, les poids ou l'énergie (joules ou calories), les différentes manières d'exprimer les quantités relatives ingérées étant en fait équivalentes (MacDonald et Green, 1983). En revanche, les données comme le pourcentage

Matrice des régimes alimentaires : OCEANSCS												
	Proies	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Σ
	Prédateurs											
1	Prédateurs du sommet	-	0.750	0.150	-	-	-	0.100	-	-	-	1
2	Nekton épipélagiques	-	-	0.100	-	-	-	0.400	0.100	0.400	-	1
3	Mésopélagiques	-	0.050	0.100	-	-	-	0.250	-	0.600	-	1
4	Bathypélagiques	-	-	-	0.150	-	0.050	0.200	-	-	0.600	1
5	Poissons benthiques	-	-	-	-	0.150	0.400	-	-	-	0.450	1
6	Benthos	-	-	-	-	-	0.050	-	-	-	0.950	1
7	Zooplancton	-	-	-	-	-	-	-	0.400	0.600	-	1
8	Phytoplancton	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
9	Microzooplancton	-	-	-	-	-	-	-	1.000	-	-	1
10	Détritus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0

Fig. 7 Exemple de matrice des régimes alimentaires (mer de Chine méridionale, d'après Pauly et Christensen, 1992). Le régime des consommateurs est représenté par une série de fractions dont la somme est égale à 1. Par définition, le « régime » des producteurs primaires est nul.

d'occurrence d'un type de nourriture (proportion de poissons dans l'estomac desquels elle a été observée) ou le nombre de proies par estomac sont inutilisables dans le présent contexte. En outre, la fraction DC_{ij} rendant compte du cannibalisme doit rester faible (< 0.1). Dans le cas contraire, la figure 8 montre comment procéder si nécessaire.

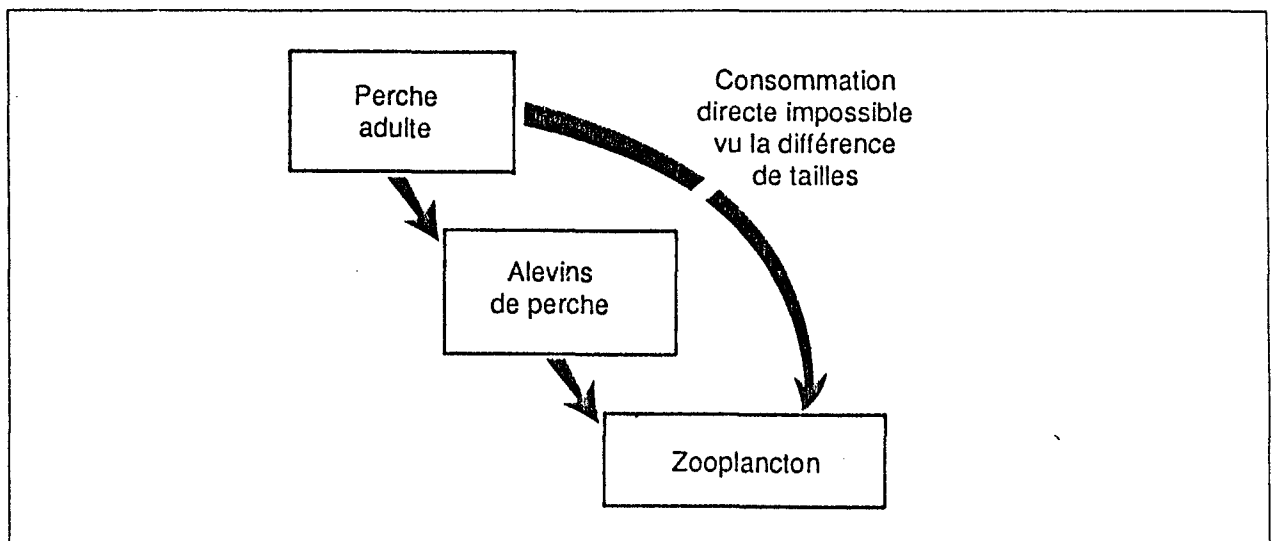


Fig. 8 Exemple de cannibalisme : dans de nombreux lacs d'Europe du Nord, les perches adultes (*Perca fluviatilis*) consomment leurs jeunes ; ces derniers se nourrissent de zooplancton (Craig, 1987). Les adultes peuvent survivre dans un environnement qui ne produit pas d'autre nourriture que du zooplancton qui ne leur est pas directement accessible. Pour employer ECOPATH II en pareil cas, il faut séparer les adultes et les jeunes en deux compartiments distincts.

La matrice ainsi obtenue doit incorporer tous les éléments considérés dans le modèle et les sommes doivent toujours être égales à 1 ou 0.

Comment s'assurer qu'une matrice est correcte ? C'est ici que le modèle prouve son utilité.

On peut commencer avec un tableau plus ou moins approximatif ; ensuite, on modifie peu à peu les données, surtout celles établies d'après des études qualitatives, jusqu'à obtention d'une matrice des régimes alimentaires qui permet d'équilibrer le modèle, connaissant par ailleurs les valeurs de B, PB, QB, etc.

A titre d'exemple, nous avons, dans le cas du Pérou, un grand nombre de prédateurs pour lesquels nous connaissions la consommation (ils consommaient beaucoup de sardines). Or, il ne paraissait pas y avoir assez de sardines dans le système pour satisfaire cette prédation ; les données disponibles pour estimer la production de sardines étaient établies d'après le produit de leur biomasse estimée par les méthodes acoustiques et de leur mortalité ($PB = 0.5 \text{ an}^{-1}$). Soit les prédateurs de sardines n'avaient pas assez à manger et il fallait changer les valeurs de la matrice des régimes alimentaires (il leur fallait autre chose à manger) soit la production de sardines était trop basse.

En fait, la production évaluée pour les sardines était fautive ; leur mortalité Z ou PB était bien plus élevée qu'on ne l'avait pensé au départ. On ne voulait tout simplement pas admettre que des millions de sardines étaient vendues pour des anchois !

C'est ici-même que le modèle montre son utilité, car on peut se rendre compte de la compatibilité des valeurs dont disposent les différents chercheurs. D'une façon générale, il est recommandé que, pour toute matrice présentée, on fournisse les valeurs initialement employées, c'est-à-dire, estimées à partir de la littérature sur des bases qualitatives, et celles finalement retenues. Le lecteur pourra ainsi apprécier la crédibilité des valeurs finalement utilisées. Les différences constatées peuvent aussi donner une idée de la connaissance que l'on a du système : le modèle a-t-il construit le système ? Ou bien le modèle a-t-il été construit en assemblant, sans les casser, des « briques » préexistantes ?

L'expérience nous a montré que l'élaboration d'une matrice correcte des régimes alimentaires est la partie la plus délicate dans la constitution d'un modèle ECOPATH II, même en employant la démarche itérative évoquée ci-dessus. Ceci est surtout vrai pour la partie inférieure de la chaîne alimentaire où se trouvent des invertébrés qui ont été souvent peu étudiés (Opitz, 1991).

Ceci donne à réfléchir sur les possibilités d'amélioration de cette méthode itérative. Plusieurs voies peuvent être suggérées :

- 1) associer les informations qualitatives sur les contenus stomacaux et les connaissances anatomiques et/ou écologiques de l'espèce étudiée ;

- 2) utiliser une méthode « inverse » mathématiquement rigoureuse pour obtenir la matrice la plus simple qui soit compatible avec les valeurs chiffrées connues des valeurs de B, PB, QB, etc. ;
- 3) employer des réseaux neuronaux pour améliorer la qualité des estimations de DC_{ij} obtenues par l'approche (1).

L'approche (1) suppose des postulats qualitatifs du type : « L'espèce (i) ne mangera pas (ou très peu) de la nourriture de type (j) en raison même de son anatomie (de Groot, 1971) ou de son écologie (Opitz, 1991) ». Ainsi, plusieurs valeurs nulles peuvent être, légitimement, incorporées dans la matrice, réduisant ainsi d'autant le nombre d'inconnues. Alors, les informations qualitatives du type « les vers sont omniprésents » ou « les crustacés sont fréquents » ou encore, « les petits poissons sont occasionnels », peuvent être transformées en valeurs chiffrées préliminaires en utilisant des éléments de « logique floue » (Dubois et Prade, 1991), qui peut être comparée à une forme « systématisée » de bon sens ou des démarches similaires (Opitz, 1991).

