



# Modélisation hiérarchique bayésienne pour l'évaluation des populations de thonidés : intérêts et limites de la prise en compte de distributions a priori informatives

Maximilien Simon

## ► To cite this version:

Maximilien Simon. Modélisation hiérarchique bayésienne pour l'évaluation des populations de thonidés : intérêts et limites de la prise en compte de distributions a priori informatives. Agronomie. AgroParisTech, 2012. Français. NNT : 2012AGPT0080 . pastel-01069066

HAL Id: pastel-01069066

<https://pastel.hal.science/pastel-01069066>

Submitted on 26 Sep 2014

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



## Doctorat ParisTech T H È S E

pour obtenir le grade de docteur délivré par

**L’Institut des Sciences et Industries  
du Vivant et de l’Environnement**

**(AgroParisTech)**

**Spécialité : Écosystèmes et sciences agronomiques**

**Écologie halieutique**

*présentée et soutenue publiquement par*

**Maximilien SIMON**

le 11 décembre 2012

### **Modélisation hiérarchique bayésienne pour l'évaluation des populations de thonidés : intérêts et limites de la prise en compte de distributions a priori informatives**

Directeur de thèse : Jean-Marc FROMENTIN

Co-encadrement de la thèse : Marie-Pierre ETIENNE, Daniel GAERTNER

#### **Jury**

M. Paul MARCHAL, Cadre de recherches, IFREMER  
M. Etienne PREVOST, Chargé de recherches, INRA  
M. Didier GASCUEL, Professeur, Agrocampus Ouest  
M. Francis LALOE, Directeur de recherches, IRD  
M. Pascal MONESTIEZ, Directeur de recherches, INRA  
M. Jean-Marc FROMENTIN, Cadre de recherches, IFREMER  
Mme Marie-Pierre ETIENNE, Maître de Conférences, AgroParisTech  
M. Daniel GAERTNER, Chargé de recherches, IRD

Rapporteur  
Rapporteur  
Examinateur  
Examinateur  
Examinateur  
Directeur de thèse  
Co-directrice de thèse  
Co-directeur de thèse



---

## Préambule

Cette thèse a été financée par le Ministère de l'Agriculture et de l'Agroalimentaire et de la Forêt dans le cadre d'une Formation Complémentaire par la Recherche soutenue par l'École Nationale du Génie Rurale des Eaux et des Forêts (AgroParisTech-ENGREF).

La structure d'accueil pour ces travaux a été le laboratoire Ressources Halieutiques (RH) de l'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), au sein de l'Unité Mixte de Recherches Écosystèmes Marins Exploités (UMR-EME, Sète). L'IFREMER, l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) ainsi que le groupe Environnement de la Société Française De Statistiques (SFDS) ont apporté un soutien financier pour la valorisation des travaux de recherche.

Une période d'embarquement en mer a eu lieu au cours de cette thèse à bord d'un thonier senneur (armement Giordano, Sète), afin de suivre la pêche au thon rouge en Méditerranée (mai-juin 2011). Cette mission a permis l'acquisition de données sur la relation entre trajectoire, prise d'information et activités du navire.

## Résumé

La modélisation de la dynamique des populations de thons et grands pélagiques pour l'évaluation des stocks est confrontée à deux enjeux majeurs. (1) L'hypothèse forte de proportionnalité entre Captures Par Unité d'Effort de pêche (CPUE) et l'abondance des stocks. Les CPUE des pêcheries commerciales sont en effet les seules mesures relatives de biomasse utilisées pour l'évaluations des stocks de thons et grands pélagiques, malgré leur manque de représentativité de l'abondance de ces populations. (2) Le manque de données informatives pour modéliser la relation Stock-Recrutement (SR) ce qui conduit à utiliser des contraintes sur la "steepness" de cette fonction.

Nous examinons comment l'introduction d'informations indépendantes des pêcheries commerciales dans les modèles pour l'évaluation des stocks thoniens permet de lever l'hypothèse de capturabilité constante et de mieux justifier le choix de la steepness de la relation SR. Le cadre statistique bayésien autorise la prise en compte d'informations supplémentaires via des distributions *a priori* informatives (priors). Cette thèse examine donc les possibilités d'élicitation de priors informatifs pour des paramètres démographiques et des paramètres liés à la capturabilité des engins de pêche, ainsi que l'utilisation de ces priors dans un modèle global. Les cas d'études sont les stocks de thon rouge (*Thunnus thynnus*) et d'albacore (*Thunnus albacares*) de l'Atlantique.

La grande variabilité naturelle des taux de mortalités pré-recrutement pose des limites à l'utilisation des seuls traits d'histoire de vie pour l'élicitation de priors pour des paramètres démographiques. Par ailleurs, la relation SR pour les thoniidés est remise en question par une valeur de steepness proche de 1. Il apparaît que des priors informatifs sur la capturabilité dans un modèle hiérarchique global permettent de réduire les incertitudes dans le diagnostic sur l'état d'un stock thonier. Nous montrons ainsi que le diagnostic sur le stock Atlantique d'albacore est plus pessimiste qu'attendu la tendance à la hausse des capturabilités des principaux engins de pêche est prise en compte. L'élicitation de priors présente donc un fort intérêt pour utiliser des informations supplémentaires et extérieures aux CPUE et améliorer la perception de l'état des stock thoniens.

