

0 3 MAR 1987

UN MODELE DE DEPERDITION DES MARQUES A DEUX PECHERIES
POUR L'ANALYSE DE LA MORTALITE, DU RECRUTEMENT, ET DE
L'INTERACTION ENTRE PECHERIES

J.R. Sibert

Programme d'évaluation des thonidés et marlins
Rapport technique No.13

Commission du Pacifique Sud
Nouméa, Nouvelle-Calédonie
Novembre 1986

2195
85/87
SOUTH PACIFIC COMMISSION

© Copyright Commission du Pacifique Sud, 1986.

Tous droits réservés. Toute reproduction, même partielle, de cet ouvrage sous quelque forme et par quelque procédé que ce soit, en vue de vente, d'opération commerciale, d'échange ou de cession à titre gratuit, est interdite sans autorisation écrite de l'éditeur.

Texte original : anglais

L'édition original de ce *Rapport technique* No. 13 du Programme d'évaluation des thonidés et marlins, a été publiée en décembre 1984 sous le titre :

A two-fishery tag attrition model for the analysis of
mortality, recruitment and fishery interaction.
Technical Report No. 13.

PREFACE

Le Programme d'étude et d'évaluation des stocks de bonites, qui débuta en août 1977 et prit fin en septembre 1981, fut réalisé sur des fonds externes au programme de travail de la Commission du Pacifique Sud. Les gouvernements de l'Australie, de la France, du Japon, de la Nouvelle-Zélande, du Royaume-Uni et des Etats-Unis d'Amérique financèrent le Programme, lequel se déroula dans les eaux de tous les pays et territoires situés dans la zone d'activité de la Commission du Pacifique Sud ainsi qu'en Nouvelle-Zélande et en Australie.

Le Programme d'évaluation des thonidés et marlins, qui succéda au Programme bonite, est financé par l'Australie, la France, la Nouvelle-Zélande et les Etats-Unis d'Amérique. Le Programme thonidés est destiné à améliorer la compréhension de la situation des stocks pour les espèces de thonidés et marlins présentant un intérêt commercial dans la région. La publication des résultats finals du Programme bonite se poursuit dans le cadre du Programme thonidés.

Le travail décrit dans ce document constitue une partie des recherches entreprises par le Programme bonite afin d'évaluer les interactions entre pêcheries de bonites à partir de données de marquage. Le succès des résultats obtenus, quelle qu'en soit la mesure, dépend largement des travaux antérieurs (Kleiber, Argue et Kearney 1986; Kleiber, Argue, Sibert et Hammond 1984). Tous les membres du Programme d'évaluation des thonidés et marlins ont fourni des conseils et critiques judicieux. En particulier, A.W. Argue doit être remercié pour avoir contribué à orienter les travaux vers des résultats d'intérêt pratique, ainsi que David Fournier pour avoir suggéré des interprétations mathématiques plus satisfaisantes.

Au moment de l'élaboration de ce rapport, l'équipe du Programme était composée de R.E. Kearney, coordonnateur; A.W. Argue, C.P. Ellway, R.S. Farman, D. Fournier, R.D. Gillett, L.S. Hammond, J.R. Sibert, W.A. Smith et M.J. Williams, chercheurs; Veronica van Kouwen, assistante de recherche; et Carol Moulin, secrétaire du Programme.

Les responsables du Programme thonidés
Commission du Pacifique Sud

RESUME

Le présent article examine brièvement des modèles simples de déperdition des marques employés pour analyser les expériences de marquage réalisées sur des pêcheries uniques de bonites. Les problèmes de séparation des composantes de la déperdition entre mortalité naturelle et migration y sont étudiés. Un modèle de déperdition des marques à deux pêcheries est présenté, dans lequel des termes relatifs aux migrations sont explicitement introduits. Ces termes permettent de distinguer la mortalité de l'émigration et de calculer l'interaction entre pêcheries. L'ajustement du modèle est réalisé sur des séries statistiques données en exemple provenant des marquages de bonites dans les pêcheries à la canne de Papouasie-Nouvelle-Guinée et des Iles Salomon. Il apparaît en conclusion que les modèles de déperdition des marques et d'échanges entre populations peuvent être employés pour obtenir des estimations correctes de paramètres de population. Pour les données statistiques de l'exemple, la migration apparaît comme une composante mineure de la déperdition, et les pêcheries des deux pays semblent influencer l'une sur l'autre dans de très faibles proportions.

TABLE DES MATIERES

	<u>Page</u>
PREFACE	iii
RESUME	iv
LISTE DES TABLEAUX	vi
LISTE DES FIGURES	vi
1.0 INTRODUCTION	1
2.0 METHODOLOGIE	1
2.1 Modèle à pêche unique	1
2.2 Modèle à deux pêcheries	2
2.2.1 Formulation de la dynamique du stock	2
2.2.2 Formulation de la dynamique des poissons marqués	6
2.2.3 Estimation des paramètres	8
2.2.4 Sources de données	11
3.0 RESULTATS	11
3.1 Taux de retour des marques observés et estimés	11
3.2 Pondération	11
3.3 Estimation de α et β	16
3.4 Interaction entre pêcheries	16
3.5 Régions de confiance	18
4.0 COMMENTAIRES ET CONCLUSIONS	24
BIBLIOGRAPHIE	27

LISTE DES TABLEAUX

<u>Tableau</u>		<u>Page</u>
1	Séries statistiques utilisées pour tester le modèle à deux pêcheries, après apurement des séries de marquage et de recapture selon les critères de Kleiber et al. (1986)	12
2	Ajustements comparant l'influence de différentes pondérations	13
3	Ajustements illustrant le relâchement progressif des contraintes sur α et β	17
4	Comparaison de divers paramètres d'évaluation des stocks et d'interaction entre pêcheries obtenus selon plusieurs ajustements	18

LISTE DES FIGURES

<u>Figure</u>		<u>Page</u>
1	Comportement de l'une des populations en fonction des valeurs prises par l'autre dans le modèle à deux populations, équations 5	4
2	Comportement de l'une des populations en fonction des valeurs prises par l'autre dans le modèle à deux populations, équations 5, pour plusieurs valeurs de R_1	5
3	Nombre mensuel de retours de marques observé et nombre estimé sur données de prise (ajustement 7)	14
4	Nombre mensuel de retours de marques observé et nombre estimé sur données d'effort (ajustement 8)	15
5	Régions de confiance à 95 pour 100 pour les estimations de α et β obtenues sur données de prise	19
6	Régions de confiance à 95 pour 100 pour les estimations de α et β obtenues sur données d'effort	19
7	Régions de confiance à 95 pour 100 pour les estimations de β_1 et β_2 obtenues sur données de prise ou sur données d'effort	20
8	Régions de confiance à 95 pour 100 pour α et les tailles estimées des populations	21
9	Régions de confiance à 95 pour 100 pour β et les tailles estimées des populations	21

10	Régions de confiance à 95 pour 100 pour β et les estimations de capturabilité	22
11	Régions de confiance à 95 pour 100 pour les paramètres de transfert entre pêcheries	23
12	Régions de confiance à 95 pour 100 pour les estimations de mortalité naturelle et de transfert obtenues sur données de prise	23
13	Régions de confiance à 95 pour 100 pour les estimations de taille des populations	24

UN MODELE DE DEPERDITION DES MARQUES A DEUX PECHERIES
POUR L'ANALYSE DE LA MORTALITE, DU RECRUTEMENT, ET DE
L'INTERACTION ENTRE PECHERIES

1.0 INTRODUCTION

Les résultats des opérations de marquage sont souvent analysés dans le but d'évaluer les populations de bonites (*Katsuwonus pelamis*), voir par exemple Joseph et Calkins (1969). Entre 1977 et 1981, 140 000 bonites furent marquées et relâchées dans le Pacifique central et occidental par le Programme d'étude et d'évaluation des stocks de bonites de la Commission du Pacifique Sud (Kearney 1985). Des modèles de dynamique des populations furent employés pour analyser le taux de réponse des marquages, et fournirent des estimations pour divers paramètres relatifs aux populations et aux pêches de bonites dans la zone du Programme (Kleiber, Argue et Kearney 1986). Ces estimations furent également utilisées pour calculer un indicateur statistique exprimant le potentiel d'interaction entre diverses paires de pêcheries (Kleiber, Argue, Sibert et Hammond 1984). L'origine de ces modèles, leur utilisation et leur évaluation sont exposées dans Kleiber et al. (1986) ainsi que Kleiber, Sibert et Farman (manuscrit).

Les modèles utilisés par Kleiber et al. (1986), tout comme ceux de Joseph et Calkins (1969) ne décrivent pas de manière explicite les mouvements de poissons entre pêcheries. De plus, comme l'ont noté Joseph et Calkins (1969), l'émigration des poissons hors de la population est confondue avec d'autres facteurs de déperdition tels que la mortalité naturelle, tandis que l'immigration se confond avec les autres facteurs de croissance de la population tels que le recrutement. De fait, et presque par définition, très peu de modèles de déperdition des marques prévoient des termes permettant de distinguer les composantes de la croissance. L'objet de ce rapport est de présenter un modèle comportant une description explicite des échanges de poissons entre deux pêcheries. La prise en compte explicite des mouvements de poissons entre pêcheries permet d'isoler la mortalité, l'émigration, et l'immigration parmi les composantes de la déperdition et de la croissance. Afin de rappeler la contexte dans lequel se situe l'élaboration du modèle d'échange entre pêcheries, on examinera brièvement les modèles précédemment employés. Le modèle sera ensuite ajusté à des séries statistiques choisies en exemple.

2.0 METHODOLOGIE

2.1 Modèle à pêche unique

Exprimé sous forme différentielle, le modèle précédemment utilisé se présente comme suit

$$\frac{dP}{dt} = -(M+F)P + R \quad (1)$$

où P est la biomasse des poissons (tonnes), F est la déperdition résultant de la pêche (par mois), M la mortalité naturelle (par mois), R le recrutement (tonnes par mois) et t le temps (en mois). On suppose que le recrutement est indépendant de la taille de la population et qu'il intervient de façon continue. Il comprend implicitement l'immigration, l'entrée des poissons dans les classes de taille vulnérables à la pêche, et

la reproduction. La déperdition (M+F), total des pertes subies par la population recouvre également une multitude de processus. La mortalité due à la pêche est introduite explicitement sous la forme du paramètre F. La mortalité naturelle (M), toutefois, regroupe tous les facteurs de déperdition autres que la pêche, notamment l'émigration, la croissance hors des classes de taille vulnérables aux pêches, la mort "naturelle", et tout autre phénomène réduisant le nombre d'unités de la population. Ce modèle simple décrit une population qui est fondamentalement stable. Partant de conditions initiales arbitraires, elle approche de très près un état stationnaire tel que

$$\langle P \rangle = \frac{R}{(M+F)} \quad (2)$$

au terme d'une période de temps inférieure à 12 mois dans le cas des bonites.

Pour la population de poissons décrite dans l'équation 1, le nombre de poissons marqués en liberté évolue selon l'équation suivante :

$$\frac{dN}{dt} = -(M+F)N \quad \text{At } t=0, N = \alpha \cdot N^* \quad (3)$$

où N est le nombre d'individus marqués en liberté, α est la proportion d'individus survivant immédiatement au marquage, N^* le nombre d'individus marqués et relâchés, les autres paramètres étant identiques. L'équation indique simplement que, après pertes initiales, les processus déterminant le nombre de poissons marqués en liberté sont identiques à ceux gouvernant la population dans son ensemble en l'absence de recrutement. L'équation 3, qui est à l'origine du Modèle I de déperdition des marques de Joseph et Calkins (1969), apparaît dans de nombreuses autres discussions sur la déperdition des marques.

Le taux de retour des marques d'une pêcherie peut être exprimé sous la forme

$$\frac{dr}{dt} = \beta FN \quad (4)$$

où r est le nombre de marques retournées, β est la proportion de marques effectivement retournées et exploitables parmi celles récupérées sur les lieux de pêche, les autres variables étant définies comme précédemment. Les solutions des équations 3 et 4 constituent la base du modèle de déperdition des marques décrit par Kleiber et al. (1986).

2.2 Modèle à deux pêcheries

2.2.1 Formulation de la dynamique du stock

Le modèle à deux pêcheries consiste en une paire d'équations différentielles simultanées analogues à l'équation 1

$$\begin{aligned} \frac{dP_1}{dt} &= -(M_1+F_1+T_{12})P_1 + T_{21}P_2 + R_1 \\ \frac{dP_2}{dt} &= -(M_2+F_2+T_{21})P_2 + T_{12}P_1 + R_2 \end{aligned} \quad (5)$$

où P_1 et P_2 désignent la biomasse des populations 1 et 2, F_1 et F_2 sont les taux de mortalité instantanés résultant de la pêche dans les populations 1 et 2, M_1 et M_2 les taux de mortalité naturelle instantanés en 1 et 2, T_{12} le taux de transfert instantané de la population 1 vers la population 2, T_{21} le taux de transfert instantané de 2 vers 1, et R_1 et R_2 les recrutements respectifs des deux populations. La différence entre ce modèle et le précédent (équation 1) réside dans l'introduction des paramètres T_{12} et T_{21} . Les termes $-T_{12}P_1$ et $T_{21}P_2$ des équations 5 représentent respectivement des composantes de déperdition et de croissance de la population 1. De la même façon, les termes $-T_{21}P_2$ et $T_{12}P_1$ des équations 5 sont des composantes de déperdition et de croissance, dans cet ordre, pour la population 2. Ces termes relient les deux pêcheries et isolent, pour chaque population, les composantes de déperdition et de croissance attribuables aux migrations vers l'autre population ou en provenance de celle-ci. Si les paramètres d'échange T_{12} et T_{21} sont égaux dans les équations 5, le modèle s'apparente à un modèle de diffusion, avec des mouvements entre populations proportionnels à leur différence de taille.