La méthode proposée en (2) est exposée par Vezina et Platt (1988) ; elle n'a jamais été employée dans le contexte d'ECOPATH II mais cela serait tout à fait possible.

Les réseaux neuronaux évoqués au point (3) semblent ce qu'il y aurait de plus approprié pour combler les vides dans la matrice des régimes alimentaires. Nous sommes à la recherche de coopération avec des spécialistes susceptibles de nous aider à développer un programme adéquat destiné à être incorporé dans une version future d'ECOPATH II.

4.6 Exemple d'application : l'écosystème pélagique du Pérou

La figure 9 présente quatre modèles de relations trophiques pour la zone pélagique du Pérou, caractérisée par un upwelling.

Les modèles A et B ont été adaptés de Walsh (1981) et doivent être considérés comme des hypothèses sur la structure et la taille de ce système avant (A) et après (B) l'effondrement des populations d'anchois du Pérou au début des années 70 (Pauly et Tsukayama, 1987 ; Cury, 1988 ; Pauly et coll., 1989). On constate que l'interprétation de Walsh indique une réduction de la consommation de nourriture des anchois et des prises de la pêche aux anchois (*Engraulis ringens*) par un facteur égal à 30 ! Ceci suppose qu'une grande quantité de phytoplancton est inutilisée et dont exportée sous forme de sédiments.

Notre interprétation des mêmes événements (l'effondrement des pêcheries d'anchois) avec ECOPATH II est moins radicale. Pendant la période considérée, nous constatons une diminution de la biomasse des anchois par un facteur de 2.8 seulement, ce qui suppose un impact bien plus faible sur les processus de sédimentation (voir aussi Chavez et coll., 1989). Par ailleurs, nous mettons en évidence un changement important dans la forme de la pyramide trophique de

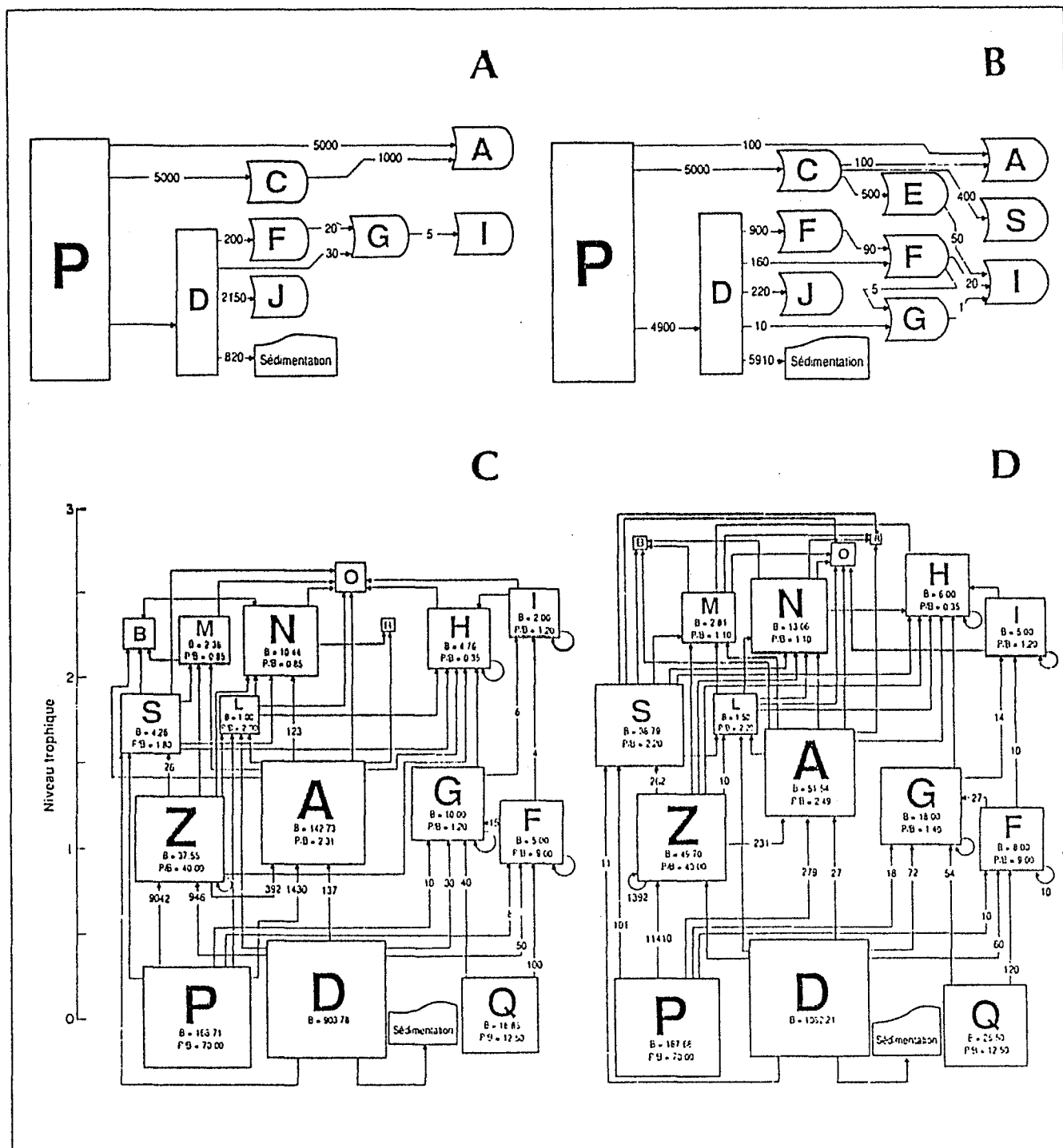


Fig. 9 Modèles décrivant les relations trophiques dans l'écosystème pélagique péruvien ; panneaux supérieurs (A et B) : modèles de Walsh (1981) ; panneaux inférieurs (C et D) : modèles de Jarre et coll. (1991) ; panneaux de gauche : avant l'effondrement des pêcheries d'anchois ; panneaux de droite : après l'effondrement des pêcheries d'anchois survenu au début des années 1970. Les captures, les flux mineurs et les flux respiratoires ainsi que les retours au détritus ont été omis pour plus de clarté. Tous les flux sont en poids frais (tonnes $\text{km}^{-2}\text{an}^{-1}$) ; les valeurs originelles de Walsh (exprimées en carbone) ont été multipliées par 10 pour les besoins de la comparaison. Sur les panneaux inférieurs, la surface de chaque carré est proportionnelle au logarithme de la biomasse qu'il représente.

Légendes : A = Anchois (*Engraulis ringens*), B = Bonite (*Sarda chiliensis*), C = Copépodes, D = Ensemble du détritus, E = Euphausiacés, F = Meio/microbenthos, G = Macrobenthos, H = Merlus (*Merluccius gayi*), I = Poissons démersaux, J = Bacterioplancton, L = Poissons pélagiques divers, M = Maquereaux (*Scomber japonicus*), N = Chinchards (*Trachurus murphyi*), O = Oiseaux, P = Phytoplancton (producteurs primaires), Q = Algues benthiques (producteurs primaires), R = Mammifères marins (otaries, phoques, cétacés divers), S = Sardines espagnoles (*Sardinops sagax*), Z = Zooplancton.

l'écosystème péruvien comme montré dans les figures 9C et 10D, et plus spécialement dans les pyramides du document 15.4a, p. 67 où sont comparés plusieurs écosystèmes analysés avec ECOPATH II. Cet exemple montre bien comment ECOPATH II peut être utilisé pour vérifier des hypothèses sur la structure et les flux à l'intérieur des écosystèmes.

5. ANALYSES DES RESEAUX DE FLUX

5.1 Définitions

ECOPATH II se distingue d'ECOPATH I développé par J.J. Polovina par deux caractéristiques essentielles :

- 1) tous les éléments de l'équation (1) peuvent être calculés et non plus seulement les biomasses ; la méthode d'estimation est plus robuste (Mackay, 1981) et les messages qui apparaissent à l'écran apportent une meilleure assistance à l'utilisateur.
- 2) les réseaux de flux ainsi estimés sont :
 - a) analysés selon la théorie d'Ulanowicz (1986) ; et
 - b) utilisés pour calculer plusieurs indices permettant de mieux comprendre la structure de l'écosystème.

Le point 1 a déjà été évoqué en détails.