## Abstract

Modelisation of the population dynamics of tunas and tuna like species for stock assessment is facing two issues. (1) The hypothesis of proportionality between Catch Per Unit Effort (CPUE) and abundance (constant catchability). CPUEs from commercial fisheries appear to be the only relative measure of abundance in spite of their lack of representativity of the abundances of the populations. (2) The lack of informative data for the modelisation of the Stock-Recruit (SR) relationship, which leads to constraint this function on its steepness.

The introduction of fisheries-independent sources of information is investigated in order to relax the assumption of constant catchability and to provide better justification of steepness choice for the SR relationship. The Bayesian statistical framework allows the consideration of additional information *a priori* via informative distributions (priors). This work investigate the elicitation of informative priors for demographic parameters and parameters related to the catchability of fishing gear, as well as the use of these priors into a surplus production model. The cases of the Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) and of the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) were taken as examples.

The large natural variability of pre-recruits mortality rates limits the use of life history traits for eliciting priors for demographic parameters. In addition, the SR relationship for tuna is challenged by a steepness value close to 1. It appears that informative priors on catchability parameters, in a hierarchical surplus production model, reduce uncertainties in the diagnosis on the status of tuna stocks. We show that the status of the Atlantic yellowfin tuna stock is more critical taking into account upward trends in the main fishing gears catchabilities. We conclude that prior elicitation is a reliable tool to take into account additionnal information and to improve tunas stock assessment

---

# Table des matières

---

<b>Table des matières</b>	<b>iii</b>
<b>Table des figures</b>	<b>vi</b>
<b>Liste des tableaux</b>	<b>ix</b>
<b>1 Introduction</b>	<b>1</b>
1.1 Statut et gestion des populations de thons et grands pélagiques . . . . .	3
1.1.1 Les pêcheries thonières . . . . .	3
1.1.2 Techniques de pêche . . . . .	4
1.1.3 État de santé des stocks thoniers . . . . .	4
1.1.4 Cas d'études . . . . .	5
1.1.5 Gestion des stocks de thons et grands pélagiques . . . . .	6
1.1.6 Points de référence et recommandations de gestion . . . . .	7
1.2 Méthodes pour l'évaluation des stocks thoniers . . . . .	8
1.2.1 Modèles structuraux ou approche analytique . . . . .	8
1.2.2 Modèles stock-recrutement . . . . .	9
1.2.3 Modèles globaux ou de production de biomasse . . . . .	10
1.3 Objectifs de la thèse . . . . .	12
1.3.1 Prendre en compte des informations supplémentaires dans le modèle SR . . . . .	12
1.3.2 Lever l'hypothèse de capturabilité constante . . . . .	13
1.4 L'approche bayésienne . . . . .	15
1.4.1 Principe de l'inférence bayésienne . . . . .	15
1.4.2 Intérêts de l'approche bayésienne . . . . .	15
<b>2 Élicitation de distributions a priori pour des paramètres démographiques.</b>	<b>21</b>
2.1 Quels paramètres pour des priors informatifs dans une dynamique de population halieutique? . . . . .	22
2.1.1 Modèles globaux . . . . .	22
2.1.2 Steepness de la relation stock-recrutement . . . . .	23
2.1.3 Mortalités naturelles . . . . .	24
2.1.4 Objectifs de ce chapitre . . . . .	24
2.2 Article 1: Effects of stochasticity in early life history on steepness and population growth rate estimates: an illustration on Atlantic bluefin tuna .	25
2.2.1 Introduction . . . . .	26
2.2.2 Materials and method . . . . .	27

2.2.3	Results . . . . .	35
2.2.4	Discussion . . . . .	41
2.3	Conclusion et résultats complémentaires . . . . .	47
2.3.1	Perspectives . . . . .	47
2.3.2	Quel prior informatif pour la capacité biotique ? . . . . .	47
<b>3</b>	<b>Modèles stochastiques d'observation : prise en compte d'informations a priori pour la capturabilité.</b>	<b>49</b>
3.1	Les processus d'observation dans les modèles d'évaluation de stocks . . . . .	50
3.1.1	Modélisation des processus d'observation . . . . .	50
3.1.2	Quels priors pour les paramètres des modèles d'observation ? . . . . .	51
3.1.3	Problématique de ce chapitre . . . . .	52
3.2	Intérêts de priors informatifs dans le processus d'observation d'un modèle de production de biomasse . . . . .	53
3.2.1	Matériel et méthode . . . . .	53
3.2.2	Résultats . . . . .	55
3.2.3	Discussion . . . . .	59
3.3	Élicitation de priors informatifs par avis d'experts pour les capturabilités des pêcheries d'albacore en Atlantique . . . . .	61
3.3.1	Introduction . . . . .	61
3.3.2	Méthode . . . . .	63
3.3.3	Résultats . . . . .	63
3.3.4	Discussion . . . . .	64
<b>4</b>	<b>Mise en œuvre de priors informatifs dans un modèle de production de biomasse</b>	<b>69</b>
4.1	Introduction . . . . .	70
4.1.1	Bilan sur les priors informatifs . . . . .	70
4.1.2	Évaluation du stock Atlantique d'albacore . . . . .	70
4.1.3	Objectifs . . . . .	70
4.2	<b>Article 2 : How critical is the status of the Atlantic yellowfin tuna stock ?</b>	
	A diagnosis conditioned on catchability trends over time . . . . .	72
4.2.1	Introduction . . . . .	73
4.2.2	Materials and method . . . . .	74
4.2.3	Results . . . . .	79
4.2.4	Discussion . . . . .	87
4.3	Conclusions . . . . .	91
<b>5</b>	<b>Discussion générale</b>	<b>93</b>
5.1	Principales contributions . . . . .	94
5.2	Perspectives . . . . .	96
5.2.1	Quelles sources d'information pour l'évaluation des stocks thoniens ?	96
5.2.2	Développer l'approche bayésienne pour les évaluations de stocks thoniens . . . . .	97
5.3	Conclusion . . . . .	100
<b>Bibliographie</b>		<b>101</b>
<b>A Codes R et JAGS</b>		<b>119</b>
A.1	Elicitation de priors pour $M_0$ , $r$ et $h$ . . . . .	120
A.2	Modèle de production de biomasse avec progression géométrique de la capturabilité . . . . .	124