Ce système d'équations, tendant inévitablement vers l'équilibre, est inconditionnellement stable. Les valeurs d'équilibre de P_1 et P_2 , obtenues en accumulant les dérivées dans les équations 5, sont :

$$\begin{aligned} \langle P_1 \rangle &= \frac{T_{21}R_2 + A_2R_1}{A_1A_2 - T_{12}T_{21}} \\ \langle P_2 \rangle &= \frac{T_{12}R_1 + A_1R_2}{A_1A_2 - T_{12}T_{21}} \end{aligned} \quad (6)$$

où $A_1 = M_1 + F_1 + T_{12}$ et $A_2 = M_2 + F_2 + T_{21}$. Le comportement du modèle peut être étudié en exprimant les valeurs de P_2 sous la forme d'une fonction des valeurs de P_1 . La figure 1 illustre la relation entre P_1 et P_2 pour deux niveaux de mortalité et de transfert. Dans les deux cas, le taux de déperdition totale, la mortalité résultant de la pêche, et le recrutement sont identiques, mais pour le graphique supérieur T_{12} et T_{21} sont tous deux élevés et M_1 et M_2 faibles (transfert élevé), tandis que pour le graphique inférieur, T_{12} et T_{21} sont faibles et M_1 et M_2 élevés (faible transfert). Les deux droites obliques matérialisent les valeurs de P_1 et P_2 qui annulent les équations 5. Le point de rencontre de ces droites, qui vérifie les équations 6, correspond à l'état stationnaire général obtenu lorsque les deux populations sont à l'équilibre. Les lignes incurvées apparaissant en pointillés sur la figure 1 représentent les trajectoires suivies par les deux populations lorsqu'elles sont à la recherche de l'équilibre. Chaque ligne pointillée matérialise une séquence de 12 mois. On remarquera qu'elles tendent invariablement vers l'équilibre général. On retiendra de tout ceci que si le système est déplacé de son point d'équilibre, il reviendra à l'équilibre antérieur si les paramètres restent inchangés, ou bien il atteindra un nouveau point d'équilibre si les valeurs des paramètres sont modifiées. Pour des valeurs numériques raisonnables des paramètres, le système atteint un point très proche de l'équilibre en 12 mois.

La figure 2 montre les points d'équilibre général obtenus pour plusieurs valeurs de R_1 , avec R_2 constant, et pour les deux niveaux de mortalité et de transfert précédemment envisagés. Comme dans le cas du modèle à pêcherie unique, la taille d'équilibre des populations dépend fortement du recrutement (voir équations 2 et 6). Si le recrutement est faible, la taille de la population à l'équilibre sera faible elle aussi.

FIGURE 1. COMPORTEMENT DE L'UNE DES POPULATIONS EN FONCTION DES VALEURS PRISES PAR L'AUTRE DANS LE MODELE A DEUX POPULATIONS, EQUATIONS 5. La ligne diagonale en trait plein représente les valeurs de P_1 et P_2 qui annulent (dP_1/dt) dans les équations 5. La ligne diagonale en tirets représente les valeurs de P_1 et P_2 qui annulent (dP_2/dt) dans les équations 5. Les courbes en pointillés représentent les trajectoires suivies par les populations suite à une rupture de l'équilibre général. Le graphique supérieur illustre le cas d'un transfert élevé entre populations ($T_{12}=T_{21}=0,28$) associé à une faible mortalité ($M_1=M_2=0,02$). Le graphique inférieur représente le cas d'un faible transfert entre populations ($T_{12}=T_{21}=0,02$) avec mortalité élevée ($M_1=M_2=0,28$). Dans les deux cas de figure, la déperdition totale, la mortalité résultant de la pêche, et la croissance sont identiques ($A_1=A_2=0,4$, $F_1=F_2=0,1$, et $R_1=R_2=10000$).

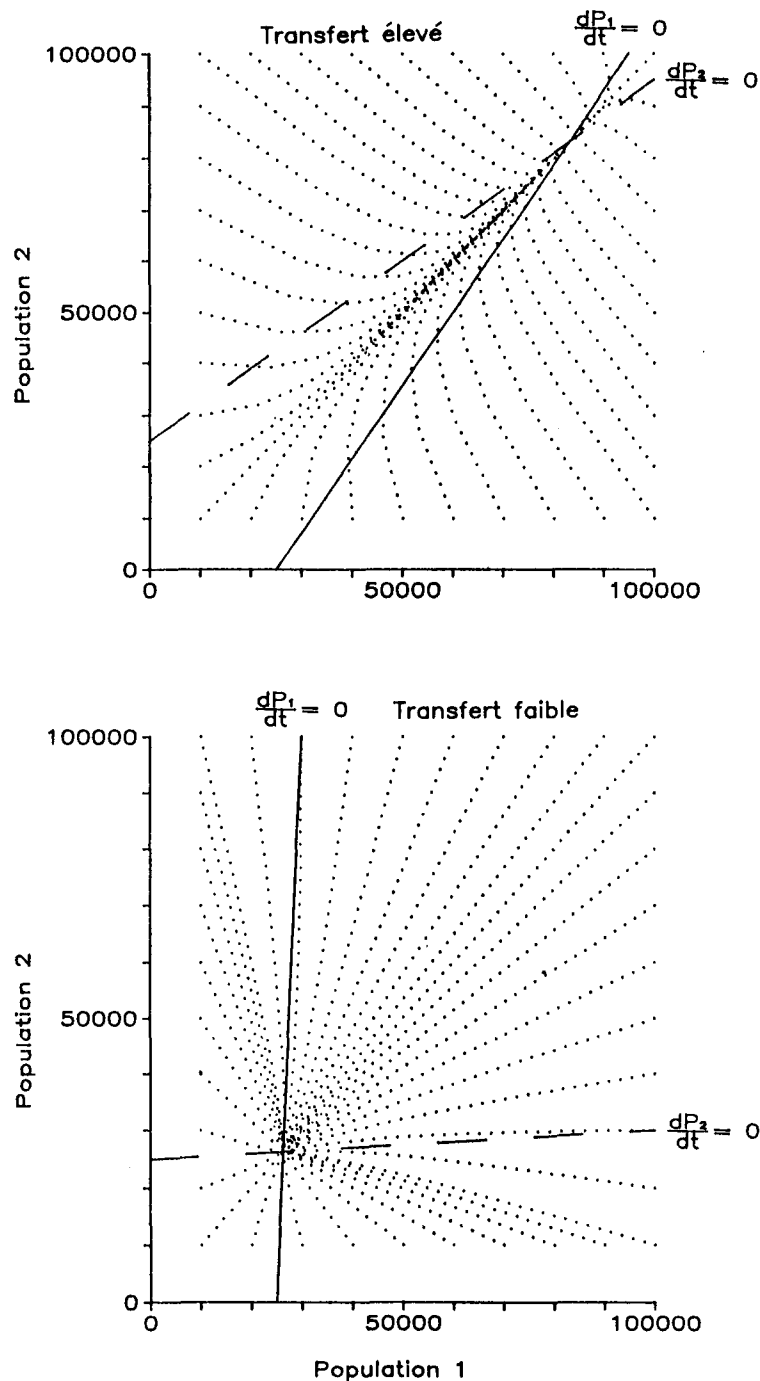
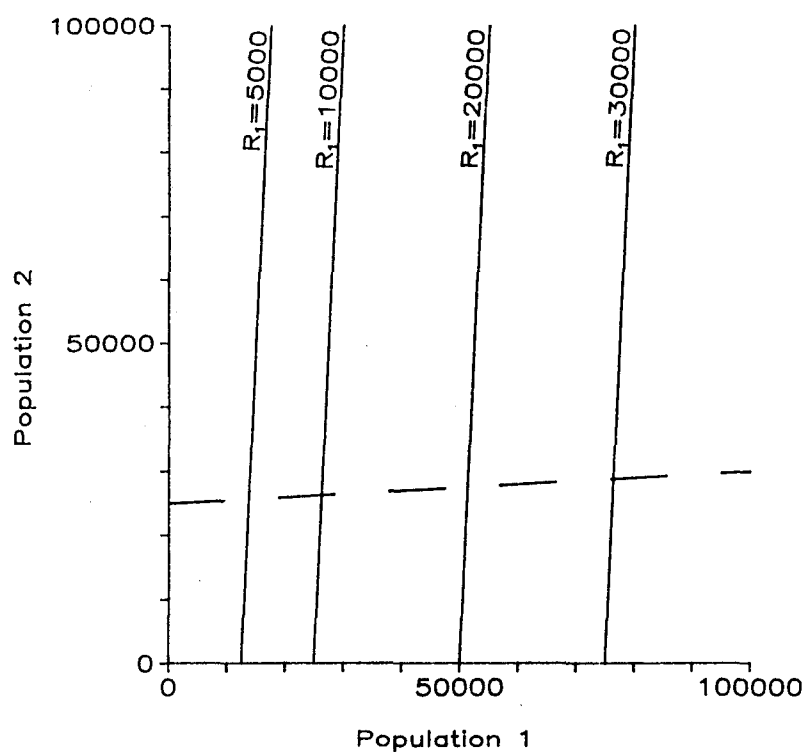
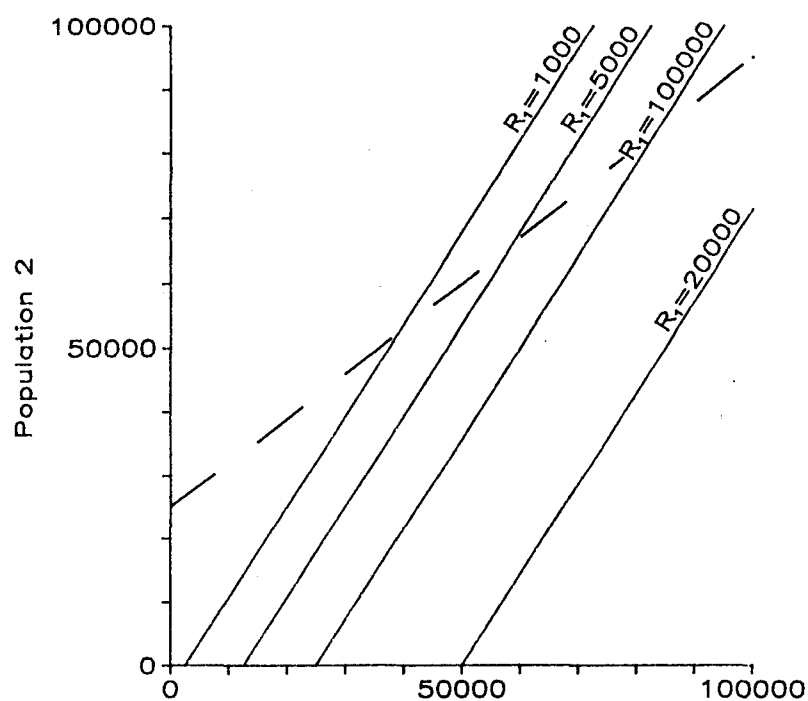


FIGURE 2. COMPORTEMENT DE L'UNE DES POPULATIONS EN FONCTION DES VALEURS PRISES PAR L'AUTRE DANS LE MODELE A DEUX POPULATIONS, EQUATIONS 5, POUR PLUSIEURS VALEURS DE R_1 . Les valeurs retenues pour les paramètres de déperdition et pour R_2 sont identiques, pour chacun des deux graphiques, à celles retenues pour les graphiques de la figure 1. Les lignes diagonales en traits pleins représentent les valeurs de P_1 et P_2 qui annulent (dP_1/dt) dans les équations 5 pour les valeurs indiquées de R_1 . La diagonale en tirets représente les valeurs de P_1 et P_2 qui annulent (dP_2/dt) dans les équations 5.



Les pentes des droites d'équilibre des figures 1 et 2 traduisent l'incidence des paramètres de transfert. Lorsque le niveau de transfert est faible, les droites d'équilibre sont presque parallèles aux axes, ce qui indique un faible degré d'interaction entre populations. Si le transfert est élevé, les droites sont plus obliques et indiquent de plus fortes interactions entre les deux populations.

En posant $\langle C_1 \rangle = F_1 \langle P_1 \rangle$ et $\langle C_2 \rangle = F_2 \langle P_2 \rangle$ pour le volume des prises à l'équilibre, on peut retranscrire les équations 6 en termes de $\langle C_1 \rangle$ et $\langle C_2 \rangle$.

$$\begin{aligned} \langle C_1 \rangle &= F_1 \frac{T_{21}R_2 + A_2R_1}{A_1A_2 - T_{12}T_{21}} \\ \langle C_2 \rangle &= F_2 \frac{T_{12}R_1 + A_1R_2}{A_1A_2 - T_{12}T_{21}} \end{aligned} \quad (7)$$

Selon ces équations, la prise dans une population à l'équilibre est une fonction de conditions affectant chacune des deux pêcheries. L'influence sur une pêcherie des variations survenant dans l'autre peut être déterminée en calculant les dérivées partielles de la prise d'équilibre dans la pêcherie d'accueil par rapport aux paramètres de la pêcherie d'origine, en particulier la mortalité résultant des pêches.

$$\begin{aligned} \frac{\partial \langle C_1 \rangle}{\partial F_2} &= - \frac{F_1 T_{21} (T_{12}R_1 + A_1R_2)}{(A_1A_2 - T_{21}T_{12})^2} \\ \frac{\partial \langle C_2 \rangle}{\partial F_1} &= - \frac{F_2 T_{12} (T_{21}R_2 + A_2R_1)}{(A_1A_2 - T_{21}T_{12})^2} \end{aligned} \quad (8)$$

En notant que $dF_2/dC_2 = 1/P_2$ et que $dF_1/dC_1 = 1/P_1$,

$$\begin{aligned} \frac{\partial \langle C_1 \rangle}{\partial C_2} &= - \frac{F_1 T_{21}}{A_1A_2 - T_{21}T_{12}} \\ \frac{\partial \langle C_2 \rangle}{\partial C_1} &= - \frac{F_2 T_{12}}{A_1A_2 - T_{21}T_{12}} \end{aligned} \quad (9)$$

Ces dérivées expriment l'effet d'une variation de la prise dans la pêcherie d'origine sur la prise à l'équilibre dans la pêcherie d'accueil, et peuvent être lues comme une mesure de l'interaction entre pêcheries.