L'étude des réseaux de flux estimés par ECOPATH (point 2a) a été entreprise par Pauly et coll. (1992) qui ont incorporé, pour ce faire, un programme figurant en annexe de l'ouvrage d'Ulanowicz (1986). Une première application est décrite par Pauly (1987).

Le point 2b a été aussi réalisé par Pauly et coll. (1992) qui ont inclus, à cette fin, le calcul de l'index de sélectivité d'Ivlev (1961) dans une formulation permettant son emploi avec des biomasses (Parsons et LeBrasseur 1970). En outre, Pauly et coll. (1992) proposent le calcul d'un nouvel indice, l'indice d'omnivorie. Ces indices, et quelques autres également nouveaux, ont été incorporés dans les versions les plus récentes d'ECOPATH II (voir Section 12 du manuel, particulièrement le document 12.6, p. 49).

La théorie d'Ulanowicz (1986) est également un élément essentiel d'ECOPATH II, même si des développements récents (Ulanowicz et Norden, 1991) l'ont légèrement modifiée.

5.2 La théorie d'Ulanowicz

Cette théorie est bâtie autour du concept d'Ascendance qui est le produit de deux quantités exprimant la taille (« Growth ») et la structure (« Development ») d'un

écosystème ; d'où le titre de l'ouvrage d'Ulanowicz (1986) ; voir aussi l'annexe 2 du manuel, page 80-81.

Du point de vue dynamique, la taille d'un écosystème est limitée par les apports, notamment des producteurs primaires, sous forme de biomasse consommable. Par conséquent, seuls les écosystèmes qui peuvent « capturer » des apports venus d'écosystèmes adjacents pourront grandir et évoluer (Figure 10 A à C).

Dans la théorie d'Ulanowicz, la « taille » d'un écosystème est exprimée par la somme de tous les flux dans cet écosystème (Transferts totaux, en anglais « Total Throughputs »). La dimension est celle de l'unité dans laquelle le modèle a été construit : par exemple des tonnes $\text{km}^{-1}\text{an}^{-1}$.

La structure (ou « Développement ») d'un écosystème est exprimée par l'« information mutuelle moyenne » véhiculée dans la distribution des flux entre les compartiments du modèle. Ce concept est exposé dans la Section 15 du manuel. Ici, il est illustré par la figure 10 où l'on présente quatre chaînes trophiques hypothétiques caractérisées par différents niveaux d'échange d'informations.

Sur la figure 10A, il s'agit d'une chaîne trophique linéaire où chaque branchement, partant d'une boîte pour arriver à une autre, contient en totalité l'identification (ou l'information sur) la boîte vers laquelle il est dirigé. En pareil cas, seuls les flux associés aux importations et aux exportations occasionnent des pertes d'information. Dans le premier cas, on ignore d'où vient le flux ; dans le second cas, on ignore où il va. Une chaîne trophique linéaire comme celle de la figure 10A est extrêmement fragile, même si elle contient beaucoup d'informations. Il suffit que l'un des éléments inférieurs diminue fortement ou disparaisse pour que le système entier fasse de même. A l'échelle de temps de l'évolution, un tel système ne peut subsister longtemps.

Comme le montre la figure 10B, une manière possible de rendre plus stable une chaîne trophique linéaire est d'ajouter des branchements entre les boîtes mais cela réduit l'information contenue dans les flux ; en effet, au départ d'une boîte, le flux est dirigé vers plusieurs boîtes. De plus, la taille du système n'est pas augmentée car il ne dépend toujours que d'une seule source d'apport.

Sur la figure 10C, on présente une chaîne trophique linéaire qui a capturé une chaîne voisine à l'aide d'un cycle. Cette situation rend compte d'un réel progrès car la taille de l'écosystème augmente ; en effet, il bénéficie d'une seconde source d'apports et ne perd que très peu d'informations.

Ces considérations peuvent paraître très éloignées de la réalité ; pourtant, de nombreuses chaînes alimentaires présentent de tels cycles souvent décrits comme des « triangles » (Jones, 1982 ; Pauly et Mathews, 1986). Le processus de « capture », qui ne se conçoit qu'à l'échelle de temps de l'évolution, peut être illustré par l'exemple suivant :

Imaginons un écosystème insulaire « égoïste » qui produit des plantes à poisons violents, toutefois inoffensifs pour les herbivores endémiques. L'ascendance de cet écosystème terrestre ne peut être que limitée dans la mesure où les sels nutritifs de

cette île vont progressivement diminuer et que la plus grande partie de sa biomasse ne sera alors constituée que par quelques arbres rabougris et à moitié empoisonnés. Cette île est en compétition avec d'autres îles (parce que tous les systèmes biologiques sont en compétition les uns avec les autres). Imaginons, près de cette île, des passages d'oiseaux migrateurs auxquels il faudra offrir quelque chose (des plantes non empoisonnées) pour qu'ils fassent escale. S'ils reçoivent effectivement une nourriture adéquate, les oiseaux s'arrêteront et fourniront leur fèces et l'île capturera ainsi une partie des sels minéraux captés et véhiculés par les oiseaux. Elle augmentera son ascendance en capturant un cycle adjacent.

La figure 10D, enfin, présente (à titre d'illustration seulement) un système qui ne peut fonctionner du point de vue de la thermodynamique et où tous les compartiments sont reliés par des flux identiques. En pareil cas, le réseau de flux ne contient aucune information mutuelle ; en effet, sachant qu'un flux quitte une boîte, il n'y a aucun moyen de savoir où il va. L'ascendance d'un tel système est alors nulle puisqu'elle se définit par :

$$\text{Ascendance} = \text{Transferts totaux} * \text{Information mutuelle moyenne partagée} \quad \dots 5)$$

Le lecteur est invité à retourner à la Section 15 du manuel et à lire les références originelles pour compléter son information sur cette théorie. Ceci est indispensable pour comprendre les résultats donnés par ECOPATH II en application de cette théorie.

5.3 Les problèmes d'agrégation et de regroupement

Il est évident que la construction d'un modèle est très liée au problème de l'agrégation. En écologie, cela veut généralement dire identifier et rassembler au sein de chaque groupe des espèces qui ont la même taille et le même régime alimentaire, jouant ainsi le même rôle écologique. La théorie d'Ulanowicz permet d'avancer dans la résolution de ce problème que certains pensent insoluble. Un programme adéquat est intégré à ECOPATH II (voir Section 16 du manuel).

Ainsi, à partir d'un nombre N de groupes, on peut décider d'en regrouper deux et de n'avoir plus que $N-1$ groupes. Le programme effectue pour cela tous les appariements possibles des différents groupes et ne retient comme valable que la paire dont la création ne diminue pas les transferts totaux et minimise la perte d'ascendance. On peut décider de renouveler l'opération et de diminuer ainsi progressivement le nombre de groupes.

Par exemple, partant de l'écosystème de la mer de Chine méridionale, le document 16.1 (p. 76) montre les variations de l'ascendance au fur et à mesure de regroupements successifs par paire. A ce sujet, on peut faire les remarques générales suivantes :

- 1) le graphique montrant les regroupements successifs ressemble aux dendogrammes résultant des analyses multidimensionnelles (Daget, 1979) ;
- 2) les premières boîtes qui ont été associées sont souvent celles qui présentent :