---

<b>B Contributions à des colloques et groupes de travail</b>	<b>127</b>
B.1 Investigating the population growth rate from biological information . . . . .	128
B.2 Investigating the performances of a Bayesian biomass dynamic model with informative priors on Atlantic Bluefin tuna . . . . .	129

---

# Table des figures

---

1.1	Captures mondiales des principales espèces de thonidés en milliers de tonnes, d'après FranceAgrimer et la FAO . . . . .	3
1.2	Principales techniques de pêche thonières: pêche à la senne tournante (gauche), pêche à la palangre (centre) et pêche à la canne (droite) . . . . .	4
1.3	Carte des ORGP en charge de populations de thons et espèces apparentées. CICTA Commission internationale pour la conservation des thonidés de l'Atlantique ; CTOI Commission des thons de l'océan Indien ; CPPOC Commission des pêches pour le Pacifique occidental et central ; CIATT Commission interaméricaine du thon tropical ; CCSBT Commission pour la conservation du thon rouge du sud. Source : <a href="http://ec.europa.eu/fisheries/cfp/international/rfmo/index_fr.htm">http://ec.europa.eu/fisheries/cfp/international/rfmo/index_fr.htm</a> . . . . .	6
1.4	Exemple de relation Stock-Recrutement de type Beverton et Holt, contrainte par le choix de 3 valeurs de steepness (0.5,0.75,0.95). . . . .	10
1.5	Exemples d'évolution de la productivité d'un stock en fonction de sa biomasse pour différents modèles de production de biomasse : modèle de Schaefer, modèle de Fox-Garrod, modèle généralisé avec différentes valeurs du paramètre de forme $m$ . . . . .	11
1.6	CPUE et captures totales d'après Polacheck (2006) . . . . .	13
2.1	Overview of daily mortality rates and $M_0$ with comparisons to other species (a) Distributions of daily mortality rates over 30 days after fertilization. Fine vertical grey lines represent the range between 5 and 95% quantiles, thick grey lines the interquartile range. Points represent observed mortality rates of scombrids larvae : • tunas (field observations), * mackerel (field observations) , □ tunas (rearing observations). (b) Boxplots of cumulative mortality rates over 15 days after fertilization, comparison with cumulative mortality 180 days after fertilization. (c) Estimated distribution for bluefin tuna. Comparison on x-axis to of 4 small pelagic species. . . . .	36
2.2	Boxplots of mean contribution to reproduction in number of oocytes . . . . .	37
2.3	Population growth rate $r$ plotted in relation to age 0 mortality rate with marginal distributions of each parameter represented along respective axes. . . . .	38
2.4	Relationships between stock-recruit quantities, steepness and $M_0$ (a) Steepness $h$ plotted in relation to age 0 mortality rate (b) Steepness $h$ plotted in relation to recruits per spawning biomass $\alpha$ . (c) $\alpha$ plotted in relation to $M_0$ (d) $h$ plotted in relation to spawning biomass per recruit $W_{bpr}$ . Marginal histogram of each parameter is represented along respective axes. . . . .	39