2.2.2 Formulation de la dynamique des poissons marqués

Le modèle nécessite la collecte des marques pour quatre groupes distincts de poissons : N_{11} sont les poissons relâchés après marquage dans la pêcherie 1 et présents dans la pêcherie 1, N_{12} sont les poissons marqués dans la pêcherie 1 et présents dans la pêcherie 2, N_{21} correspond à ceux marqués en 2 et présents en 1, et N_{22} ceux marqués en 2 et présents en 2. Tout comme l'équation 3 était dérivée de l'équation 1, le nombre de poissons marqués en liberté dans chaque groupe peut être obtenu à partir des équations 5 et exprimé sous la forme de deux paires d'équations différentielles simultanées, accompagnées des conditions prévalant à l'état initial.

$$\begin{aligned}
\frac{dN_{11}}{dt} &= -(M_1 + F_1 + T_{12})N_{11} + T_{21}N_{12} & \text{At } t=0, N_{11} &= \alpha_1 \cdot N_1^* \\
\frac{dN_{12}}{dt} &= -(M_2 + F_2 + T_{21})N_{12} + T_{12}N_{11} & \text{At } t=0, N_{12} &= 0 \\
\frac{dN_{21}}{dt} &= -(M_1 + F_1 + T_{12})N_{21} + T_{21}N_{22} & \text{At } t=0, N_{21} &= 0 \\
\frac{dN_{22}}{dt} &= -(M_2 + F_2 + T_{21})N_{22} + T_{12}N_{21} & \text{At } t=0, N_{22} &= \alpha_2 \cdot N_2^*
\end{aligned} \tag{10}$$

Par analogie avec l'équation 4, on trouvera également quatre équations donnant le taux instantané de retour des marques.

$$\begin{aligned}
\frac{dr_{11}}{dt} &= \beta_1 F_1 N_{11} \\
\frac{dr_{12}}{dt} &= \beta_2 F_2 N_{12} \\
\frac{dr_{21}}{dt} &= \beta_1 F_1 N_{21} \\
\frac{dr_{22}}{dt} &= \beta_2 F_2 N_{22}
\end{aligned} \tag{11}$$

Les équations 11 peuvent être utilisées pour décrire le taux de retour des marques lâchées dans chaque pêcherie, et récupérées dans chaque pêcherie. Les solutions simultanées des équations 10 et 11 constituent la base d'un modèle de déperdition des marques à deux pêcheries.

Les solutions des équations 10, obtenues en appliquant la transformation de Arrowsmith et Place (1982) ("decoupling transformation") et en intégrant sur l'intervalle $(t; t+\Delta t)$, s'écrivent

$$\begin{aligned}
N_{11}(t) &= \frac{1}{1+ab} \left\{ a \left[bN_{11}(t-\Delta t) + N_{12}(t-\Delta t) \right] e^{-u\Delta t} + \left[N_{11}(t-\Delta t) - aN_{12}(t-\Delta t) \right] e^{-v\Delta t} \right\} \\
N_{12}(t) &= \frac{1}{1+ab} \left\{ \left[bN_{11}(t-\Delta t) + N_{12}(t-\Delta t) \right] e^{-u\Delta t} - b \left[N_{11}(t-\Delta t) - aN_{12}(t-\Delta t) \right] e^{-v\Delta t} \right\} \\
N_{21}(t) &= \frac{1}{1+ab} \left\{ a \left[N_{22}(t-\Delta t) + bN_{21}(t-\Delta t) \right] e^{-u\Delta t} + \left[N_{21}(t-\Delta t) - aN_{22}(t-\Delta t) \right] e^{-v\Delta t} \right\} \\
N_{22}(t) &= \frac{1}{1+ab} \left\{ \left[N_{22}(t-\Delta t) + bN_{21}(t-\Delta t) \right] e^{-u\Delta t} - b \left[N_{21}(t-\Delta t) - aN_{22}(t-\Delta t) \right] e^{-v\Delta t} \right\}
\end{aligned} \tag{12}$$

où a et b , les coefficients de la transformation, sont les racines des deux équations quadratiques suivantes

$$\begin{aligned}
T_{12}a^2 - (A_2 - A_1)a - T_{21} &= 0 \\
T_{21}b^2 - (A_2 - A_1)b - T_{12} &= 0
\end{aligned} \tag{13}$$

et

$$v = \frac{A_1 + bT_{21} + abA_2 + aT_{12}}{1 + ab}$$

$$u = \frac{A_2 - aT_{12} + abA_1 + bT_{21}}{1 + ab}$$

(14)

En reportant les solutions (12) dans les équations 11, les équations obtenues peuvent être résolues par intégration entre t et $t+\Delta t$ pour donner le nombre total de marques retournées entre le temps t et le temps $t+\Delta t$.

$$\begin{aligned} r_{11}(t) &= \frac{\beta_1 F_1}{1+ab} \left\{ a \left[\frac{bN_{11}(t-M) + N_{12}(t-M)}{u} \right] (1-e^{-u\Delta t}) + \left[\frac{N_{11}(t-M) - aN_{12}(t-M)}{v} \right] (1-e^{-v\Delta t}) \right\} \\ r_{12}(t) &= \frac{\beta_2 F_2}{1+ab} \left\{ \left[\frac{bN_{11}(t-M) + N_{12}(t-M)}{u} \right] (1-e^{-u\Delta t}) - b \left[\frac{N_{11}(t-M) - aN_{12}(t-M)}{v} \right] (1-e^{-v\Delta t}) \right\} \\ r_{21}(t) &= \frac{\beta_1 F_1}{1+ab} \left\{ a \left[\frac{N_{22}(t-M) + bN_{21}(t-M)}{u} \right] (1-e^{-u\Delta t}) + \left[\frac{N_{21}(t-M) - aN_{22}(t-M)}{v} \right] (1-e^{-v\Delta t}) \right\} \\ r_{22}(t) &= \frac{\beta_2 F_2}{1+ab} \left\{ \left[\frac{N_{22}(t-M) + bN_{21}(t-M)}{u} \right] (1-e^{-u\Delta t}) - b \left[\frac{N_{21}(t-M) - aN_{22}(t-M)}{v} \right] (1-e^{-v\Delta t}) \right\} \end{aligned} \quad (15)$$

Lorsque Δt représente 1 mois, ces équations donnent le nombre attendu de marques retournées par mois. Les équations 15 constituent ainsi un modèle complet des réponses de marquage qui peut être appliqué aux données réelles.

2.2.3 Estimation des paramètres

Dix paramètres doivent être estimés dans le modèle présenté aux équations 15 : M_1 , F_1 , T_{12} , M_2 , F_2 , T_{21} , α_1 , α_2 , β_1 , β_2 . On peut raisonnablement supposer que l'effet du marquage sur la survie des poissons ne diffère pas sensiblement d'une pêcherie à l'autre : en posant $\alpha_1 = \alpha_2$, le nombre de paramètres à estimer est réduit de 10 à 9. On suppose également que tous les paramètres, à l'exception de F_1 et F_2 , sont constants dans le temps. Kleiber, Sibert & Farman (manuscrit) ont observé que le modèle à pêcherie unique (équations 3 et 4) est assez peu sensible au non-respect de cette hypothèse. F_1 et F_2 dépendent bien entendu de la situation de la pêcherie à chaque instant particulier, et peuvent eux-même être exprimés comme des fonctions de la prise ou de l'effort observés. Ainsi,

$$\begin{aligned} F_1 &= Q_1 E_{1k} = \frac{C_{1k}}{\bar{P}_1} & k &= 1, 2, \dots, n \\ F_2 &= Q_2 E_{2k} = \frac{C_{2k}}{\bar{P}_2} & k &= 1, 2, \dots, n \end{aligned} \quad (16)$$

où Q_1 et Q_2 représentent la capturabilité relative à chaque pêcherie; $\bar{P}_1$ et $\bar{P}_2$ la taille moyenne de la population dans les pêcheries 1 et 2; n le nombre de mois considérés; C_{1k} la prise observée dans la pêcherie 1 au cours du mois k , et C_{2k} celle observée dans la pêcherie 2; E_{1k} et E_{2k} l'effort observé respectivement dans les pêcheries 1 et 2 durant le mois k . Le nombre de paramètres reste égal à 9, Q_1 et Q_2 pouvant être estimés si l'on emploie les statistiques d'effort ou $\bar{P}_1$ et $\bar{P}_2$ si l'on utilise des statistiques de prise. Dans le cas des statistiques de prise, les

équations 16 ne constituent que des approximations. Une représentation exacte exigerait la résolution des équations 5 et le report des solutions dans les équations 16. Toutefois, si les populations sont proches de l'équilibre, les équations 16 sont suffisamment précises, et $\bar{P}_1$ et $\bar{P}_2$ peuvent être employés pour estimer $\langle \bar{P}_1 \rangle$ et $\langle \bar{P}_2 \rangle$.

Les paramètres furent estimés par réduction numérique des moindres carrés, en appliquant l'algorithme de minimisation de fonctions de Nelder et Mead (1965). A la suite de Kleiber et al. (1986), une transformation par la racine carrée fut employée. Le modèle étant en réalité constitué de quatre modèles partageant un ensemble commun de paramètres, quatre sommes de carrés d'écarts entre valeurs observés et estimées doivent être prises en considération :

$$s_{ij}^2 = \sum_{k=1}^n (\sqrt{r_{ijk}} - \sqrt{\hat{r}_{ijk}})^2 \quad i,j=1,2; k=1,2, \dots, n \quad (17)$$

où $\hat{r}$ désigne un nombre estimé de marques retournées par mois, calculé par l'une des équations 15. En général, le nombre de marques récupérées dans les pêcheries d'origine (r_{11} et r_{22}) excède largement celui des marques récupérées à l'extérieur (r_{12} et r_{21}), et les carrés des résidus qui leur sont associés sont beaucoup plus élevés que les autres. Une procédure de minimisation des carrés tendra à minimiser les sommes les plus élevées en ignorant les plus faibles, ce qui introduira un biais dans l'estimation des paramètres. Une méthode plus appropriée consiste à minimiser une moyenne pondérée des sommes quadratiques. Brownlee (1965) propose une formule commode permettant de calculer une moyenne sans biais pour des échantillons de variances différentes. La variance des retours de marques mensuels associée à chaque groupe de marques s'écrit :

$$v_{ij}^2 = \sum_{k=1}^n (\sqrt{r_{ijk}} - \sqrt{\bar{r}_{ij}})^2 \quad i,j=1,2; k=1,2, \dots, n \quad (18)$$

Ces variances permettent de calculer un jeu de pondérations intéressant en posant

$$w_{ij} = \left[v_{ij}^2 \left(\frac{1}{v_{11}^2} + \frac{1}{v_{12}^2} + \frac{1}{v_{21}^2} + \frac{1}{v_{22}^2} \right) \right]^{-1} \quad (19)$$

la moyenne pondérée des sommes quadratiques observées s'écrivant alors

$$V = w_{11}v_{11}^2 + w_{12}v_{12}^2 + w_{21}v_{21}^2 + w_{22}v_{22}^2 \quad (20)$$

et la moyenne pondérée des sommes quadratiques résiduelles

$$S = w_{11}s_{11}^2 + w_{12}s_{12}^2 + w_{21}s_{21}^2 + w_{22}s_{22}^2 \quad (21)$$

Par la suite, on désignera cette méthode sous le terme de "pondération par la variance", l'alternative étant une pondération "uniforme" avec tous les

termes w égaux à 0,25. Un mode de pondération intermédiaire peut être envisagé en remplaçant les termes v par les écarts-types dans l'équation 19. Ce dernier sera qualifié de "pondération par l'écart-type". La solution du problème d'estimation des paramètres sera ainsi le jeu de paramètres qui minimise la somme quadratique pondérée de l'équation 21.

La qualité de l'ajustement a été mesurée par la proportion de la variance observée qui est "expliquée" par le modèle. Cette mesure, ou statistique en G , s'écrit simplement comme suit

$$G = 1 - \frac{S}{V} \cdot \frac{n}{n-m} \quad (22)$$

où m représente le nombre de paramètres estimés.

L'une des forces de l'algorithme de Nelder-Mead est de permettre, assez facilement, la prise en compte d'information supplémentaire. Dans le cas présent, on dispose d'information préliminaire sur les valeurs pouvant être admises par certains paramètres. Ainsi par exemple Kleiber et al. (1986) publient des intervalles de valeurs admissibles pour β ; α doit être compris entre 0 et 1; et les composantes de la déperdition ne doivent jamais être inférieures à zéro. Pour intégrer cette information, on applique une pénalité à la somme des carrés des résidus (21) lorsque les valeurs estimées des paramètres dépassent certaines limites. Lorsque de telles conditions sont imposées, on parlera d'ajustements "sous contrainte", par opposition aux ajustements "libres". (Voir Schnute et Fournier 1980 pour un exemple d'application de pénalités dans l'estimation de paramètres d'ajustement non linéaire.) De plus, certains paramètres peuvent être fixés à des constantes arbitraires, l'algorithme déterminant alors une somme quadratique résiduelle minimum en faisant varier les autres paramètres.