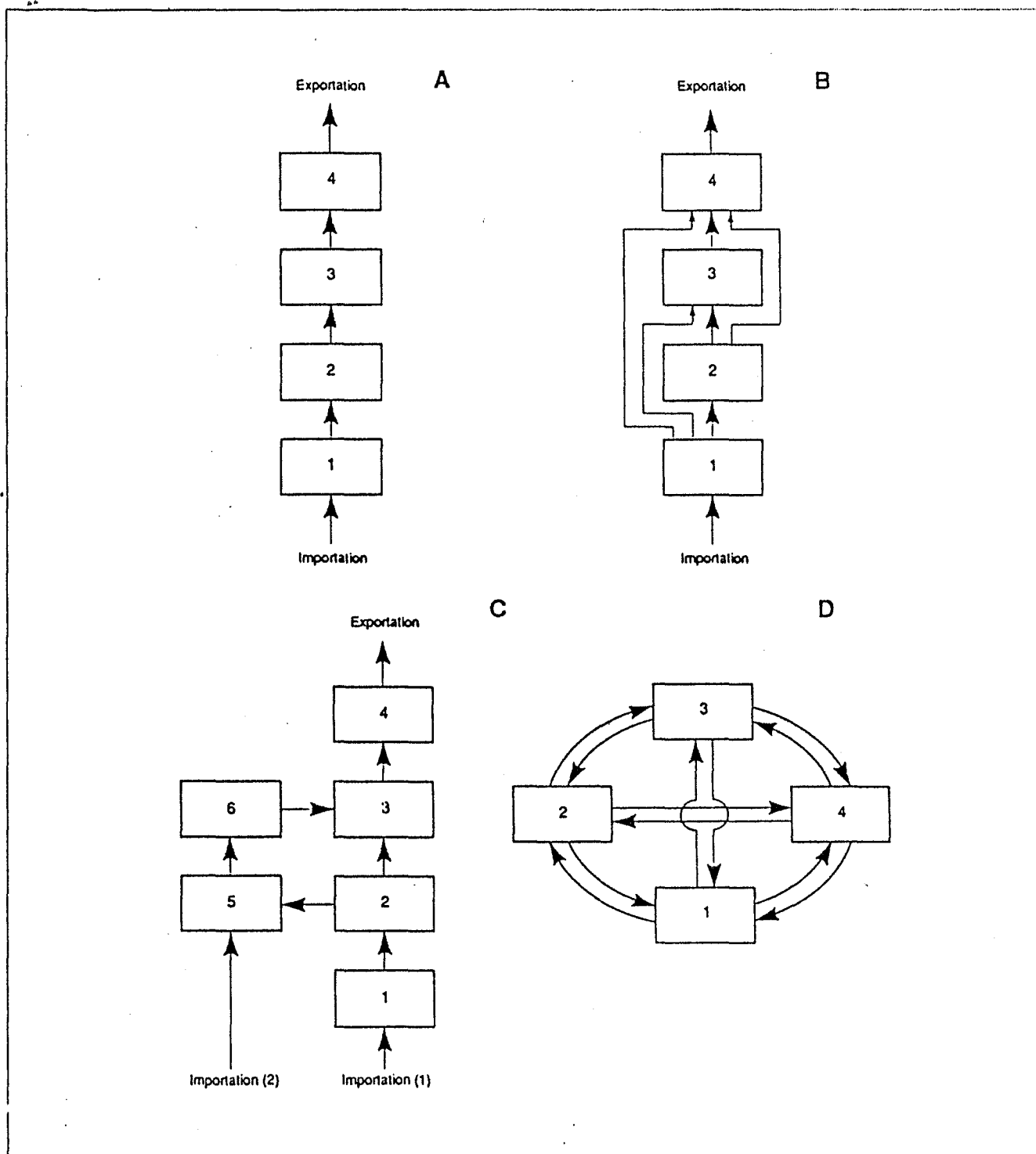


Fig. 10 Réseaux trophiques hypothétiques destinés à illustrer la théorie d'Ulanowicz sur les réseaux trophiques : A : Chaîne trophique « linéaire » dans laquelle la position de chaque branchement est parfaitement définie quand les flux correspondants sont tous différents les uns des autres. Un tel écosystème serait extrêmement fragile : il disparaîtrait si un seulement des niveaux inférieurs était fortement réduit (par une exploitation humaine par exemple). B : Chaîne encore linéaire mais dans laquelle des « redondances » ont été ajoutées. Le système se trouve ainsi protégé contre un déclin ou une disparition d'un niveau inférieur mais il ne peut pas se développer car il dépend toujours d'une seule source d'énergie. C : La chaîne alimentaire représentée en A a « capturé » un cycle (compartiments 2, 5, 6, 3) y compris sa propre source d'énergie. Cela permet un grand développement du système et ne coûte ou n'occasionne que peu de redondance. D : Chaîne alimentaire cyclique présentant des échanges identiques entre les compartiments (ce qui ne peut arriver pour des raisons thermodynamiques). Le fait de connaître le flux associé à l'un quelconque de ces branchements n'apportera aucune information sur la structure de l'écosystème. En effet, chaque branchement pourrait associer tous les compartiments deux par deux.

- a) de faibles transferts totaux ;
- b) le même niveau trophique ; et qui
- c) sont au sommet du réseau trophique.

Le point (a) est évident d'après l'équation (5). En effet, l'ascendance totale d'un système est largement déterminée par les flux importants survenant à la partie inférieure de la chaîne trophique. Ceci explique aussi le point (c).

Le point (b) est également facile à expliquer car, par définition, la plupart des flux sont « verticaux » : ils ont lieu entre différents niveaux trophiques. Il est rare d'avoir d'importants flux horizontaux entre des boîtes de niveaux trophiques similaires.

Au contraire, beaucoup d'informations et donc de l'ascendance, sont perdues lorsque l'on regroupe des boîtes ayant des niveaux trophiques différents. Ceci est incidemment une bonne raison pour éviter de constituer des boîtes avec fort cannibalisme, comme déjà suggéré au paragraphe 4.5 et sur la figure 8.

Enfin et surtout, le programme proposé par Ulanowicz (1986) fait appel à des notions intuitives qui ne sont pas en contradiction avec la biologie. Cependant, les regroupements ainsi effectués ne sont pas nécessairement les mêmes que ceux que l'on obtiendrait par des analyses multidimensionnelles ou ceux réalisés à partir sur des connaissances biologiques (Figure 11). Ceci est particulièrement vrai dans la mesure où la morphologie et d'autres caractéristiques biologiques, alors prises en compte, tendront à séparer les poissons et les invertébrés même s'ils jouent le même rôle écologique évalué en terme de transferts totaux et de leur position dans un réseau trophique (Opitz, 1991).

Pour faciliter des recherches comparatives sur les différentes méthodes d'agrégations comme celles effectuées par Opitz (1991), un programme a été inclus dans ECOPATH II pour associer n'importe quelle paire de boîtes choisie par l'utilisateur, indépendamment de l'influence possible de ce regroupement sur l'ascendance (voir Section 16.2 du manuel).

Ceci permet éventuellement de retenir, dans des modèles où ont eu lieu d'importants regroupements, des compartiments représentant des biomasses faibles, mais d'un intérêt particulier. Ainsi, par exemple, une population d'esturgeon produisant du caviar pourra être séparée des autres espèces benthophages de moindre valeur économique dans un modèle d'étude de la mer Caspienne. A l'aide de ce programme, on pourra aussi rechercher les effets des regroupements ou des séparations en différentes boîtes de groupes présentant des transferts totaux élevés comme le détritus ou les bactéries qui lui sont associées.

Toutefois, ce programme d'agrégation a tendance à regrouper les poissons qui sont généralement à des niveaux élevés du réseau trophique et donc à masquer certaines espèces – précisément celles qui sont les plus intéressantes pour les biologistes des pêches ! On peut éviter ceci en utilisant, dans l'élaboration du modèle, une unité : l'énergie (avec m) dont la valeur, toutes choses égales par ailleurs, ne