2.5	Steepness $h$ (left panel) and population growth rate $r$ (right panel) plotted in relation to different distributions of $M_0$ (age 0 mortality rate). (a-e) the whole distribution of $M_0$ (mean 13.4 and CV 35%) (b-f) a simulated Gaussian distribution with mean equal 12.5 ( median value of the whole distribution) and CV=10% (c-g) Gaussian distribution with mean equal to 18.5 and CV=10% (d-h) Gaussian distributions with mean equal to 21.5 and CV=10%. . . . .	40
2.6	Distributions of the steepness ( $h$ ) and the population growth rate ( $r$ ) obtained with an acceptance-rejection procedure to limit $r$ range to $[0, +\infty[$ and $h$ range to $[0.2, 1[$ . . . . .	41
2.7	Comparison between cumulative early mortality including or not variance of McGurk's log-regressions. (a) Sample cumulative mean mortality rates $\mu_{Md(x)}$ from 1 to 8 days after fertilization, $\mu_{Md(x)} = a + b \log(w_d(x))$ for $w_d < 0.00504$ and $\mu_{Md(x)} = a' + b' \log(w_d(x))$ for $w_d > 0.00504$ (b) Sample cumulative mortality rates $Md(x)$ from 1 to 8 days after fertilization, taking into account $Z_\sigma$ and $Z_{\sigma'}$ the estimated variances around McGurk's log-regressions. . . . .	43
3.1	CPUE simulées avec les modèles I, II et III. En noir CPUE de la flotte $a$ et en gris CPUE de la flotte $b$ ; (a) Les capturabilités $q_a(t)$ et $q_b(t)$ suivent une progression géométrique. (b) $q_a(t)$ et $q_b(t)$ sont constants par morceaux avec un saut respectivement au temps $T_a = 8$ et $T_b = 25$ . (c) $q_a(t)$ suit une marche aléatoire et $q_b(t)$ est constant dans le temps. . . . .	54
3.2	Série temporelle des biomasses simulées (rouge) et distributions <i>a posteriori</i> des biomasses estimées (trait plein médiane, pointillés quantiles 5 et 95%) ré-estimées à partir des CPUE et de priors informatifs. Les graphes (a), (c) et (e) correspondent respectivement aux modèles I, II et III pour le scénario d'inférence A (priors non informatifs); (b), (d) et (f) modèles I, II et III dans le scénario d'inférence B (priors informatifs) . . . . .	57
3.3	Evolution temporelle des capturabilités <i>a posteriori</i> (trait plein médiane, pointillés quantiles 5 et 95%) et capturabilités simulées (rouge). Modèles I, II et III, panneau A : ré-estimations de $q_a$ et $q_b$ avec des priors non-informatifs. Modèles I, II et III, panneau B : ré-estimations de $q_a$ et $q_b$ avec des priors informatifs. . . . .	58
3.4	Évolutions temporelles des capturabilités (points noirs) données par différents experts pour (A) les palangriers, (B) les senneurs et (C) les canneurs. Les courbes grises sont des exemples de progressions géométriques avec des taux d'augmentation annuels de +1% à +5%. Les aires grises représentent les évolutions temporelles des capturabilités recalculées à partir des priors élaborés pour $\alpha_i$ dans le cas E1 (quantiles [5-95]%, médiane en noir). . . . .	65
3.5	Distribution élaborées <i>a priori</i> des taux de progression géométrique des capturabilités des trois engins de pêche ciblant l'albacore. En noir, priors dans le cas d'élaboration E1, en rouge dans le cas E2 . . . . .	66
4.1	Diagrammes de Kobé en 2010 pour le stock Atlantique d'albacore, à gauche modèle ASPIC, à droite avec la VPA. Ces graphes sont construits à partir de l'ensemble des runs de chaque modèle. L'incertitude par rapport au modèle utilisé est estimée par bootstrap, les points gris représentant les médianes (d'après Anonymous, 2011) . . . . .	71
4.2	Atlantic yellowfin tuna Catch Per Unit of Effort (CPUE) from 1970 to 2010. (a) Standardized CPUE of the Japanese longliners fleet. (b) CPUE of European purse seiners fleet. (c) Standardized CPUE of the European baitboats fleet . . . . .	75
4.3	Atlantic yellowfin tuna catch (tons) from 1970 to 2010 . . . . .	76

4.4	Barplots (means, 20% and 80 % quantiles) of $MSY$ , stock biomass at $MSY$ ( $B_{MSY}$ ) and fishing mortality at $MSY$ ( $F_{MSY}$ ) <i>a posteriori</i> for the 24 runs of the sensitivity analysis and comparison with estimates of the SCRS YFT stock assessment ("Ref"). A, B & C for Schaefer model ; D, E & F for Fox model. . . . .	80
4.5	Kobe plot of the current Atlantic YFT stock status for the 24 runs of the sensitivity analysis with (A) the Schaefer model and (B) the Fox model. Red point is the situation according to the YFT stock assessment report. Horizontal and vertical lines represent quantiles 40 and 60% of $B_{2010}/B_{MSY}$ and $F_{2010}/F_{MSY}$ respectively. . . . .	81
4.6	Catchability trajectories given by experts for the longline (A), purse-seine (B) and baitboat (C) fleets and superimposition with power functions (grey curves) with rates of change ranging from +1% to +5%. In grey are represented the catchability curves ([5-95%]) obtained using the gamma distribution elicited for $\alpha_i$ . . . . .	84
4.7	Prior (dotted lines) and posterior (solid lines) distributions of $\alpha_{ll}$ , $\alpha_{ps}$ and $\alpha_{bb}$ . (a) Left panel run E1. (b) Right panel : run E2 . . . . .	85
4.8	Kobe plot with trajectories of the YFT stock between 1970 and 2010 for runs E1 (A panel) and E2 (B panel) in Schaefer (grey) and Fox (blue) models. Horizontal and vertical lines represent quantiles 40 and 60 % of $B_{2010}/B_{MSY}$ and $F_{2010}/F_{MSY}$ respectively. Red point is the situation according to the YFT stock assessment report. . . . .	86