La région de confiance conjointe entourant les estimations de deux paramètres fournit des renseignements utiles sur le modèle et les estimations des paramètres. La taille de la région indique la précision de l'estimation. Des régions étroites signifient que les données permettent de bien déterminer les paramètres. La forme des régions donne des indications sur la distribution des erreurs. Lorsqu'elles sont circulaires ou elliptiques, les erreurs sont distribuées approximativement de façon Normale. L'orientation des régions fournit des indications sur la liaison existant entre les paramètres. Les régions elliptiques ou de forme étirée indiquent qu'une corrélation existe peut-être entre les paramètres. Des régions superposées suggèrent que les différences existant entre deux paires de paramètres sont non significatives.

Des régions de confiance à 95 pour 100 approximativement furent calculées à l'aide de la méthode mise en évidence par Draper et Smith (1980) pour les régressions non linéaires. (On notera que c'est le degré de confiance qui est approximé; les régions sont exactes, et les degrés de confiance également si les erreurs sont distribuées de façon Normale.) Lors des ajustements sous contrainte, les contraintes furent relâchées afin de calculer les régions de confiance.

2.2.4 Sources de données

Le modèle nécessite deux séries statistiques sur les retours de marques pour chacun des lieux de marquage, ainsi que les statistiques de prise ou d'effort relative à chacune des deux pêcheries. Peu de séries statistiques correspondent à cette description parmi les fichiers du Programme thonidés. Les séries les plus satisfaisantes sont celles résultant des campagnes de marquage menées en mai-juin 1979 en Papouasie-Nouvelle-Guinée (campagne PNG2), et en juin 1980 aux Iles Salomon (campagne SOL2). Dans chacune des deux pêcheries, des quantités considérables de marques issues de l'autre lieu de marquage furent récupérées, et des statistiques de prise et d'effort sont fournies par chacune des pêcheries locales à la canne couvrant toute la période de récupération des marques (mai 1979 à décembre 1981). Deux critères furent utilisés par Kleiber et al. (1986) pour exclure certaines données de l'étude. Premièrement, certains marquages furent éliminés pour ne retenir que les marques relâchées dans une zone circonscrite, et pour s'assurer que tous les poissons marqués appartiennent aux classes des tailles généralement capturées par les pêcheries commerciales. Deuxièmement, les marques récupérées durant les deux premiers mois suivant le marquage furent écartées pour s'assurer que les poissons marqués soient distribués de manière uniforme au sein de la population. Ces séries statistiques présentent toutes deux l'avantage d'avoir été analysées préalablement par Kleiber et al. (1986), ce qui autorise des comparaisons. Toutes les statistiques de marquage proviennent de Kleiber et al. (1986), et les statistiques complémentaires de prise et d'effort, lorsqu'elles faisaient défaut, furent fournies par Argue et Kearney (1982) ou par le Programme thonidés (1984). Les séries statistiques brutes sont présentées au tableau 1.

3.0 RESULTATS

3.1 Taux de retour des marques observés et estimés

Plusieurs ajustements ont été calculés, en appliquant différentes méthodes de pondération et diverses contraintes sur les paramètres. Ces ajustements ont livré plusieurs séries d'estimations pour les paramètres et les taux de retour des marques, ayant toutes une correspondance similaire avec les données observées. Les ajustements 7 et 8 (tableau 2) peuvent être considérés comme représentatifs des ajustements obtenus à partir de statistiques de prise et d'effort respectivement. Les figures 3 et 4 illustrent les retours de marques mensuels observés, et ceux estimés pour les quatre groupes de marques par les deux ajustements. Comme l'indiquent les valeurs de la statistique en G et des sommes quadratiques résiduelles, le modèle fournit des estimations raisonnablement proches des valeurs observées. Les représentations d'ajustements obtenus pour différentes pondérations et contraintes sont apparemment identiques.

3.2 Pondération

L'influence des différentes procédures de pondération est présentée au tableau 2. α et β ont été fixés aux valeurs précédemment utilisées. Dans les ajustements 3 et 4, les quatre composantes du modèle se voient attribuer un poids équivalent (c.a.d. que toutes les pondérations valent 0,25). L'ajustement global est de qualité raisonnable et un peu meilleur

TABEAU 1. SERIES STATISTIQUES UTILISEES POUR TESTER LE MODELE A DEUX PECHERIES, APRES APUREMENT DES SERIES DE MARQUAGE ET DE RECAPTURE SELON LES CRITERES DE KLEIBER ET AL. (1986). La première ligne sert à la classification des séries. La seconde donne la date et le nombre de marques lâchées durant les campagnes PNG2 (N_{11}^*) et SOL2 (N_{22}^*) respectivement. La troisième indique la prise et l'effort moyens observés dans les pêcheries à la canne de Papouasie-Nouvelle-Guinée et des Iles Salomon, dans cet ordre, durant la période de récupération des marques (mai 1979 à décembre 1980). Les lignes suivantes indiquent : l'année et le mois (colonne 1); les marques provenant de PNG2 et récupérées en Papouasie-Nouvelle-Guinée (PNG en abrégé) (r_{11} , deuxième colonne); les marques PNG2 récupérées aux Salomon (r_{12} , troisième colonne); les marques SOL2 récupérées en PNG (r_{21} , quatrième colonne); les marques SOL2 récupérées aux Salomon (r_{22} , cinquième colonne); la prise et l'effort en PNG (C_1 et E_1 , colonnes 6 et 7); et enfin la prise et l'effort aux Salomon (C_2 et E_2 , colonnes 8 et 9). Les valeurs négatives indiquent les retours de marques exclus de l'analyse.

PNG2 (PNGPOL) SOL2 (SOLPOL); Exclusions de Kleiber									
7905	6013	8006	2012						
					2293	778	2320	552	
7905	-20	0	0	0	379	114	1788	483	
7906	-392	0	0	0	2153	598	2955	528	
7907	208	0	0	0	2972	1035	3195	561	
7908	100	1	0	0	2492	913	2150	566	
7909	58	0	0	0	1840	899	2279	600	
7910	27	2	0	0	654	614	3330	617	
7911	6	0	0	0	811	706	2944	589	
7912	3	0	0	0	286	212	2340	616	
8001	0	2	0	0	0	0	1614	557	
8002	0	0	0	0	0	0	64	38	
8003	1	0	0	0	609	440	0	0	
8004	5	0	0	0	1956	802	210	88	
8005	1	1	0	0	2243	985	1029	386	
8006	2	0	0	9	2860	1005	1061	530	
8007	3	2	0	28	2878	1068	2250	558	
8008	7	1	2	25	5514	1100	2778	554	
8009	5	1	0	9	3982	988	2770	574	
8010	0	0	1	8	3697	850	3244	566	
8011	0	1	0	20	3055	831	3313	566	
8012	0	3	0	16	1800	553	2774	594	
8101	0	1	1	18	222	99	1531	463	
8102	0	0	0	0	0	0	0	0	
8103	0	0	2	0	1814	447	0	0	
8104	0	0	0	5	4675	918	1210	258	
8105	0	0	0	5	3085	977	1881	560	
8106	0	0	1	11	3340	962	2934	614	
8107	1	0	1	4	3421	1077	2796	628	
8108	1	0	0	6	2100	964	3474	640	
8109	0	0	0	2	1660	805	2631	639	
8110	0	0	0	0	1435	626	2087	630	
8111	0	0	0	0	426	185	2131	632	
8112	0	0	0	1	77	42	1231	415	

TABLEAU 2. AJUSTEMENTS COMPARANT L'INFLUENCE DE DIFFERENTES PONDERATIONS. U désigne la méthode de pondération uniforme, S la pondération par l'écart-type, et V par la variance. α fixé à 0,9; β , fixé à 0,76; β_2 fixé à 0,6. L'ajustement 1 est le résultat de Kleiber et al. (1986) avec données de prise; l'ajustement 2 est le résultat de Kleiber et al. (1986) avec données d'effort. Sont également indiqués les ajustements réalisés sur les séries relatives à une seule des deux pêcheries.

Données Ajustement Pêcherie	Prise						Effort					
	1	3	5	7	9	11	2	4	6	8	10	12
B	B	B	B	B	B	2	B	B	B	B	I	2
Pondération	U	U	S	V	U	U	U	U	S	V	U	U
W_{11}	1	0,25	0,063	0,011	0,5		1	0,25	0,063	0,011	0,5	
W_{12}		0,25	0,361	0,364	0,5			0,25	0,361	0,364	0,5	
W_{21}		0,25	0,458	0,586		0,5		0,25	0,458	0,586		0,5
W_{22}	1	0,25	0,118	0,039		0,5	1	0,25	0,118	0,039		0,5
S_{11}		8,517	8,557	8,612	6,367	283,088		10,314	11,825	11,941	5,230	470,463
S_{12}		1,535	1,292	1,037	0,823	2,562		1,621	1,081	0,813	0,572	14,239
S_{21}		0,810	0,757	0,742	9,325	0,354		1,260	0,672	0,667	10,193	0,291
S_{22}		9,866	10,388	11,883	30,020	9,698		11,086	11,441	12,896	34,768	10,689
F_{min}		5,182	2,573	1,366	3,595	5,026		6,070	2,787	1,316	2,901	5,490
G_{11}	0,950	0,968	0,968	0,968	0,976	(0,000)	0,950	0,962	0,956	0,956	0,981	(0,000)
G_{12}		0,826	0,854	0,882	0,907	(0,710)		0,816	0,877	0,908	0,935	(0,000)
G_{21}		0,705	0,724	0,730	(0,000)	0,871		0,541	0,755	0,757	(0,000)	0,894
G_{22}	0,630	0,763	0,751	0,715	(0,280)	0,767	0,650	0,734	0,726	0,691	(0,166)	0,744
Ensemble	0,790	0,917	0,916	0,908	0,980	0,948	0,800	0,904	0,902	0,895	0,984	0,944
M_1		0,290	0,286	0,279	0,316	0,136		0,379	0,365	0,354	0,409	0,124
M_2		0,078	0,066	0,048	0,000	0,094	0,140	0,059	0,055	0,039	0,000	0,083
T_{12}		0,020	0,018	0,017	0,039	0,039		0,034	0,024	0,022	0,059	0,000
T_{21}		0,008	0,007	0,006	0,018	0,002		0,013	0,008	0,007	0,022	0,003
F_1	0,058	0,095	0,093	0,092	0,115	4,458	0,061	0,124	0,112	0,108	0,157	0,270
F_2	0,025	0,020	0,018	0,015	0,005	0,021	0,027	0,018	0,017	0,015	0,005	0,020
A_1	0,380	0,405	0,397	0,388	0,469	4,633	0,470	0,536	0,500	0,484	0,626	0,395
A_2	0,150	0,105	0,091	0,069	0,024	0,117	0,160	0,089	0,080	0,061	0,027	0,106
$\langle P_1 \rangle$	35000	24000	25000	25000	20000	5100						
$\langle P_2 \rangle$	89000	120000	130000	150000	430000	110000						
Q_1												
Q_2												

0,90E-04 0,16E-03 0,14E-03 0,14E-03 0,20E-03 0,35E-03
0,56E-04 0,32E-04 0,31E-04 0,27E-04 0,90E-05 0,37E-04

FIGURE 3. NOMBRE MENSUEL DE RETOURS DE MARQUES OBSERVE ET NOMBRE ESTIME SUR DONNEES DE PRISE (AJUSTEMENT 7). Le graphique supérieur représente les marques posées en Papouasie-Nouvelle-Guinée en 1979 et récupérées en Papouasie-Nouvelle-Guinée (cercles) ou aux Iles Salomon (triangles). Le graphique inférieur représente les marques posées aux Iles Salomon en 1980 et récupérées aux Salomon (cercles) ou en Papouasie-Nouvelle-Guinée (triangles). Les traits pleins représentent les estimations données par le modèle. On notera que l'échelle de l'ordonnée est transformée par la racine carrée.