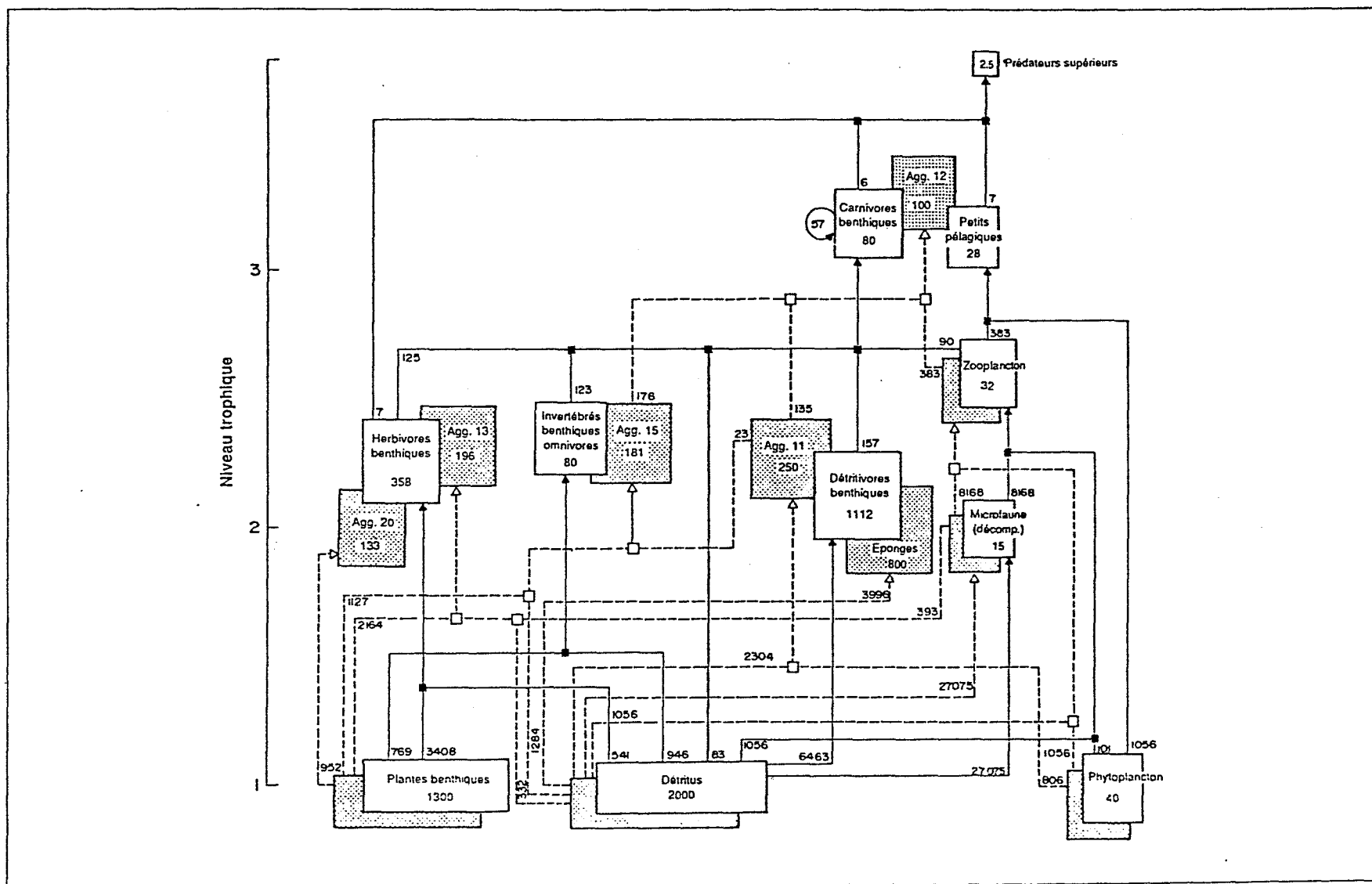


Fig. 11 Deux modèles de 11 boîtes, représentant des récifs coralliens près des îles Vierges (USA) et au large de Porto-Rico. Ces modèles ont été dérivés d'un premier modèle comprenant 50 compartiments, à l'aide de deux méthodes (Opitz, 1991) : a) une analyse multidimensionnelle et l'intuition basée sur les connaissances biologiques (avant plan, boîtes ouvertes), b) le programme d'agrégation cherchant à minimiser la perte d'ascendance et incorporé à ECOPATH II (arrière plan, boîtes « avec trame »). Notez le regroupement d'invertébrés et de poissons obtenue avec la méthode (b) mais évitée avec la méthode (a).

varie pas avec le niveau trophique (Odum, 1988). L'idée sous-jacente est qu'une calorie de thon a plus de « valeur écologique » qu'une calorie de phytoplancton. Nous serons amenés à continuer plus tard notre réflexion sur ce sujet.

Nous souhaiterions mentionner aussi un problème très lié à celui de l'agrégation au sein d'un écosystème même s'il est, par essence-même, différent : celui de la séparation des écosystèmes ou de l'identification de sous-systèmes au sein d'un écosystème plus large.

La règle générale en la matière est que les transferts entre deux compartiments quelconques d'un écosystème doivent être plus importants que les transferts (importations et exportations) entre le système lui-même et tout système adjacent. Cette règle est très similaire à la définition que l'on donne habituellement d'un organisme.

Identifier des frontières précises entre deux écosystèmes adjacents est très important au niveau théorique car les valeurs de tous les indices exprimant les propriétés d'un écosystème seront fonction de ce qui y est inclus. Des limites nettes entre écosystèmes adjacents sont aussi importantes du point de vue pratique ; en effet, les biomasses, les valeurs de PB, QB, etc., sont plus faciles à évaluer que les exportations ou les importations vers un écosystème.

Ce problème de stratification spatiale, qui est aussi un problème indirectement lié à la stratification temporelle entre les modèles, est discuté en détail dans Pauly et Christensen (1992) à l'occasion de l'étude d'un grand écosystème marin : la mer de Chine méridionale ($3.5 \cdot 10^6 \text{ km}^2$). La modélisation a été réalisée à l'aide de 10 modèles ECOPATH II reliés les uns aux autres et représentant autant de sous-systèmes : mangroves, estuaires, récifs littoraux, récifs en eau profonde, plateau continental, zone pélagique, etc.

6 DISCUSSION

Jusqu'à présent, nous avons cherché à exposer les possibilités offertes par la construction de modèles équilibrés de relations trophiques. Notre but était aussi de montrer que bien des objections à la construction de tels modèles viennent d'idées inexactes sur ce que ces modèles sont, et sur les difficultés que présente leur réalisation, la plupart d'entre elles pouvant être surmontées des logiciels comme ECOPATH II.

Les problèmes posés par les regroupements spatiaux, temporels ou taxonomiques nécessités par de tels modèles s'avèrent, à l'expérience, faciles à résoudre.

La collecte des données nécessaires, souvent perçues par les chercheurs comme l'obstacle majeur à la construction de modèles, est largement facilitée par le recours à la littérature, aux informations non publiées et aux bases de données informatisées comme l'Aquatic Sciences and Fisheries Abstract (ASFA) ou FISHBASE, une base de données en cours d'élaboration et spécialement conçue pour des études comparatives sur les populations de poissons (Pauly et Froese, 1991 ; Palomares et coll., 1991).

Cependant, un logiciel comme ECOPATH II ne peut prétendre résoudre tous les problèmes de modélisation que peut se poser un biologiste des pêches ou un spécialiste d'écologie aquatique. En particulier, l'absence de la variable « temps » ne permet pas à l'utilisateur d'obtenir de réponse directe à une question du type « Qu'arriverait-il si... ? ». Par exemple, on peut se demander ce que deviendrait un réseau trophique si les prédateurs, actuellement non exploités, étaient soumis à la pêche.

Un autre exemple de question est « Quelle serait, sur un récif corallien, l'influence d'une pollution qui amènerait une réduction du recrutement et, de là, une diminution de la biomasse de certains groupes de poissons ? ».

En réalité, il existe bien une méthode pour répondre à de telles questions dans le cadre de modèles de relations trophiques (voir Section 15.4 du manuel). Toutefois, dans la majorité des cas, l'hypothèse de base de cette méthode (l'absence de changement dans la matrice des régimes alimentaires) ne sera pas réalisée, ce qui peut induire en erreur les utilisateurs potentiels non avertis.

Il faut cependant dire que, à l'opinion de ceux qui l'ont employé et ont réfléchi sur son fonctionnement (par exemple Moreau et Nyakageni, 1988), ECOPATH II est un outil d'une grande simplicité dans sa conception ; en outre, il offre de vastes possibilités d'intégrer et donc de valoriser des données hétérogènes et dispersées venues des observations des biologistes des pêches et des écologistes aquatiques. Ceci compense largement les limites d'emplois évoquées plus haut. C'est d'ailleurs pourquoi ECOPATH II suscite beaucoup d'intérêt, un peu partout dans le monde.

Le succès d'ECOPATH est tel que l'auteur et Villy Christensen ont organisé une session à Copenhague (octobre 1990) à l'occasion de la réunion annuelle du Conseil international pour l'exploitation de la mer (CIEM). Plus de 40 modèles de type ECOPATH ont été présentés par des auteurs de différents pays, y compris des pays en développement. Pour la première fois, ces derniers se sont trouvés majoritaires dans une réunion scientifique consacrée aux modèles plurispécifiques (Christensen et Pauly, 1992).

Depuis la réunion de Copenhague, de nombreux modèles ECOPATH ont été réalisés et publiés ou sont sur le point de l'être ; les grands lacs africains ont pratiquement tous été décrits. Le bassin amazonien a également été étudié et un cours sur l'emploi d'ECOPATH a été donné au Brésil. Ces modèles ont permis de décrire des récifs coralliens (Opitz, 1991) et plusieurs écosystèmes marins du sud de golf du Mexique et de la région du Sud-Est asiatique.