---

# Liste des tableaux

---

2.1	Instantaneous and cumulative mortality rates of YOY tunas and small pelagic species. Age is indicated in days post-hatching or days post exogenous feeding (dpef) . . . . .	30
2.2	Parameters and references used for computation of steepness and population growth rate of bluefin tuna population. Probability distribution functions are given for parameters defined as random variables. . . . .	31
2.3	Summary statistics of estimated demographic quantities for bluefin tuna population. . . . .	37
2.4	Summary statistics of estimated demographic quantities for bluefin tuna population obtained with the acceptance-rejection procedure. . . . .	41
3.1	Exemples de méthodes utilisées pour décrire des variations temporelles de capturabilité d'après Wilberg et al. (2009) . . . . .	51
3.2	Valeurs des paramètres utilisés pour les simulations des biomasses et CPUE dans les modèles I,II et III. . . . .	55
3.3	Distributions <i>a priori</i> des paramètres des modèles d'observation I, II et III pour les scénarios d'inférence A et B. Les cases grisées indiquent l'utilisation d'un prior plus informatif pour le scénario B. $\Gamma$ est la loi gamma et IG est la loi Inverse-Gamma ; Les quartiles des lois gammes <i>a priori</i> informatives sont respectivement [0.97,0.98]* et [1.02,1.03]** ; . . . . .	56
3.4	RMSD entre les biomasses <i>a posteriori</i> estimées par les modèles I,II et III et les biomasses simulées (médianes sur les 50 simulations). Gain moyen sur les RMSD pour 50 simulations. Dans le scénario B, on fait l'hypothèse que des priors informatifs sont disponibles pour certains paramètres $\theta$ du modèle d'observation. . . . .	57
4.1	Priors of the surplus production model parameters. <sup>1</sup> Sensitivity analysis runs, <sup>2</sup> Expert prior runs . . . . .	77
4.2	Definitions of the Maximum Sustainable Yield ( $MSY$ ), fishing mortality at $MSY$ ( $F_{MSY}$ ) and biomass at $MSY$ ( $B_{MSY}$ ) in Schaefer and Fox biomass production models. . . . .	77
4.3	Median values of the posterior distributions of $\alpha_{LL}$ , $\alpha_{PS}$ & $\alpha_{BB}$ with Schaefer's population model. Bold types indicate when $\alpha_i$ is given prior to the inference. Red, yellow and green cells refer to the current situation of the stock according to the Kobe plot for Schaefer's model <sup>1</sup> and Fox's model <sup>2</sup> . . . . .	82

- 4.4 Fox's model predictive capabilities while removing all CPUE from the dataset for the last 4 years. Root Mean Square Deviations (RMSD) between observations and predictions are given per fishing fleet. \*Total numbers of observed CPUE outside the range [5-95]% of the posterior predictive distributions . . . . 87

---

## **Chapitre 1**

---

### **Introduction**

---



Avec l'aimable autorisation de Guillaume Long.

## 1.1 Statut et gestion des populations de thons et grands pélagiques

### 1.1.1 Les pêcheries thonières

L'exploitation des thons et espèces apparentées (espadons, marlins) s'est considérablement développée durant la seconde moitié du XXe siècle. Depuis 1950, l'essor des pêcheries industrielles thonières a ainsi contribué à multiplier par 9 les captures totales atteignant près de 6 millions de tonnes en 2008 (source : FAO). Ce développement a eu lieu au niveau mondial et ces espèces ont actuellement une forte importance alimentaire et économique. La majorité des prises provient des océans Pacifique et Indien (70% et 20% des captures totales). L'océan Atlantique et la Méditerranée contribuent pour le reste des captures. Le listao (*Katsuwonus pelamis*) et l'albacore (*Thunnus albacares*) sont les deux espèces les plus pêchées avec respectivement 2.6 et 1.1 millions de tonnes en 2009, soit 85% des prises mondiales de thons (figure 1.1). Les pays exploitant les thonidés sont nombreux, les pays asiatiques étant dominant en terme de quantités capturées. Le Japon qui a longtemps été de loin le principal producteur de thon est aujourd'hui rattrapé par l'Indonésie, ces 2 pays ayant capturés en 2009 un peu plus de 450 000 tonnes de thons chacun.

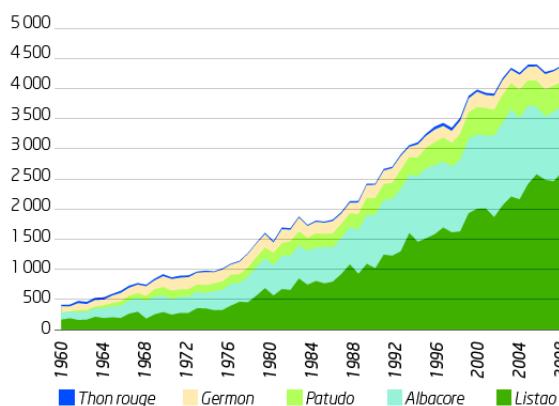


FIGURE 1.1: Captures mondiales des principales espèces de thonidés en milliers de tonnes, d'après FranceAgriMer et la FAO

Les flottilles communautaires pour la pêche thonière sont déployées principalement dans les océans Indien et Atlantique. D'après la FAO, l'Espagne est le premier pays européen en volume de captures totales de thons (250 000 tonnes en 2009), suivi par la France (91 000 tonnes en 2009). Les pêcheries de thons tropicaux ont lieu dans le cadre d'accords de pêche bilatéraux entre l'Union européenne et des pays tiers. La flotte thonière externe, i.e. navires communautaires pêchant dans les Zones Économiques Exclusives (ZEE) de pays tiers, fournit ainsi plus de 90% des captures thonières totales de l'UE (<http://agritrade.cta.int/fr>).