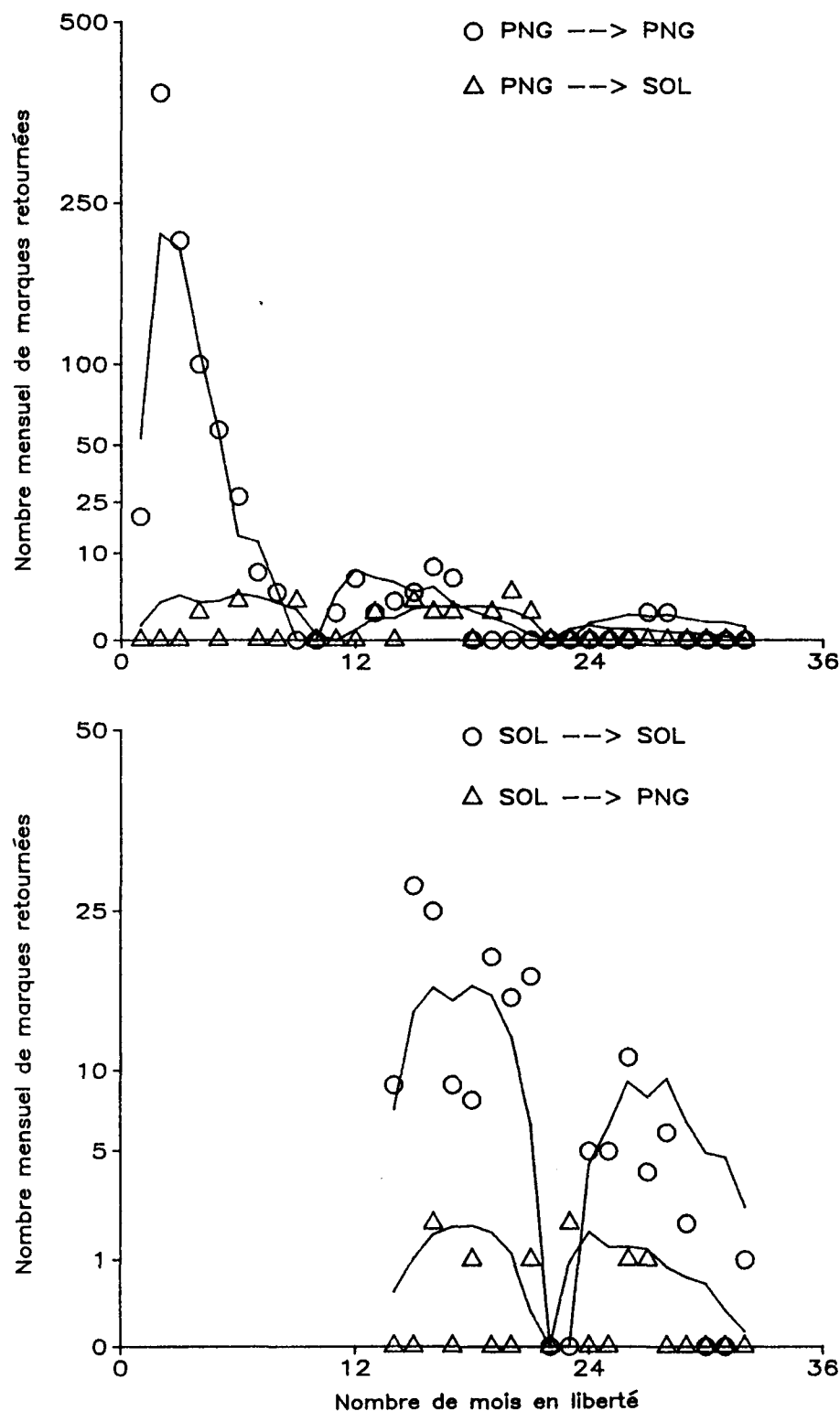
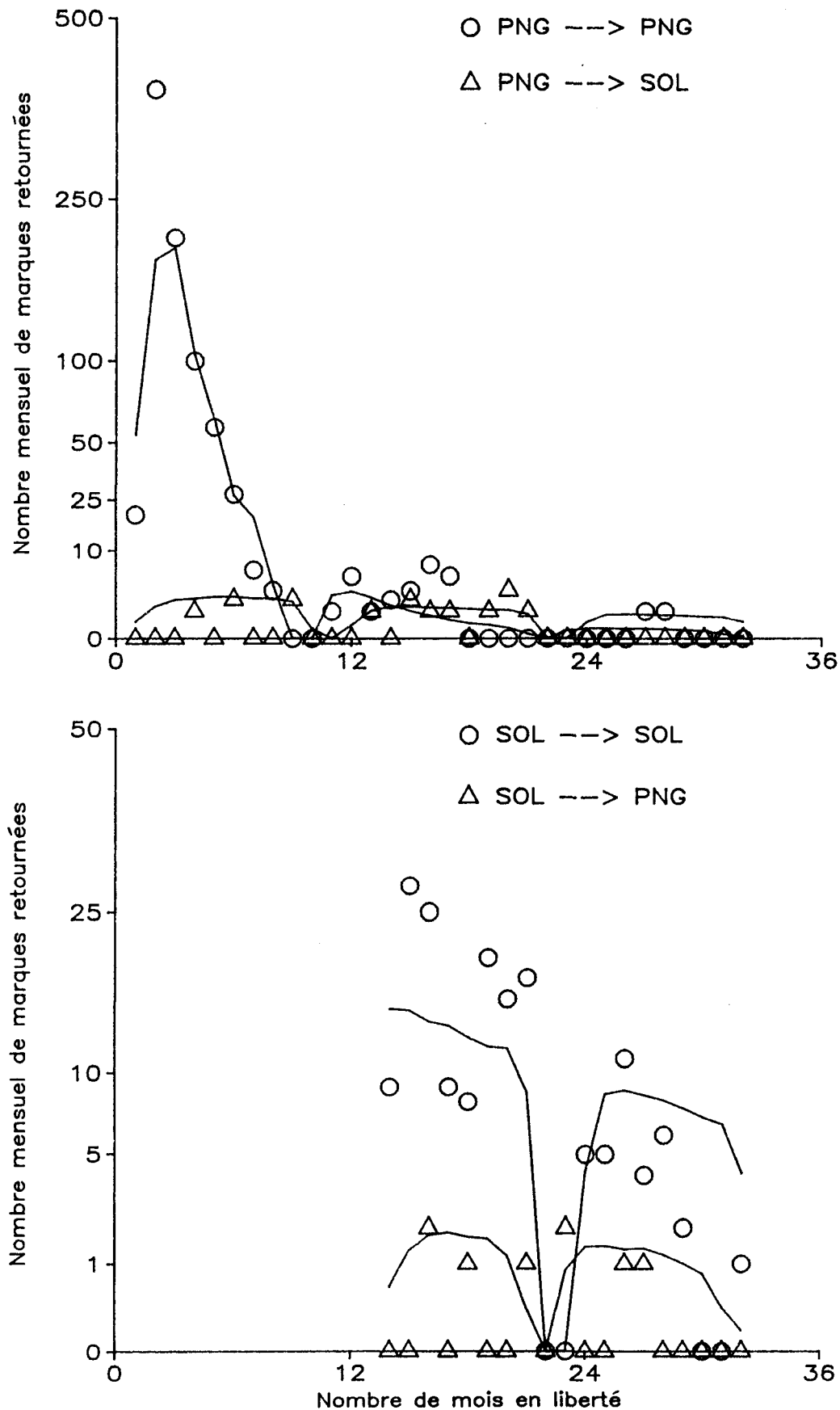


FIGURE 4. NOMBRE MENSUEL DE RETOURS DE MARQUES OBSERVE ET NOMBRE ESTIME SUR DONNEES D'EFFORT (AJUSTEMENT 8). Les graphiques sont construits de la même manière que ceux de la figure 3.



que celui obtenu par Kleiber et al. (1986). Toutefois, les ajustements individuels réalisés sur les composantes du modèle sont de qualité inégale. Les ajustements portant sur les pêcheries d'origine des marques sont très bons ($G=0,96$ pour le meilleur), tandis que ceux portant respectivement sur l'autre pêcherie sont moins bons ($G=0,54$ pour le moins bon). Les pondérations par l'écart-type et par la variance (ajustements 5, 6, 7 et 8) fournissent des valeurs de G légèrement plus faibles pour l'ajustement global mais toujours supérieures à celles de Kleiber et al. (1986). Avec ces procédures de pondération, la qualité des ajustements individuels portant sur les composantes du modèle est plus homogène. Les ajustements sur les pêcheries d'origine sont un peu moins bons, mais ceux relatifs à l'autre pêcherie (respectivement) sont meilleurs. La pondération par la variance, c'est-à-dire l'élimination du biais introduit par les sommes quadratiques relatives aux pêcheries d'origine, a pour effet de réduire les estimations de la mortalité naturelle et des paramètres de transfert. Les estimations de la mortalité due à la pêche n'étant pratiquement pas affectées, celles de la déperdition d'ensemble s'en trouvent réduites. Sauf indication contraire, la pondération par la variance a été utilisée pour tous les ajustements.

Si l'on attribue une pondération nulle à certaines composantes du modèle, ces dernières sont exclues de la somme des carrés des résidus (équation 21) et sont donc "ignorées" par la procédure d'ajustement. Ainsi, les retours de marques d'une pêcherie permettent d'estimer ceux d'une autre. Les ajustements 9 et 10 exploitent les seules données relatives à la Papouasie-Nouvelle-Guinée, et les ajustements 11 et 12 celles concernant les Salomon uniquement. La statistique en G pour le modèle global et ses composantes, mesurant la qualité de l'ajustement aux seules données retenues, présente dans tous les cas des valeurs élevées. De façon surprenante, les ajustements aux composantes exclues du modèle, présentés entre parenthèses dans le tableau 2, sont assez proches dans un cas.

3.3 Estimation de α et β

Les ajustements décrits jusqu'à présent ont été réalisés pour α fixé à 0,9 et β_1 et β_2 fixés à 0,76 et 0,60 respectivement. L'effet d'une libération progressive de la contrainte sur α et β est décrit au tableau 3. Dans tous les cas, les carrés des résidus diminuent légèrement tandis que la statistique en G ne manifeste qu'une amélioration faible ou nulle. Si les résultats dépendent quelque peu du type de statistique utilisé, prise ou effort, la tendance générale donne néanmoins des valeurs élevées pour α (supérieur à 0,9), faibles pour β_1 (moins de 0,2), et élevées pour β_2 (supérieur à 0,8). De même, le produit $\alpha \times \beta_1$ tend à être faible ($<0,15$) et le produit $\alpha \times \beta_2$ élevé ($>0,8$).

3.4 Interaction entre pêcheries

Les estimations des effets d'interaction (équations 9) sont données au tableau 4. Pour α et β fixés, ces estimations présentent des valeurs comprises entre -0,001 et -0,003 indiquant un faible niveau d'interaction (négative) entre pêcheries. Une augmentation de 1 000 tonnes de la prise dans l'une des pêcheries amènerait une réduction de la prise d'équilibre dans l'autre pêcherie comprise entre 1 et 3 tonnes. Si α et β varient librement, les estimations présentent des valeurs beaucoup plus élevées.

TABLEAU 3. AJUSTEMENTS ILLUSTRANT LE RELACHEMENT PROGRESSIF DES CONTRAINTES SUR α ET β . Les données relatives aux deux pêcheries sont utilisées, la pondération par la variance est appliquée. Les astérisques (*) désignent les paramètres fixés à la constante indiquée. Les valeurs de β_1 et β_2 figurant entre parenthèses concernent les estimations obtenues sous les contraintes suivantes : β_1 compris entre 0,62 et 0,90; β_2 compris entre 0,43 et 0,77.

Données Ajustement	-----Prise-----											-----Effort-----					
	7	13	15	17	19	21	8	14	16	18	20	22					
S_{11}	8,612	15,867	15,595	15,280	15,296	8,809	11,947	12,457	12,026	11,992	11,981	11,837					
S_{12}	1,037	1,179	1,170	1,161	1,160	1,054	0,813	0,926	0,865	0,856	0,856	0,819					
S_{21}	0,742	0,296	0,280	0,262	0,262	0,700	0,667	0,272	0,244	0,213	0,214	0,631					
S_{22}	11,883	12,739	12,752	12,779	12,794	11,965	12,896	13,498	13,879	13,676	13,676	12,939					
F_{min}	1,366	1,269	1,254	1,238	1,238	1,353	1,316	1,155	1,126	1,096	1,097	1,297					
G_{11}	0,968	0,938	0,934	0,935	0,938	0,964	0,956	0,952	0,949	0,949	0,951	0,952					
G_{12}	0,882	0,861	0,850	0,851	0,858	0,871	0,908	0,891	0,889	0,890	0,895	0,899					
G_{21}	0,730	0,883	0,867	0,876	0,887	0,698	0,757	0,892	0,884	0,899	0,908	0,728					
G_{22}	0,715	0,669	0,603	0,602	0,638	0,661	0,691	0,649	0,567	0,574	0,613	0,633					
Ensemble	0,908	0,878	0,860	0,861	0,871	0,893	0,895	0,885	0,865	0,866	0,877	0,879					
α	0,900*	0,239	0,290	1,000	0,900*	0,900*	0,900*	0,222	0,245	0,945	0,900*	0,900*					
β_1	0,760*	0,760*	(0,620)	0,181	0,201	(0,620)	0,760*	0,760*	(0,620)	0,155	0,163	(0,620)					
β_2	0,600*	0,600*	(0,765)	0,888	0,983	(0,769)	0,600*	0,600*	(0,770)	1,000	0,987	(0,688)					
$\alpha\beta_1$	0,684*	0,182*	0,180	0,181	0,181*	0,558*	0,684*	0,169*	0,152	0,147	0,147*	0,558*					
$\alpha\beta_2$	0,540*	0,144*	0,222	0,888	0,884*	0,692*	0,540*	0,133*	0,188	0,945	0,888*	0,619*					
M_1	0,279	0,094	0,097	0,102	0,102	0,270	0,354	0,103	0,085	0,081	0,082	0,336					
M_2	0,048	0,004	0,021	0,043	0,043	0,050	0,039	0,000	0,009	0,036	0,036	0,040					
T_{12}	0,017	0,009	0,008	0,008	0,008	0,017	0,022	0,008	0,007	0,006	0,006	0,021					
T_{21}	0,006	0,007	0,007	0,007	0,007	0,006	0,007	0,008	0,008	0,008	0,008	0,007					
F_1	0,092	0,499	0,487	0,470	0,471	0,116	0,108	0,470	0,476	0,467	0,466	0,134					
F_2	0,015	0,054	0,035	0,009	0,009	0,012	0,015	0,058	0,041	0,008	0,009	0,013					
A_1	0,388	0,602	0,592	0,581	0,582	0,403	0,484	0,581	0,568	0,555	0,554	0,490					
A_2	0,069	0,066	0,063	0,059	0,059	0,068	0,061	0,066	0,058	0,052	0,052	0,060					
$\langle P_1 \rangle$	24000	4600	4700	4900	4900	20000											
$\langle P_2 \rangle$	140000	43000	66000	270000	270000	200000											
Q_1							0,14E-03	0,60E-03	0,61E-03	0,60E-03	0,60E-03	0,17E-03					
Q_2							0,27E-04	0,11E-03	0,73E-04	0,15E-04	0,16E-04	0,24E-04					

TABLEAU 4. COMPARAISON DE DIVERS PARAMETRES D'EVALUATION DES STOCKS ET D'INTERACTION ENTRE PECHERIES OBTENUS SELON PLUSIEURS AJUSTEMENTS. La pondération par la variance est appliquée. L'ajustement 1 est le résultat de Kleiber et al. (1986) sur données de prise; l'ajustement 2 est le résultat de Kleiber et al. (1986) sur données d'effort.