7 CONCLUSION

L'auteur et Villy Christensen, tous deux basés à l'ICLARM à Manille, sont prêts à aider tous leurs collègues qui, à travers le monde, souhaiteront utiliser cette approche dans l'étude de leurs écosystèmes, et à mettre au point des programmes susceptibles de résoudre les problèmes rencontrés par les utilisateurs d'ECOPATH II. Ils sont en effet persuadés que, utilisé avec discernement, ECOPATH sera, dans l'avenir, un facteur de circulation et d'échanges d'informations entre des individus, des laboratoires ou des institutions qui, actuellement, restent isolés ou sous-utilisent les informations scientifiques dont ils disposent.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aleev, Y.G. 1969. Function and gross morphology in fish. Akad. Nauk SSSR/Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem. 268 p.
- Allen, R.R. 1971. Relation between production and biomass. J. Fish. Res. Board Can. 28:1573-1581.
- Andersen, K.P. et E. Ursin. 1977. A multispecies extension to the Beverton and Holt theory of fishing, with accounts of phosphorus circulation and primary production. Medd. Daanm. Fisk. Havunders (N.S.) 7:319-435.
- Antoine, L., P. Arzel, A. Laurec et E. Morize. 1979. La croissance de la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* (L.)) dans les divers gisements français. Rapp. P.-v. Réunion. CIEM 175:85-90.
- Baird, D. et R.E. Ulanowicz. 1989. The seasonal dynamics of the Chesapeake Bay ecosystem. Ecol. Monogr. 59(4):329-364.
- Baranov, F.I. 1914. The capture of fish by gillnets. Mater. Poznaniyu Russ. Rybolovsta 3(6):56-99. (in Russian).
- Bertalanffy, L. von. 1934. Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeiten des Wachstums I. Roux'. Arch. Entwicklungsmech. 131: 613-652.
- Bertalanffy, L. von. 1951. Theoretische Biologie. Zweiter Band: Stoffwechsel, Wachstum. A. Franke A.G. Verlag, Bern.
- Beverton, R.J.H. et S.J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Fish Invest. Ser. II. Vol. 19, 533 p.
- Chan, E.H. et H.C. Liew. 1986. A study on tropical demersal species (Malaysia). Report to IDRC/3-A-83-1905/ Singapore, 64 p.
- Chapman, D.W. 1968. Production, p. 182-196. In W.E. Ricker (éd.) Methods for assessment of fish production in fresh water. IBP Handbook No. 3. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Chesson, J., 1983. The estimation and analysis of preference and its relationship to foraging models. Ecology 64(5): 1297-1304.
- Christensen V. 1990. The ECOPATH II software or how we can gain from working together. Naga, ICLARM Q. 13(2):9-10.
- Christensen, V. et D. Pauly. 1992a. ECOPATH II - A software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. Ecol. Modelling 61:169-185.
- Christensen, V. et D. Pauly, éds. 1992b. Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26. Centre international de gestion des ressources aquatiques vivantes (ICLARM), Manille, Philippines ; Conseil international pour l'exploration de la mer (CIEM), Copenhague, Danemark ; et l'Agence danoise pour le développement international (DANIDA). (sous presse).
- Cousins, S.H. 1985. The trophic continuum in marine ecosystems: structure and equations for a predictive model, p. 76-93. In R.E. Ulanowicz et T. Platt (éds.) Ecosystem theory for biological oceanography. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 213.
- Craig, J.F. 1987. The biology of perch and related fishes. Croom Helm Ltd, Beckenham. 333 p.
- Cury, P. 1988. Pressions sélectives et nouveautés évolutives: une hypothèse pour comprendre certains aspects des fluctuations à long terme des poissons pélagiques côtiers. Can. J. Fish. Aquat. Sci.: 45: 1069-1107.
- Daget J. 1979. Les modèles mathématiques en écologie. Masson Paris. 172 p.
- Dubois, D. et H. Prade. 1991. Les logiques du flou et du très possible. La Recherche N237:1306-1313.
- FAO. 1981. Atlas des ressources biologiques des mers. FAO Fish. Ser. 15. FAO, Rome, Italie.
- Finn, J.T., 1976. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. Theor. Biol. 56: 363-380.
- Froese, R. 1990. FISHBASE: an information system to support fisheries and aquaculture research. Fishbyte 8(3):21-24.
- Froese, R. 1991. Progress report on FISHBASE, the global biological database on living aquatic resources. ICES C.M. 1991/L:8 Ref. F+G+H. 11 p.

- Garcia, S. 1984. Modélisation et exploitation rationnelle des stocks de corail précieux: une première approche. p. 109-121. *In* D. Charbonnier et S. Garcia (éds.) Rapport sur la consultation technique du CGPM sur les ressources de corail rouge de la Méditerranée orientale et leur exploitation rationnelle. FAO Rapport sur Les Pêches (306).
- Garcia, S. et Le Reste L. 1981. Cycles vitaux, dynamique, exploitation et aménagement des stocks de crevettes pénaécides côtières. FAO Doc. Tech. Pêches 203, 210 p.
- Gayanilo, F.C. Jr., M. Soriano et D. Pauly. 1989. A draft guide to the Compleat ELEFAN, ICLARM Software 2, 70 p. Centre international de gestion des ressources aquatiques vivantes (ICLARM), Manille, Philippines.
- Getachew, T. 1987. Food, nutrition and digestive efficiency in *Oreochromis niloticus* Linn. (Pisces: Cichlidae) in Lake Awasa, Ethiopia. University of Waterloo, Ontario, 189 p. PhD Thesis.
- Graham, M. 1943. The fish gate. Faber and Faber Ltd., London.
- Groot, S.J. de. 1971. On the interrelationships between morphology of the alimentary tract, food and feeding behavior in flatfishes (Pisces: Pleuronectiformes). *Netherland J. Sea Res.* 5(2):121-196.
- Gulland, J.A. 1965. Estimation of mortality rates. Annex to Rep. Arctic. Fish. Working Group. I.C.E.S. C.M. 1965 (3). 9 p.
- Gulland, J.A. 1982. Fish stock assessment: a manual of basic methods. FAO/Wiley Series On Food and Agriculture Vol. 1. 223 p.
- Hannon, B. et C. Joiris. 1989. A seasonal analysis of the southern North Sea ecosystem. *Ecology* 70(6):1916-1934.
- Hannon, B., 1973. The structure of ecosystems. *J. Theor. Biol.* 41:535-546.
- Helgason, T. et H. Gislason. 1979. VPA-analysis with species interactions due to predation. I.C.E.S. C.M. 1979/G:52. (Mimeo).
- Hobson, E.S., W.N. McFarland et J.R. Chess. 1981. Crepuscular and nocturnal activities of Californian nearshore fishes, with consideration of their scotopic visual pigments and the photic environment. *U.S. Fish. Bull.* 79(1):1-30.
- Hulme, H.R., R.J.H. Beverton et S.J. Holt. 1947. Population studies in fisheries biology. *Nature* 159:714-715.
- Hynes, H.B.N. 1950. The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *J. Anim. Ecol.* 19:36-58.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach content analyses: a review of methods and their applications. *J. Fish Biol.* 17:411-429.
- Ivlev, V.S. 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes (Traduit par D. Scott). Yale University Press, New Haven. 302 p.
- Jacobs, J., 1974. Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev electivity index. *Oecologia* 14:413-417.
- Jarre, A., M.L. Palomares, M.L. Soriano, V.C. Sambilay, Jr. et D. Pauly. 1991. Some new analytical and comparative methods for estimating the food consumption of fish. *ICES Mar. Sci. Symp.* 193:99-108.
- Jarre, A., M.L. Palomares, M.L. Soriano, V.C. Sambilay Jr. et D. Pauly. 1991b. Some new analytical and comparative methods for estimating the food consumption of fish. *ICES mar. Sci. Symp.* 193:99-108.
- Jarre, A., P. Muck et D. Pauly. 1991a. Two approaches for modelling fish stock interactions in the Peruvian upwelling ecosystem. *ICES Mar. Sci. Symp.* 193:178-184.
- Jones, R. 1982. Ecosystems, food chains and fish yields, p. 195-239. *In* D. Pauly et G.I. Murphy (éds.) Theory and management of tropical fisheries. ICLARM Conf. Proc. 9, 360 p.
- Larkin, P.A. 1966. Exploitation in a type of predator-prey relationship. *J. Fish. Res. Board Can.* 23(3):349-356.
- Larkin, P.A. et W. Gazey. 1982. Application of ecological simulation models to management of tropical multispecies fisheries, p. 123-140. *In* D. Pauly et G.I. Murphy (éds.) Theory and management of tropical fisheries. ICLARM Conf. Proc. 9.
- Laurec, A. et J.-C. Le Guen. 1981. Dynamique des populations marines exploitées. Tome I. Concepts et modèles. Rapports scientifiques et techniques No. 45, Centre national pour l'exploitation des océans, Brest. 118 p.
- LeCren E.D. et R.H. McConnell. 1980. The functioning of freshwater ecosystems. International Biological Programme 22, Cambridge University Press, London U.K. 588 p.
- Leontief, W.W. 1951. The structure of the U.S. economy, 2nd ed. Oxford University Press, New York.
- Lindeman, R.L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23:399-418.
- Loehle, C. 1987. Errors of construction, evaluation, and inference: a classification of sources of error in ecological models. *Ecol. Modelling* 36:297-314.
- Lotka, A.J. 1925. Elements of mathematical biology. Dover Publications, New York.
- MacDonald, J.S. et P.H. Green. 1983. Redundancy of variables used to describe importance of prey species in fish diet. *Can J. Fish. Aquat. Sci.* 40:635-637.