La pêche thonière française se répartie en 3 catégories : thon tropical (frais congelé et conserves), germon frais (*Thunnus alalunga*) et thon rouge (*Thunnus thynnus*). Les captures de thons tropicaux par les armements français sont actuellement d'environ 100 000 tonnes par an (FranceAgriMer). La grande majorité de ces prises est débarquée directement dans les pays transformateurs (Seychelles, Côte d'Ivoire). L'importation des produits transformés se fait par l'intermédiaire de régimes de préférences douanières (accord de Cotonou révisé). La pêche du germon a lieu principalement dans le Golfe de Gascogne, la majorité des captures étant destinée à la conserverie. Les prises de germon sont en baisse avec un total de 1000 tonnes en 2009. Enfin, la France bénéficie d'un quota de pêche pour le thon rouge (958 tonnes en 2012). Celui-ci est attribué dans sa plus grande partie aux

senneurs méditerranéens dont les captures sont exportées pour l'embouche à destination du marché japonais. Une petite partie du quota est réservée aux petits métiers (ligneurs) qui fournissent le marché frais local.

### 1.1.2 Techniques de pêche

La pêche à la senne tournante est l'engin de pêche avec lequel la moitié des captures mondiales sont réalisées. Cette technique de pêche consiste à encercler rapidement un banc avec un filet (la senne) puis à refermer ce filet par le bas (figure 1.2). La palangre est le second engin de pêche le plus utilisé ; il s'agit d'un engin de pêche dormant consistant en une ligne munie de nombreux hameçons, maintenue à une profondeur intermédiaire par des flotteurs. Enfin, la pêche à la canne est une technique de pêche utilisée pour les thons de petite et moyenne tailles ; elle consiste à utiliser un grand nombre de lignes depuis un bateau qui se place à proximité immédiate d'un banc de thon en surface.

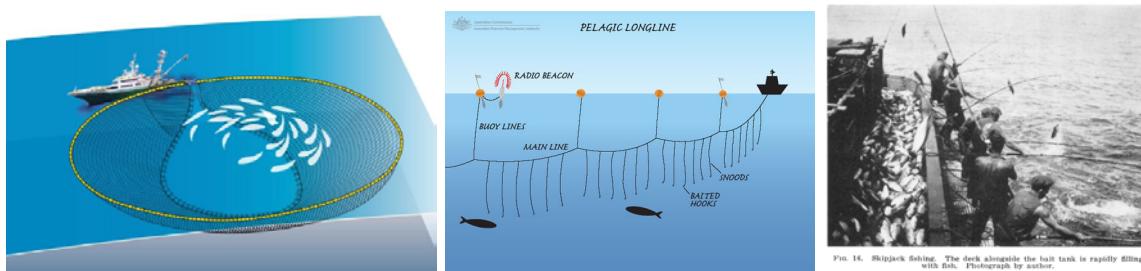


FIGURE 1.2: Principales techniques de pêche thonières : pêche à la senne tournante (gauche), pêche à la palangre (centre) et pêche à la canne (droite)

### 1.1.3 État de santé des stocks thonières

Dans ce document, le terme de population désignera un ensemble d'individus d'une même espèce occupant un écosystème commun ; le stock au sens halieutique est une fraction d'une population exploitable par la pêche (Hilborn and Walters, 1991). Les populations de thons et d'espèces apparentées montrent globalement des niveaux d'abondance en diminution depuis les débuts des pêcheries industrielles. La compréhension de l'impact de la pêche sur ces stocks reste imprécise et les diagnostics sur l'état de ces populations varient selon les études et indicateurs utilisés.

D'après les estimations de stocks fournies par les Organisations Régionales de Gestion de la Pêche (ORGPs), 52% des stocks de thons sont à des niveaux d'abondance satisfaisants, 30% sont sur-exploités et 7% dans une situation intermédiaire (Anonymous, 2012). Cependant, les travaux récents de Juan-Jordá et al. (2011) montrent, en analysant les évaluations de 24 stocks de thonidés, que l'ensemble de ces stocks aurait décliné en moyenne de 60% depuis 1950 (diminution de biomasse calculée par rapport à la valeur initiale estimée des séries temporelles de biomasse). D'après cette étude, le déclin moyen des thons tropicaux est estimé à 59% contre 80% pour les populations de thons tempérés. Les stocks tropicaux semblent avoir montré une résistance plus importante à des niveaux de captures élevés ce qui pourrait être lié à une productivité plus forte (Fromentin and Fonteneau, 2001). Cependant, des stocks tropicaux atlantiques tels que le thon obèse (*Thunnus obesus*) et l'albacore semblent avoir atteint leurs limites d'exploitation durable. Toute augmentation de l'exploitation de ces stocks est donc susceptible d'affecter leur capacité à se renouveler.

Des déclins très marqués ont été constatés pour les espèces de thons tempérés à forte valeur ajoutée : thon rouge du Pacifique (*Thunnus orientalis*), thon rouge de l'Atlantique et thon rouge du Sud (*Thunnus maccoyii*). Selon les critères de l'IUCN (International

Union for Conservation of Nature), ces deux espèces pourraient être classées sur la liste rouge des espèces menacées et font l'objet de plans de reconstitution (Collette et al., 2011).

On remarque ici la difficulté de juger du déclin des stocks de thons dans un contexte scientifique et médiatique où certaines espèces comme le thon rouge de l'Atlantique sont devenues emblématiques des problèmes de gestion des stocks halieutiques (Fromentin, 2010). De plus, la diversité des métriques utilisées pour décrire le déclin de ces populations (e.g. définition de l'état "vierge" d'un stock) n'est pas sans poser problème pour dégager un consensus scientifique sur l'état de santé des stocks thoniens.

#### 1.1.4 Cas d'études

Les 2 stocks thoniens qui seront pris comme cas d'études dans cette thèse sont les stocks de thon rouge et de thon albacore dans l'océan Atlantique. Ces deux stocks sont évalués et gérés par l'ICCAT (Commission Internationale pour la Conservation des Thonidés de l'Atlantique).