Données Ajustement	-----Prise-----			-----Effort-----		
	1	7	17	2	8	18
S ₁₁		8,612	15,280		11,941	11,992
S ₁₂		1,037	1,161		0,813	0,856
S ₂₁		0,742	0,262		0,667	0,213
S ₂₂		11,883	12,779		12,896	13,676
F _{min}		1,366	1,238		1,316	1,096
G ₁₁	0,950	0,968	0,935	0,950	0,956	0,949
G ₁₂		0,882	0,851		0,908	0,890
G ₂₁		0,730	0,876		0,757	0,899
G ₂₂	0,630	0,715	0,602	0,650	0,691	0,574
Ensemble	0,790	0,908	0,861	0,800	0,895	0,866
α	0,900*	0,900*	1,000	0,900*	0,900*	0,945
β_1	0,756*	0,760*	0,181	0,756*	0,760*	0,155
β_2	0,600*	0,600*	0,888	0,600*	0,600*	1,000
$\alpha\beta_1$	0,680*	0,684*	0,181	0,680*	0,684*	0,147
$\alpha\beta_2$	0,540*	0,540*	0,888	0,540*	0,540*	0,945
M ₁		0,279	0,102	0,410	0,354	0,081
M ₂		0,048	0,043	0,140	0,039	0,036
T ₁₂		0,017	0,008		0,022	0,006
T ₂₁		0,006	0,007		0,007	0,008
F ₁	0,058	0,092	0,470	0,061	0,108	0,467
F ₂	0,025	0,015	0,009	0,027	0,015	0,008
A ₁	0,380	0,388	0,581	0,470	0,484	0,555
A ₂	0,150	0,069	0,059	0,160	0,061	0,052
$\langle P_1 \rangle$	35000	25000	4900			
$\langle P_2 \rangle$	89000	150000	270000			
Q ₁				0,90E-04	1,4E-04	6,0E-04
Q ₂				0,56E-04	0,27E-04	0,15E-04
Apports extérieurs 1		895	1930		1070	2330
Apports extérieurs 2		436	41		459	32
Débit 1	13000	9710	2830		10200	2720
Débit 2	13000	10400	15700		9470	15000
Apports extérieurs/Débit 1	0,035	0,0092	0,682		0,104	0,854
Apports extérieurs/Débit 2	0,040	0,0042	0,0003		0,0048	0,0002
Rapport d'exploitation 1	0,15	0,236	0,810	0,13	0,224	0,842
Rapport d'exploitation 2	0,16	0,222	0,148	0,17	0,245	0,154
$\partial \langle C_1 \rangle / \partial C_2$		-0,0020	-0,10		-0,0025	-0,13
$\partial \langle C_2 \rangle / \partial C_1$		-0,0010	-0,0002		-0,0011	-0,0002

3.5 Régions de confiance

Dans un modèle à 9 paramètres, il existe 36 paires de régions conjointes de confiance, mais quelques unes d'entre elles seulement furent examinées. Les figures 5 et 6 représentent les régions de confiance de α et β pour des ajustements fixés (traits pleins) ou libres (lignes pointillées) sur données de prise et d'effort respectivement. Les figures démontrent l'existence d'une relation inverse entre α et β et la préférence pour les valeurs élevées des deux paramètres. Aucune distinction n'apparaît entre les estimations réalisées sur données de prise ou d'effort. Lorsque les paramètres sont fixés, les régions de confiance

FIGURE 5. REGIONS DE CONFIANCE A 95 POUR 100 POUR LES ESTIMATIONS DE α ET β OBTENUES SUR DONNEES DE PRISE. Les estimations ponctuelles sont indiquées par des croix. Les chiffres accompagnant les estimations ponctuelles indiquent si la région se rapporte à β_1 ou β_2 . Les régions figurées en traits pleins résultent de l'ajustement 7 avec α et β fixes; les régions en pointillés résultent de l'ajustement 8 avec α et β libres.

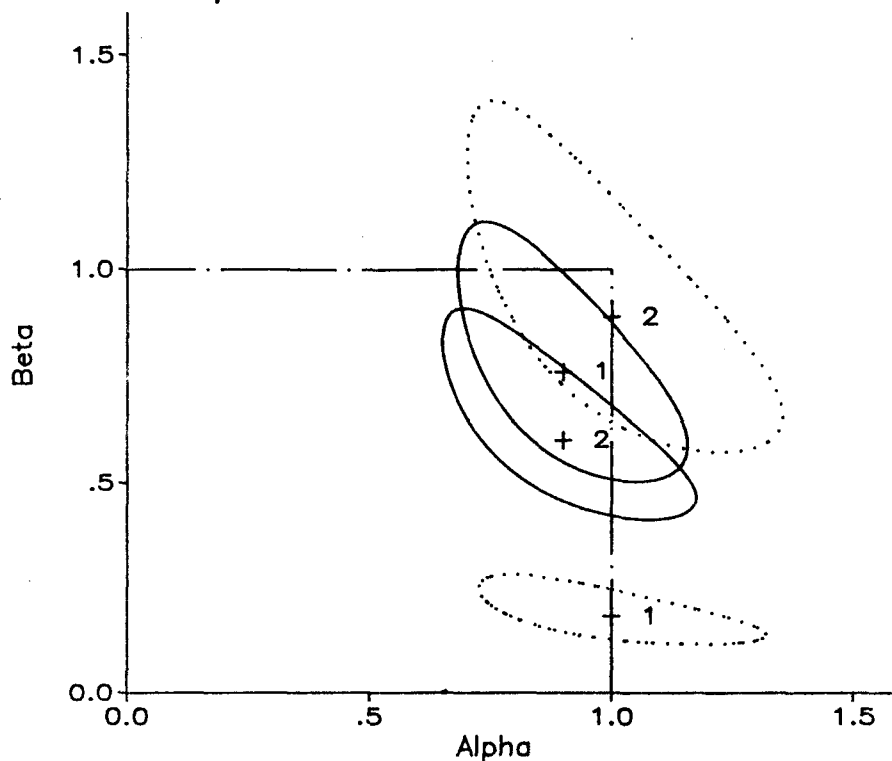
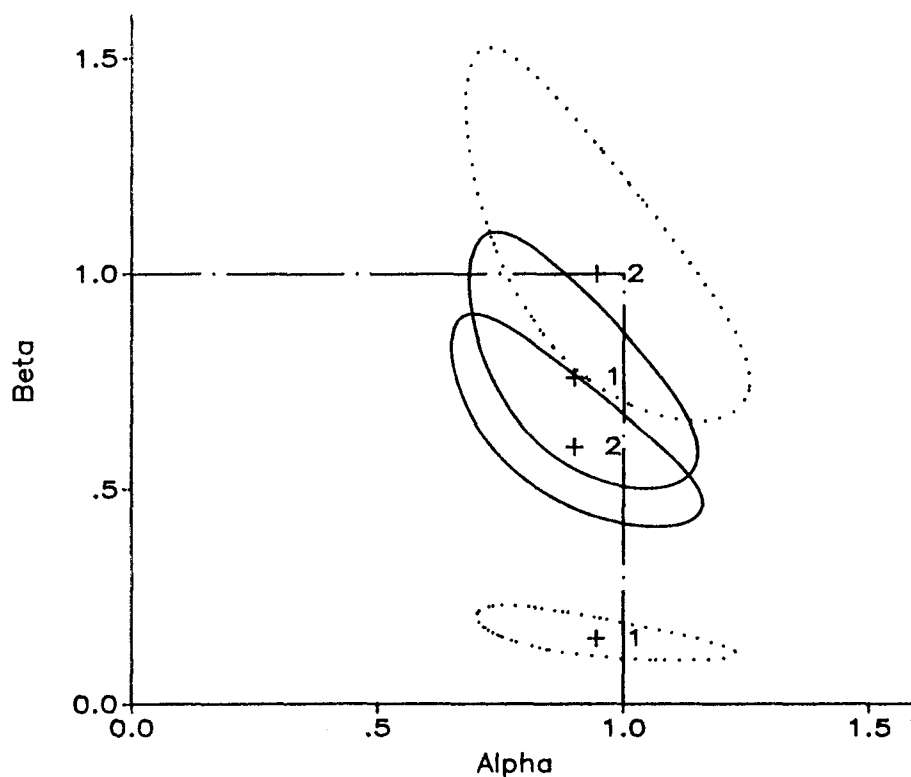
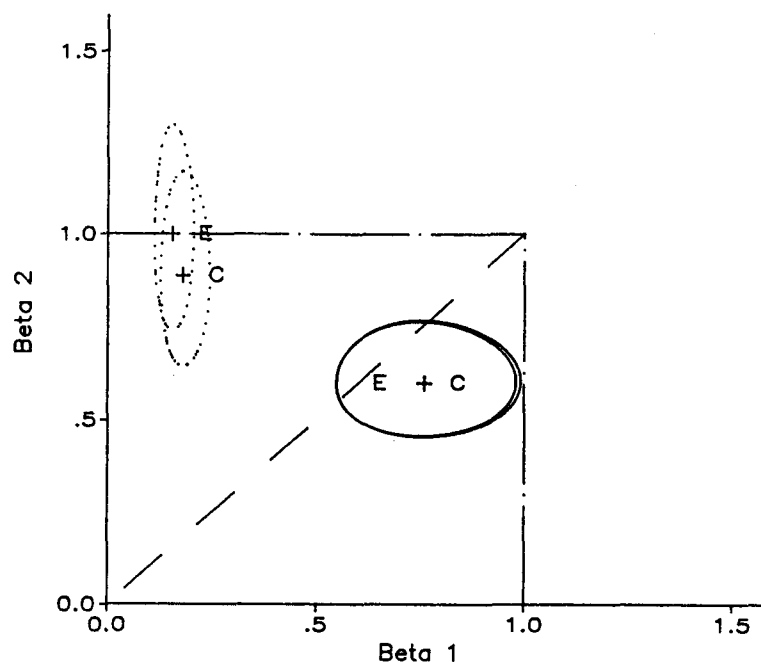


FIGURE 6. REGIONS DE CONFIANCE A 95 POUR 100 POUR LES ESTIMATIONS DE α ET β OBTENUES SUR DONNEES D'EFFORT. Le graphique est construit de la même manière que celui de la figure 5.



entourant β_1 et β_2 se superposent. Lorsque les paramètres sont libres, les estimations de α et β_2 sont raisonnablement proches des valeurs déterminées a priori et ne peuvent être distinguées de celles obtenues lorsque les paramètres sont fixés, mais la valeur estimée de β_1 est très faible. Cette relation est illustrée plus clairement par la figure 7 qui présente la région de confiance conjointe autour de β_1 et β_2 à l'optimum Q.

FIGURE 7. REGIONS DE CONFIANCE A 95 POUR 100 POUR LES ESTIMATIONS DE β_1 ET β_2 OBTENUES SUR DONNEES DE PRISE OU SUR DONNEES D'EFFORT. Les estimations ponctuelles sont indiquées par des croix. Les lettres accompagnant les estimations ponctuelles indiquent si les estimations sont obtenues sur données de prise (C) ou d'effort (E). Les régions figurées en traits pleins résultent des ajustements 7 et 8 avec α et β fixes; celles figurées en pointillés résultent des ajustements 17 et 18 avec α et β libres. La diagonale en tirets représente l'égalité $\beta_1 = \beta_2$.



La figure 8 illustre la région de confiance conjointe pour α et $\langle P \rangle$. $\langle P_1 \rangle$ est défini plus précisément par les données que ne l'est α , et le graphique suggère l'existence d'une relation de dépendance entre α et $\langle P_2 \rangle$. La figure 9 présente la région de confiance conjointe pour β et $\langle P \rangle$, pour des ajustements réalisés sur données de prise. Lorsque les paramètres sont fixes, et lorsqu'ils sont libres dans le cas des Iles Salomon, les régions s'apparentent à des paraboles ouvertes vers les valeurs élevées des deux paramètres. Pour l'ajustement libre sur la Papouasie-Nouvelle-Guinée, les faibles valeurs estimées de β_1 et $\langle P_1 \rangle$ apparaissent bien déterminées. La figure 10 illustre la région de confiance conjointe pour β et Q dans le cas d'ajustements réalisés sur données d'effort. Les régions sont ouvertes vers les valeurs élevées de β lorsque les paramètres sont fixes et lorsqu'ils sont libres dans le cas de la Papouasie-Nouvelle-Guinée. Dans ce dernier cas, β est bien décrit tandis que Q est défini de façon plus incertaine.

FIGURE 8. REGIONS DE CONFIANCE A 95 POUR 100 POUR α ET LES TAILLES ESTIMEES DES POPULATIONS. Les estimations ponctuelles sont figurées par des croix. Le chiffre 1 désigne les estimations ponctuelles de population pour la Papouasie-Nouvelle-Guinée et le chiffre 2 celles relatives à la population des Iles Salomon. Les régions en traits pleins résultent de l'ajustement 7 avec α et β fixes; celles en pointillés résultent de l'ajustement 17 avec α et β libres.