- Mackay, A. 1981. The generalized inverse. *Practical Computing*, September 1981:108-110.
- Majkowski, J. 1982. Usefulness and applicability of sensitivity analysis in a multispecies approach to fisheries management, p. 149-165. *In* D. Pauly et G.I. Murphy (éds.) *Theory and management of tropical fisheries*. ICLARM Conf. Proc. 9, 360 p. Centre international de gestion des ressources aquatiques vivantes (ICLARM), Manille, Philippines et Division of Fisheries Research, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation, Cronulla, Australie.
- Mann, K.H. 1978. Estimating the food consumption of fish in nature, p. 250-273. *In* S.D. Gerking (éd.) *Ecology of freshwater fish production*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- May, R.M., J.R. Beddington, C.W. Clark, S.J. Holt et R.M. Laws. 1979. Management of multispecies fisheries. *Science* 205 (4403):267-277.
- Merona B., T. Hecht et J. Moreau. 1988. Croissance des poissons d'eau douce africains, p. 191-220. *In* Lévêque C., M. N. Bruton et G. W. Ssentongo (Eds). *Biologie et écologie des poissons d'eau douce d'Afrique*. Travaux et Documents de l'ORSTOM. 216. Publ. ORSTOM, Paris.
- Mesnil, B. 1980. Théorie et pratique de l'analyse des cohortes. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* 44(2):119-155.
- Moreau J. 1987. Mathematical expression of growth in fishes, recent trends and further developments, p. 81-114. *In* Summerfelt R.C. et G. E. Hall (Eds). *Age and growth of fishes*. Iowa University Press, Ames, Iowa.
- Moreau J., W. Ligtoet et M. L. Palomares. 1990. Trophic relationships in fish community of Lake Victoria, with emphasis on the impact of Nile Perch (*Lates niloticus*). ICES Poster Session, CM 1990/L: 59 Sess. Q.
- Moreau J., W. Ligtoet et M.L. Palomares. 1992. Trophic relationships in the fish community of Lake Victoria, with emphasis on the impact of Nile perch (*Lates niloticus*). *In* V. Christensen et D. Pauly (éds) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26. Centre international de gestion des ressources aquatiques vivantes (ICLARM), Manille, Philippines; Conseil international pour l'exploration de la mer (CIEM) Copenhague, Danemark, et Agence danoise pour le développement international (DANIDA), Copenhague, Danemark (sous presse).
- Moreau, J. 1980. Influence des divers paramètres sur l'estimation du rendement par recrue: application aux pêches continentales. *Cybiurn*, 3e série 8:67-75.
- Moreau, J. et B. Nyakageni. 1988. Relations trophiques dans la zone pélagique du lac Tanganyika (secteur Burundi). *Rev. Hydrobiol. Trop.* 21(3):167-174.
- Murphy, G.I. 1965. A solution of the catch equation. *J. Fish. Res. Board Can.* 22(1):191-202.
- Nauen, C. 1984. The artisanal fishery in Schlei-Fjord, eastern Schleswig-Holstein, Federal Republic of Germany. *Etud. Rev. Conseil Général des Pêches pour la Méditerranée* (61). Vol. 1:403-427.
- Nee, S. 1990. Community construction. *Trends Ecol. Evol.* 5(10):337-339.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 104:262-270.
- Odum, E.P. 1971. *Fundamentals of ecology*. W.B. Saunders Co., Philadelphia. 574 p.
- Odum, H.T. 1988. Self-organization, transformity and information. *Science (Wash.)* 242:1132-1139.
- Odum, W.E. et E.J. Heald. 1975. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community, p. 265-286. *In* L.E. Cronin (éd.) *Estuarine research*. Vol. 1. Academic Press, New York.
- Okach J.O. et S. Dadzie. 1988. The food, feeding habits and distribution of a siluroid catfish, *Bagrus dogmac* (Forsskål), in the Kenyan sector of Lake Victoria. *J. Fish Biol.* 32:85-94.
- Opitz S. 1991. Quantitative models of trophic interaction in Caribbean coral reefs. Université de Kiel, Allemagne. 470 p. Thèse de Doctorat.
- Palomares, M.L.D. et D. Pauly. 1989. A multiple regression model for predicting the food consumption of marine fish populations. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* 40:259-273.
- Palomares, M.L. 1991. La consommation de nourriture chez les poissons: étude comparative, mise au point d'un modèle prédictif et application à l'étude des réseaux trophiques. Institut National Polytechnique de Toulouse, France. Thèse de Doctorat. 211 p.
- Palomares, M.L., J. Moreau, P. Reyes-Marchant, R. Froese et D. Pauly. 1992. FISHBASE: une base de données sur les poissons. *Fishbyte* 9(2):58-61.
- Palomares, M.L., K. Horton et J. Moreau. 1992. An ECOPATH model of the Lake Chad system. *In* V. Christensen et D. Pauly (éds) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26. Centre international de gestion des ressources aquatiques vivantes (ICLARM), Manille, Philippines; Conseil international pour l'exploration de la mer (CIEM) Copenhague, Danemark, et Agence danoise pour le développement international (DANIDA), Copenhague, Danemark (sous presse).
- Parsons, T.R. et R.J. LeBrasseur. 1970. The availability of food to different trophic levels in the marine food chain, p. 325-343. *In* J.H. Steele (éd.) *Marine food chains*. Oliver and Boyd, Edinbourg.