##### Le thon rouge de l'Atlantique

Cette espèce de thon tempéré est répartie dans l'ensemble de l'Atlantique nord et ses mers adjacentes, notamment la Méditerranée. Elle montre des comportements migratoires qui semblent liés à un phénomène de homing ainsi qu'à des migrations trophiques notamment vers l'Atlantique nord (Fromentin and Powers, 2005). La gestion de ce stock se base sur l'hypothèse de 2 stocks, Ouest et Est, séparés au niveau de 45° ouest. Cependant la structure de la population apparaît plus complexe suite à des études génétiques et de marquage électronique (Carlsson et al., 2004; Rooker et al., 2007). La fraie a lieu dans des eaux chaudes à des périodes et lieux définis, notamment le Golfe du Mexique, les îles Baléares, la Sicile et le sud de Malte (Mather et al., 1995). Les thons rouges sont des prédateurs opportunistes se nourrissant de nombreuses espèces de petits pélagiques et invertébrés (Chase, 2002)

Le stock oriental de thon rouge est exploité depuis l'antiquité (Fromentin and Powers, 2005). Des madragues se sont implantées sur le pourtour méditerranéen à partir du XVI<sup>e</sup> siècle maintenant un prélèvement moyen de 15000 tonnes par an (Ravier and Fromentin, 2001). L'exploitation s'est considérablement intensifiée dans les années 1980 et 1990 avec l'expansion de la pêche à la senne pour alimenter le marché suhi-sashimi japonais. L'espèce est devenue emblématique depuis les années 2000 du fait de sa surexploitation et des difficultés de mise en œuvre de mesures de gestion.

##### L'albacore

L'albacore est une espèce épi et mésopélagique, répartie dans les zones tropicales et subtropicales des trois océans. Dans l'océan Atlantique, des migrations à l'échelle de l'aire de répartition ont été observées avec un retour vers les zones de pontes à la maturité sexuelle atteinte vers 3 ans (Bard et al. 1991). L'hypothèse privilégiée actuellement est celle d'une population panmictique dans son aire de répartition. Dans l'Atlantique oriental la reproduction a lieu d'octobre à mars, dans le Golfe du Mexique de mai à août et dans la mer des Caraïbes de juillet à novembre (Arocha et al., 2001). Les individus se déplacent en bancs libres ou associés à des objets flottants.

Cette espèce est exploitée dans l'Atlantique sur l'ensemble de son aire de répartition. Actuellement, les pêcheries de senneurs et de canneurs de l'Atlantique tropical oriental sont les plus importantes en termes de capture et effort. L'exploitation de ce stock depuis les années 50 est décrite dans le chapitre 3.

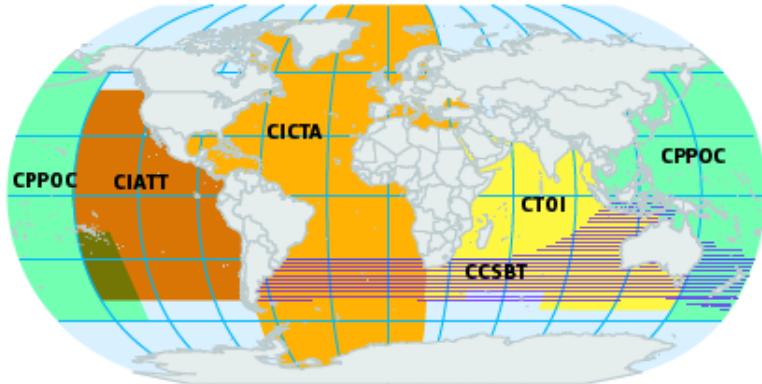


FIGURE 1.3: Carte des ORGP en charge de populations de thons et espèces apparentées. CICTA Commission internationale pour la conservation des thonidés de l'Atlantique ; CTOI Commission des thons de l'océan Indien ; CPPOC Commission des pêches pour le Pacifique occidental et central ; CIATT Commission interaméricaine du thon tropical ; CCSBT Commission pour la conservation du thon rouge du sud. Source : [http://ec.europa.eu/fisheries/cfp/international\\_rfmo/index\\_fr.htm](http://ec.europa.eu/fisheries/cfp/international_rfmo/index_fr.htm)

### 1.1.5 Gestion des stocks de thons et grands pélagiques

#### Les ORGP thonières

Les populations de thons, de même que de nombreuses espèces pélagiques dont l'aire de répartition s'étend à l'échelle de grands bassins océaniques, constituent des stocks chevauchants, *i.e.* à cheval entre Zones Économiques Exclusives (ZEE) et haute mer. Le suivi et la gestion des pêcheries ciblant ces espèces se font au niveau international au travers d'Organisations Régionales de Gestion de la Pêche (ORGP). Ces organisations sont constituées de pays côtiers et de pays ayant des intérêts dans les pêcheries de la région concernée. La plupart de ces structures peuvent fixer des limites aux captures et à l'effort de pêche mis en œuvre par les parties prenantes, définir des mesures techniques et contrôler l'application des obligations. L'Union européenne est impliquée dans les 6 ORGP en charge de la pêche au thon et espèces apparentées (figure 1.3) dont l'une est dédiée exclusivement au thon rouge du sud. Le processus de Kobe est la réunion conjointe des 5 principales ORGP thonières qui cherchent à harmoniser leur activités. Ce processus a débuté à Kobe (Japon) en 2007 et s'est poursuivi par les réunions Kobe II et Kobe III en 2009 et 2011 durant lesquelles des recommandations ont été adoptées notamment sur le partage des données et la nécessité de rapports normalisés.