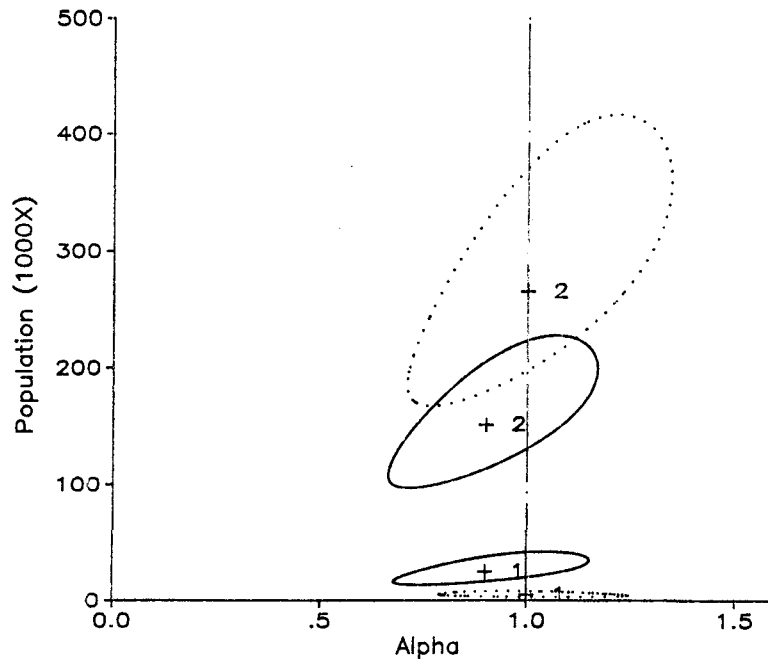


FIGURE 9. REGIONS DE CONFIANCE A 95 POUR 100 POUR β ET LES TAILLES ESTIMEES DES POPULATIONS. Le graphique est construit de la même manière que celui de la figure 8.

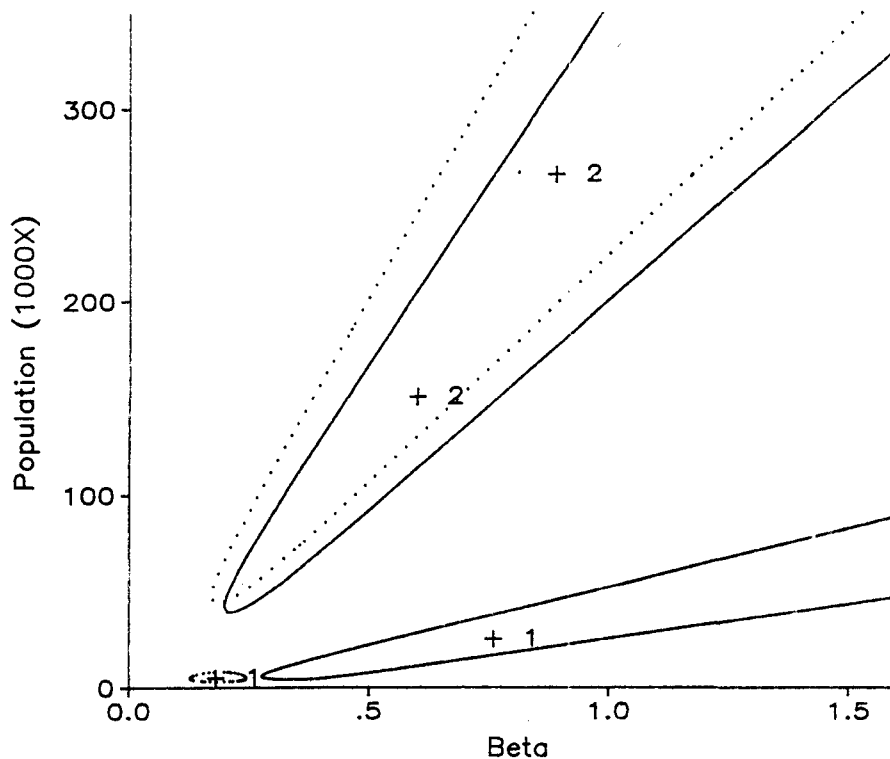
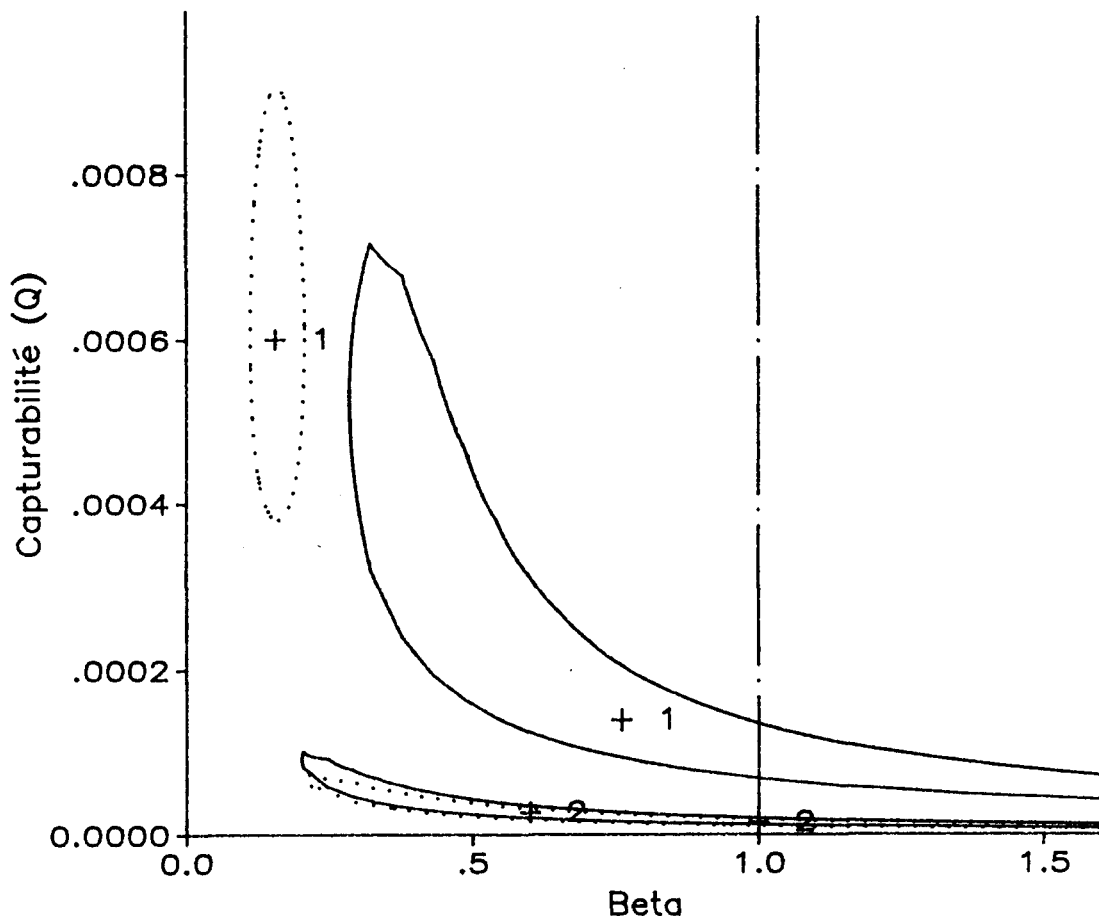


FIGURE 10. REGIONS DE CONFIANCE A 95 POUR 100 POUR β ET LES ESTIMATIONS DE CAPTURABILITE. Les estimations ponctuelles sont indiquées par des croix. Le chiffre 1 désigne les estimations ponctuelles de la capturabilité pour la Papouasie-Nouvelle-Guinée et le chiffre 2 celles relatives aux Iles Salomon. Les régions figurées en traits pleins résultent de l'ajustement 8 avec α et β fixes; les régions en pointillés résultent de l'ajustement 18 avec α et β libres.



La figure 11 illustre la région de confiance entourant T_{12} et T_{21} des ajustements réalisés sur données de prise ou sur données d'effort, avec α et β fixés (traits pleins) ou libres (pointillés). Les estimations obtenues sur données de prise sont indistinctes de celles obtenues sur données d'effort. Le relâchement des contraintes sur α et β a pour effet de réduire la valeur estimée de T_{12} , lequel se confond alors avec T_{21} . La figure 12 représente la région de confiance pour les estimations des paramètres de transfert et de mortalité naturelle obtenues sur données de prise. Lorsque α et β sont fixés, les valeurs estimées des paramètres relatifs à la Papouasie-Nouvelle-Guinée sont distinctes de celles concernant les Iles Salomon. Lorsque α et β sont libres, les estimations de transfert et de mortalité des deux pays se confondent. Les résultats suggèrent l'existence d'une relation de dépendance entre les estimations de transfert et de mortalité.

Les régions de confiance conjointes entourant les estimations de taille des populations sont présentées à la figure 13. Elles ne suggèrent aucune relation de dépendance entre les estimations, mais les estimations obtenues avec α et β fixés sont distinctes de celles obtenues lorsque ces paramètres sont libres.

FIGURE 11. REGIONS DE CONFIANCE A 95 POUR 100 POUR LES PARAMETRES DE TRANSFERT ENTRE PECHERIES. Les estimations ponctuelles sont représentées par des croix. La lettre C désigne les estimations ponctuelles obtenues sur données de prise, et la lettre E celles obtenues sur données d'effort. Les régions en traits pleins résultent des ajustements 7 et 8 avec α et β fixes; celles en pointillés résultent des ajustements 17 et 18 avec α et β libres. La diagonale en tirets représente l'égalité $T_{12}=T_{21}$.

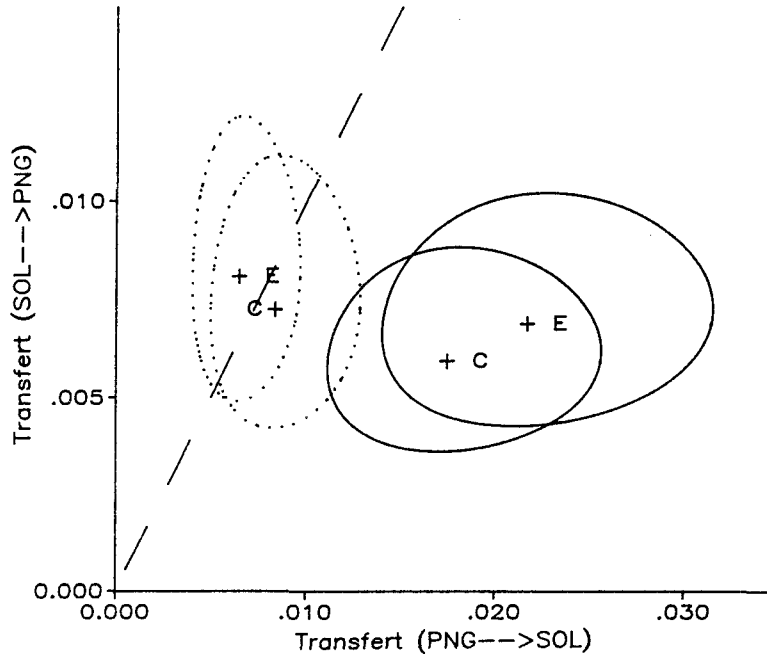


FIGURE 12. REGIONS DE CONFIANCE A 95 POUR 100 POUR LES ESTIMATIONS DE MORTALITE NATURELLE ET DE TRANSFERT OBTENUES SUR DONNEES DE PRISE. Les estimations ponctuelles sont indiquées par des croix. Les régions en traits pleins résultent de l'ajustement 7 avec α et β fixes; les régions en pointillés résultent de l'ajustement 17 avec α et β libres.