- Pauly, D. et P. Sparre. 1991. A note on the development of a new software package, the FAO-ICLARM stock assessment tools (FiSAT). *Fishbyte* 9(1):47-69.
- Pauly, D. 1978. A preliminary compilation of fish length growth parameters. *Berichte des Instituts für Meereskunde an der Universität Kiel* No. 55, 200 p.
- Pauly, D. 1979. Theory and management of tropical multispecies stocks: a review with emphasis on the Southeast Asian demersal fisheries. *ICLARM Stud. and Rev.* 1, 35 p. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. CIEM* 39(3):175-192.
- Pauly, D. 1982a. Studying single-species dynamics in a multispecies context, p. 33-70. *In* D. Pauly et G.I. Murphy (éds.) *Theory and management of tropical fisheries*. ICLARM Conf. Proc. 9, 360 p.
- Pauly, D. 1982b. Notes on tropical multispecies fisheries, with a short bibliography on the food and feeding habits of tropical fish, p. 30-35 et 92-98. *In* Report of the Regional Training Course on Fisheries Stock Assessment, Samutprakarn, Thailand, 1 September-9 October 1981, Part II, Vol. 1. SCS/GEN/82/41, 238 p. South China Sea Fisheries Development and Coordinating Programme, Manila.
- Pauly, D. 1983. Some simple methods for the assessment of tropical fish stocks. *FAO Fish. Tech. Pap.* 234, 52 p.
- Pauly, D. 1984. Fish population dynamics in tropical waters: a manual for use with programmable calculators. *ICLARM Stud. and Rev.* 8. 325 p. (+ Errata sheet).
- Pauly, D. 1986. A simple method for estimating the food consumption of fish populations from growth data of food conversion experiments. *U.S. Fish. Bull.* 84(4):827-840.
- Pauly, D. 1989a. A simple index of metabolic level in fishes. *Fishbyte* 7(1):22.
- Pauly, D. 1989b. Food consumption by tropical and temperate marine fishes: some generalizations. *J. Fish Biol.* 35 (Suppl. A):11-20.
- Pauly, D. 1990. Length-converted catch curves and the seasonal growth of fishes. *Fishbyte* 8(3):33-38.
- Pauly, D. et C.P. Mathews. 1986. Kuwait's finfish catch three times more than its trawlers. *Naga, ICLARM Q.* 9(1):11-12.
- Pauly, D. et I. Tsukayama. (Editors. 1987). *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change*. ICLARM Stud. and Rev. 15, 351 p. Instituto del Mar del Peru (IMARPE), Callao, Peru ; Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ), GmbH, Eschborn, Fed. Rep. of Germany and International Center for Living Aquatic Resources Management (ICLARM), Manila, Philippines.
- Pauly, D. et R. Froese. 1991. Le Projet FISHBASE... ou comment de l'information dispersée sur les poissons peut être rassemblée et rendue utilisable pour la recherche et le développement. *Bulletin, CE Cooperation Pêche*. VIII/92/148. Fiche d'information, Décembre 1991. 6 p.
- Pauly, D. et V. Christensen. 1992. Stratified models of large marine ecosystems: a general approach, and an application to the South China Sea. *In* K. Sherman, L.M. Alexander et B.D. Gold (éds.) *Stress, mitigation and sustainability of large marine ecosystems*. Am. Assoc. Advan. Sci., Wash., DC. (sous presse).
- Pauly, D., A. Jarre, S. Luna, V. Sambilay, B. Rojas de Mendiola et A. Alamo. 1989. On the quantity and types of food ingested by Peruvian anchoveta, 1953-1982, p. 109-124. *In* D. Pauly, P. Muck, J. Mendo et I. Tsukayama (éds.). *The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions*. ICLARM Conf. Proc. 18, 438 p.
- ^{a)} Pauly, D., M. Soriano et M.L. Palomares. 1992. On improving the construction, parametrization and interpretation of steady-state multispecies models. *In* V. Christensen et D. Pauly (éds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26. Centre international de gestion des ressources aquatiques vivantes (ICLARM), Manille, Philippines ; Conseil international pour l'exploration de la mer (CIEM), Copenhague, Danemark ; et Agence danoise pour le développement international (DANIDA). (sous presse).
- Pauly, D., V. Christensen et V.C. Sambilay Jr. 1990. Some features of fish food consumption estimates used by ecosystem modellers. *ICES C.M.* 1990/G:17, 8 p.
- Platt, T. et R.E. Ulanowicz, Editors. 1985. *Ecosystem theory for biological oceanography*. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 213, 260 p.

a) Cette contribution présentée en janvier 1987 lors d'un atelier organisé au Koweït était sur le point d'être publiée (dans le *Kuwait Bull. Mar. Sci.*) lorsque l'Iraq a envahi le Koweït en août 1990.

- Platt, T., K.H. Mann et R.E. Ulanowicz. 1981. *Mathematical models in biological oceanography*. Presses de l'Unesco, France.
- Polovina, J.J. 1984a. Model of a coral reef ecosystems I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs* 3(1):1-11.
- Polovina, J.J. 1984b. An overview of the ECOPATH model. *Fishbyte* 2(2):5-7.
- Polovina, J.J. 1985. An approach to estimating an ecosystem box model. *U.S. Fish Bull.* 83(3): 457-460.
- Polovina, J.J. et G.G. Marten. 1982. A comparative study of fish yields from various tropical ecosystems, p. 255-286. *In* D. Pauly et G.I. Murphy (éds.) *Theory and management of tropical fisheries*. ICLARM Conf. Proc. 9, 360 p. Centre international de gestion des ressources aquatiques vivantes (ICLARM), Manille, Philippines et Division of Fisheries Research, Commonwealth Scientific et Industrial Research Organization, Cronulla, Australie.
- Polovina, J.J. et M.D. Ow. 1983. ECOPATH: a user's manual and program listings. *Nat. Mar. Fish. Serv., NOAA, Honolulu Admin. Rep. H-83-23*, 46 p.
- Postel, E. 1976. La théorie des pêches: dynamique des populations exploitées, p. 116-157. *In* P. Bougis (éd.) *Océanographie biologique appliquée: l'exploitation de la vie marine*. Massou, Paris.
- Qasim, S.Z. 1972. The dynamics of food and feeding habits of some marine fishes. *Indian J. Fish.* 19(1/2):11-28.
- Regier, H.A., J.A. Holmes et D. Pauly. 1990. Influence of temperature changes on aquatic ecosystems: An interpretation of empirical data. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119:374-389.
- Revéret, J.P. 1991. *La pratique des pêches: comment gérer une ressource renouvelable*. Editions de l'Harmattan, Paris. 198 p.
- Ricker, W.E. 1968. Food from the sea, p. 87-108. *In* Committee on Resources and Man (éd.) *Resources and man. A study and recommendations*. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 191, 382 p.
- Ruddle, K. et V. Christensen. 1990. A quantitative energy flow model of the mulberry dike-carp pond integrated farming system of the Zhujiang Delta, Guangdong Province, China. *ICES C.M.* 1990/L:35, 6 p.
- Russel, E.S. 1931. Some theoretical considerations on the overfishing problem. *J. Cons. CIEM* 6(1):3-20.
- Smith, T.D. 1988. Stock assessment methods: the first fifty years, p. 1-33. *In* J.A. Gulland (éd.) *Fish population dynamics* (2nd ed). John Wiley & Sons Ltd., Chichester.
- Sorokin, Y. 1979. On methodology of lake ecosystem studies. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 13:225-233.
- Sparre, P. 1987. Computer programs for fish stock assessment. *FAO Fish. Tech. Pap.* 101, Suppl. 2, 218 p. FAO, Rome, Italie.
- Sparre, P., E. Ursin et S.C. Venema. 1989. Introduction to tropical fish stock assessment. Part I - Manual. *FAO Fish. Tech. Pap.* 306/1, 337 p. FAO, Rome, Italie.
- Ulanowicz, R.E. 1986. *Growth and development: ecosystems phenomenology*. Springer-Verlag, New York. 203 p.
- Ulanowicz, R.E. 1989. A generic simulation model for treating incomplete sets of data, p. 82-89. *In* F. Wulff, J.G. Field et K.H. Mann (éds.) *Network analysis in marine ecology*. Springer-Verlag, Berlin.
- Ulanowicz, R.E. Ecosystem trophic foundations: Lindeman Exonerata. *In* B.C. Patten et S.E. Jrgensen (éds.) *Complex ecology*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. (sous presse).
- Ulanowicz, R.E. et C.J. Puccia. 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. *Coenoses* 5:7-16.
- Ulanowicz, R.E. et J.S. Norden. 1990. Symmetrical overhead in flow and networks. *Int. J. Systems Sci.* 21(2):429-437.
- Vezina, A.F. et T. Platt. 1988. Food web dynamics in the ocean. I.-Best-estimates of flow networks. *Mar. Ecol. (Prog. Ser.)* 42:269-287.
- Volterra, V. 1926. Variations and fluctuations of individuals of animals living together, p. 409-448. *In* R.N. Chapman (éd.) *Animal ecology*. MacGraw-Hill, New York.
- Walsh, J.J. 1981. A carbon budget for overfishing of fish populations. *Nature* 290:300-304.
- Went, A.E.J. 1972. Seventy years agrowing: a history of the International Council for the Exploration of the Sea. *Rapp. P.-v. Réun. CIEM* 165, 252 p.
- Winberg, G.G. 1956. Rate of metabolism and food requirements of fishes. *Transl. Fish. Res. Board Can.* 253.
- Wulff, F. et R.E. Ulanowicz, 1989. A comparative anatomy of the Baltic Sea and Chesapeake Bay ecosystems, p. 232-256. *In* F. Wulff, J.G. Field et K.H. Mann (éds.) *Network analysis in marine ecology - methods and applications*. Coastal and Estuarine Studies. Vol. 32. Springer-Verlag, New York.
- Yap, S.Y. 1983. A holistic ecosystem approach to investigating tropical multispecies reservoir fisheries. *ICLARM News.* 6(2):10-11.