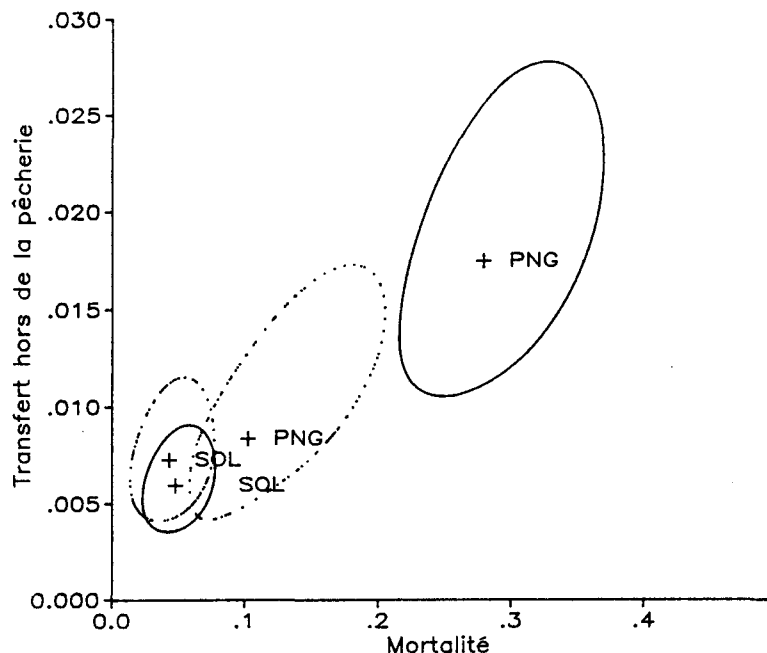
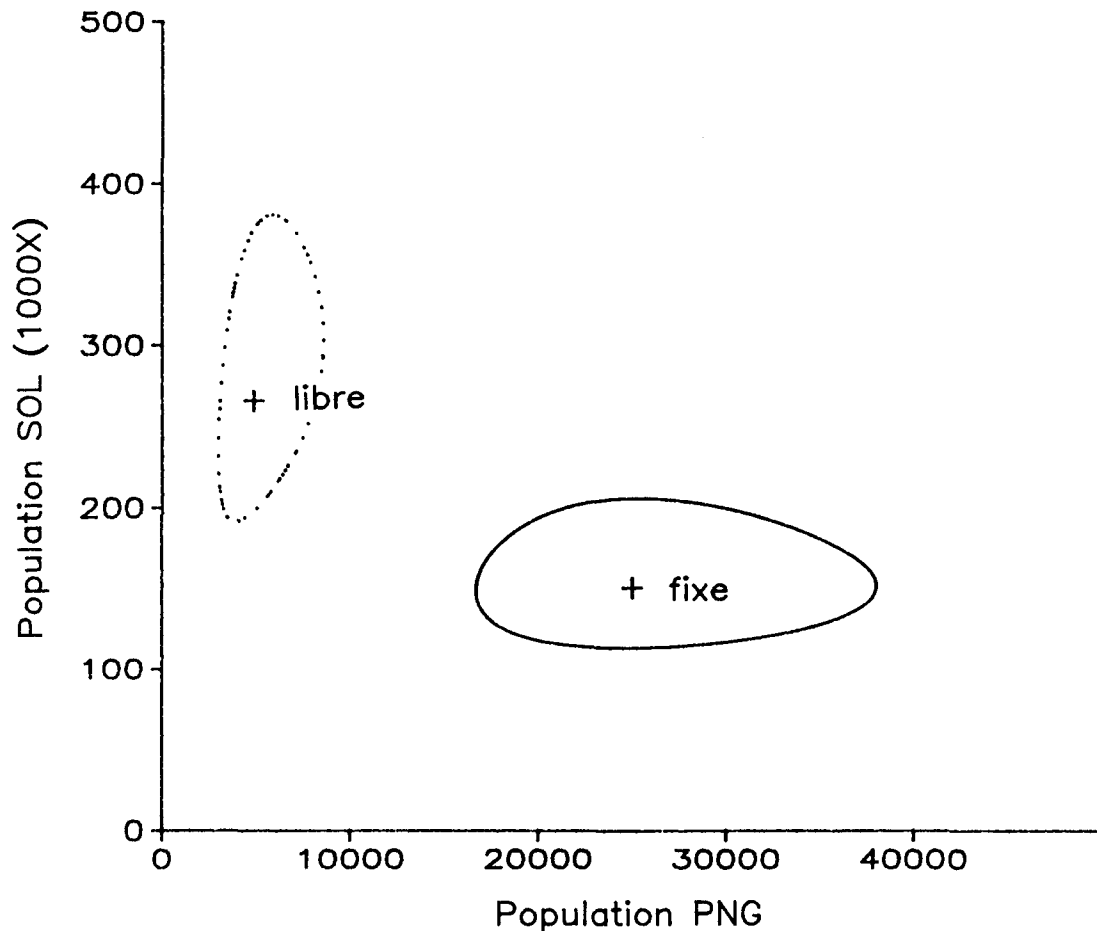


FIGURE 13. REGIONS DE CONFIANCE A 95 POUR 100 POUR LES ESTIMATIONS DE TAILLE DES POPULATIONS. Les estimations ponctuelles sont indiquées par des croix. La région figurée en trait plein résulte de l'ajustement 7 avec α et β fixes; celles en pointillés de l'ajustement 17 avec α et β libres.



4.0 COMMENTAIRES ET CONCLUSIONS

Le modèle à deux pêcheries donne une représentation correcte, et relativement parsimonieuse des taux de retour mensuels de marques pour quatre groupes de marques issues des marquages réalisés dans deux pêcheries. En termes absolus, près de 90 pour 100 de la variance totale des taux de retour mensuels sont "expliqués" par le modèle. Neuf paramètres, pouvant tous être estimés, sont nécessaires. Par contraste, le modèle précédemment employé représentait le taux mensuel de retour de marques lâchées dans une pêcherie unique, "expliquait" 63 à 95 pour 100 de la variance, et avait recours à quatre paramètres parmi lesquels deux étaient confondus.

L'incertitude pesant sur les valeurs de α et β limite la précision de toute estimation de paramètres issue d'opérations de marquage, et a fait l'objet d'un important travail d'analyse portant sur les séries statistiques exploitées dans la présente étude (Programme bonite 1981). Les chercheurs relâchent souvent des poissons marqués deux fois (voir Wetherall 1982 pour un examen de ces expériences), et introduisent des poissons marqués dans les cales des navires de pêche pour tenter d'établir des estimations indépendantes de ces deux paramètres. Comme l'a noté Paulik (1963), α et β peuvent être séparés à travers une expérience de marquage à multiple lâchers. Dans le modèle à deux pêcheries, qui constitue un cas particulier de l'expérience à multiple lâchers, α et β

sont en principe non confondus ce qui permet de livrer les premières estimations indépendantes de ces paramètres (avec limites de confiance) pour les bonites. Les estimations de α et β_2 semblent dignes de confiance, indépendantes des autres paramètres, et généralement proches des valeurs précédemment estimées par le Programme. L'estimation de β_1 semble également digne de confiance, mais se situe très en deçà de la limite inférieure (0,6) publiée par Kleiber et al. (1986). Il convient de remarquer, toutefois, qu'une version modifiée de leur modèle a permis à Kleiber et al. (1986) d'estimer le produit $\alpha \times \beta$. Ces estimations présentaient des valeurs très faibles pour les Iles Salomon et la Papouasie-Nouvelle-Guinée, de l'ordre de 0,2, et sont cohérentes avec la faible valeur de β_2 estimée par le modèle à deux pêcheries. Il apparaît clairement que de nouveaux efforts devront être consentis pour s'assurer que β est élevé, et pour obtenir des estimations indépendantes de ce paramètre au cours des futures expériences de marquage.

La forme insolite et ouverte des régions de confiance relatives aux estimations de β et $\langle P \rangle$ ou Q est difficile à interpréter. Draper et Smith (1980) soulignent que de telles formes constituent souvent la règle dans les problèmes d'estimation des paramètres de modèles non linéaires. (Pour d'autres exemples concernant les bonites, voir Sibert, Kearney et Lawson 1983.) Kendall et Stuart (1979) font également allusion à ce problème et pense qu'il trouve son origine, non pas dans une mauvaise définition des paramètres, mais dans le choix d'un modèle inapproprié pour le calcul des régions de confiance. Malheureusement, la littérature statistique ne propose aucune solution générale applicable à ce problème.

Les paramètres estimés par le nouveau modèle tendent généralement vers des valeurs proches de celles publiées par Kleiber et al. (1986) lorsque α et β sont fixés. Par exemple, les estimations de déperdition obtenues sur données de prise pour la Papouasie-Nouvelle-Guinée et les Salomon s'établissent à 0,39 et 0,07 respectivement, à comparer aux valeurs publiées égales à 0,38 et 0,15. Toutefois, les estimations de paramètres diffèrent totalement lorsque α et β sont libres, reflétant la faible valeur estimée de β_2 . Les statistiques qui en dérivent se comportent évidemment de la même manière.

La caractéristique la plus importante du nouveau modèle est la prise en compte explicite de l'émigration et de l'immigration parmi les composantes de la déperdition et de la croissance. Les résultats portant sur les deux pays étudiés indiquent que la migration intervient faiblement dans la déperdition et que la plupart des bonites marquées meurent dans le pays de marquage. Cette caractéristique facilite également le calcul d'un paramètre d'interaction entre pêcheries, à partir des paramètres de transfert T_{12} et T_{21} . Pour les données étudiées en exemple, ces paramètres d'interaction ont des valeurs très faibles, de l'ordre de -0,1 pour 100. Ainsi, un faible rapport sur mortalité étant faible, la prise dans un pays a peu d'effet sur la prise dans l'autre pays. Le faible niveau d'interaction estimé par le modèle à deux pêcheries est cohérent avec les résultats antérieurs du Programme thonidés, et s'explique, en grande partie, par la distance relativement importante qui sépare les deux pêcheries.

Peu de séries statistiques du Programme thonidés étant exploitables par le modèle, ce dernier peut apparaître limité dans ses applications. (L'auteur serait heureux de pouvoir tester le modèle sur des séries

appropriées communiquées par les lecteurs intéressés.) Toutefois, les résultats indiquent qu'il est possible d'appliquer le modèle à des marques lâchées dans une pêcherie unique et récupérées dans deux pêcheries. Cette possibilité n'a pas été testée de manière extensive, mais les résultats présentés au tableau 2 indiquent qu'une telle approche pourrait être couronnée de succès. La mise à contribution du modèle pour élaborer les opérations de marquage destinées à résoudre les questions posées par l'interaction entre deux pêcheries constitue sans doute une application plus prometteuse.

Plusieurs extensions du modèle à deux pêcheries peuvent être envisagées. En premier lieu, la structure du modèle telle qu'elle est présentée dans les équations 5, 10, et 17, peut être facilement généralisée à un nombre arbitraire de pêcheries. Bien que le système d'équations différentielles linéaires puisse être soluble, les problèmes posés par l'estimation d'un nombre élevé de paramètres seraient considérables. D'autre part, les résultats de la présente étude indiquent que les coefficients de transfert sont égaux, c'est-à-dire $T_{12}=T_{21}$, ce qui suggère qu'un modèle de diffusion pourrait être employé. Pour ces deux approches, toutefois, il pourra être difficile de trouver les séries statistiques nécessitées par le modèle. En troisième lieu, une méthode d'analyse de la corrélation entre les estimations de paramètres pourrait être développée de plusieurs manières, soit par l'algorithme de Nelder-Mead, soit par approximation numérique des dérivées partielles requises. Une telle information contribuerait largement à l'évaluation des relations entre paramètres.

BIBLIOGRAPHIE

- ARGUE, A.W. et R.E. KEARNEY (1982). An assessment of the skipjack and baitfish resources of Solomon Islands. Programme d'étude et d'évaluation des stocks de bonites, Rapport final No.3, Commission du Pacifique Sud, Nouméa, Nouvelle-Calédonie, x + 73 pp. (Conclusions traduites en français.)
- ARROWSMITH, D.K. et C.M. PLACE (1982). Ordinary differential equations: a qualitative approach with applications. Chapman and Hall, Londres, 252 pp.
- BROWNLEE, K.A. (1965). Statistical theory and methodology in science and engineering. Deuxième édition. John Wiley and Sons, Inc., New York, 590 pp.
- DRAPER, N.R. et H. SMITH (1980). Applied regression analysis. Deuxième édition. John Wiley and Sons, Inc., New York, 709 pp.
- JOSEPH, J. et T.P. CALKINS (1969). Population dynamics of the skipjack tuna (Katsuwonus pelamis) of the eastern Pacific Ocean. Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin 13:1-273.
- KEARNEY, R.E. (1985). Evaluation des ressources du Pacifique central et occidental en bonites et en appâts : résumé du Programme d'étude et d'évaluation des stocks de bonites. Commission du Pacifique Sud, Nouméa, Nouvelle-Calédonie, 37 pp.
- KENDALL, M. et A. STUART (1979). The advanced theory of statistics. Volume 2. Inference and relationship. Quatrième édition. Griffin and Company, Londres, Angleterre, x + 748 pp.
- KLEIBER, P., A.W. ARGUE et R.E. KEARNEY (1986). Evaluation des ressources en bonites (Katsuwonus pelamis) du Pacifique central et occidental par l'estimation du stock permanent et des composantes du renouvellement de la population d'après les données de marquage. Programme d'évaluation des thonidés et marlins, Rapport technique No.8, Commission du Pacifique Sud, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.
- KLEIBER, P., J.R. SIBERT et R.S. FARMAN (manuscrit). Performance of a procedure for analysing tag returns evaluated by numerical simulation. Programme d'évaluation des thonidés et marlins, Rapport technique, Commission du Pacifique Sud, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.
- KLEIBER, P., A.W. ARGUE, J.R. SIBERT et L.S. HAMMOND (1984). A parameter for estimating interaction between fisheries for skipjack tuna (Katsuwonus pelamis) in the western Pacific. Programme d'évaluation des thonidés et marlins, Rapport technique No.12, Commission du Pacifique Sud, Nouméa, Nouvelle-Calédonie, v + 11 pp.
- NELDER, J.A. et R. MEAD (1965). A simplex method for function minimization. Computer Journal 7:308-313.

PAULIK, G.J. (1963). Estimates of mortality rates from tag recoveries. Biometrics 19:28-57.

PROGRAMME BONITE (1981). Incidence des méthodes de marquage des bonites sur les récupérations ultérieures de marques. Document de travail No.8. Treizième conférence technique régionale des pêches, 24-28 août 1981, Commission du Pacifique Sud, Nouméa, Nouvelle-Calédonie, Commission du Pacifique Sud, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

PROGRAMME THONIDES (1984). An assessment of the skipjack and baitfish resources of Papua New Guinea. Programme d'évaluation des stocks de bonites, Rapport final No.12, Commission du Pacifique Sud, Nouméa, Nouvelle-Calédonie, x + 91 pp. (Conclusions traduites en français.)

SCHNUTE, J. et D. FOURNIER (1980). A new approach to length-frequency analysis: growth structure. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 37(9):1337-1351.

SIBERT, J.R., R.E. KEARNEY et T.A. LAWSON (1983). Variation in growth increments of tagged skipjack (Katsuwonus pelamis). Programme d'évaluation des thonidés et marlins, Rapport technique No.10, Commission du Pacifique Sud, Nouméa, Nouvelle-Calédonie, vii + 43 pp.

WETHERALL, J.A. (1982). Analysis of double-tagging experiments. Fishery Bulletin 687-701.