La France est particulièrement impliquée dans l'ICCAT et l'IOTC (Commission des Thons de l'Océan Indien) pour ses activités de pêche thonière dans les océans Atlantique et Indien. Les instituts de recherche français participent aux groupes de travail pour l'évaluation des stocks de thons : l'IRD (Institut de Recherche pour le Développement) pour ses travaux de recherche sur les populations de thonidés des océans tropicaux et l'IFREMER (Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer) pour les thons des eaux tempérées.

#### l'ICCAT

Cette ORGP gère notamment les 2 stocks (thon rouge et albacore) qui seront pris comme cas d'étude dans cette thèse. La Convention Internationale pour la Conservation des Thonidés de l'Atlantique a été signée à Rio de Janeiro, en 1966. Après un processus

de ratification, la Convention est officiellement entrée en vigueur en 1969. 48 pays et organisations internationales sont actuellement parties contractantes de la convention. L'Union Européenne est partie prenante ainsi que la France au titre de Saint Pierre et Miquelon, territoire d'outre mer non couvert par le traité de Rome. Une trentaine d'espèces de thons et espèces apparentées relèvent de l'ICCAT. Cette commission a en charge des travaux sur la biométrie et l'écologie des espèces. Elle collecte et analyse les informations statistiques relatives aux pêcheries concernées dans la zone couverte par la Convention.

Le Comité permanent pour la recherche et les statistiques (SCRS) est chargé de recommander à la Commission toutes les directives et procédures concernant les statistiques de pêche et de donner des avis sur des mesures de gestion (<http://www.iccat.int/fr/SCRS.htm>). Au sein du SCRS, les groupes d'espèces sont en charge de l'évaluation des stocks, ils doivent fournir au SCRS des projets de recommandations. Cette séparation entre groupes de scientifiques en charge de l'évaluation des stocks et réunion des décisionnaires des parties prenantes en commission plénière se retrouve dans la plupart des ORGP thonières.

### 1.1.6 Points de référence et recommandations de gestion

Les points de référence biologique sont des valeurs de mortalité par pêche (*i.e.* ratio entre les captures réalisées sur un intervalle de temps et l'abondance moyenne du stock sur cet intervalle) ou de biomasse du stock qui représentent des objectifs de gestion fixés par différentes parties prenantes. De manière générale, ces points de référence doivent pouvoir être "traduits" en point de références "techniques" *i.e.* définis et estimables à partir de modèles statistiques représentant la dynamique d'un stock et son exploitation par la pêche (Caddy and Mahon, 1995). Je présenterai ici certains exemples de points de référence, pour une vision plus générale on pourra se reporter notamment à Caddy and Mahon (1995).

Le Rendement Maximum Durable (MSY, Maximum Sustainable Yield) est l'un des points de référence biologique les plus utilisé pour les pêcheries, il s'agit de la capture maximale permettant de maintenir une population viable à long terme. La mortalité par pêche associée au MSY  $F_{MSY}$  et la biomasse du stock associée  $B_{MSY}$  constituent ainsi des points de référence biologiques. Ces quantités peuvent être définies et estimées par des modèles de population structurés ou non en classes d'âge (*Cf.* 1.2).

Les points de référence biologique limites sont des valeurs maximum de mortalité par pêche ou minimum de biomasse qui ne doivent pas être dépassés pour ne pas compromettre la capacité de renouvellement de la biomasse. Ainsi, en modélisant le recrutement,  $R$ , *i.e.* le nombre de nouveaux individus exploitables entrant dans le stock, en fonction de la biomasse du stock, il est possible définir  $B_{lim}$ , la biomasse minimale pour laquelle le recrutement est maintenu constant ;  $F_{lim}$  est alors la mortalité par pêche associée à ce niveau de biomasse ne devant pas être dépassée.

L'ICCAT intègre directement dans ses statuts la nécessité de gérer les stocks de thons et espèces apparentées avec comme objectif le  $MSY$ ,  $B_{MSY}$  et  $F_{MSY}$  sont donc utilisés comme points de référence. Par ailleurs, le processus de Kobe engagé par les commissions thonières a abouti à des recommandations sur la formulation de l'avis scientifique notamment sur la nécessité de produire : (i) un diagramme dit de Kobe présentant en abscisse le ratio  $B/B_{MSY}$  et en ordonné le ratio  $F/F_{MSY}$ ; (ii) une matrice de stratégie établissant des options et présentant les probabilités de réaliser les objectifs de gestion, *e.g.* les probabilités d'atteindre  $B_{MSY}$  et  $F_{MSY}$  selon différents quotas (Anonymous, 2009b). Différents modèles et procédures peuvent être utilisés afin de fournir ce type de diagnostic de l'état de la ressource, la section suivante présente un état des lieux de ces pratiques pour les thons.

## 1.2 Méthodes pour l'évaluation des stocks thoniers

Le calcul des points de références et des projections des états possibles des stocks repose essentiellement sur 3 types de modèles : modèles structurés en âge, modèle Stock-Recrutement (SR) et modèles globaux. Je présente ici un bref résumé de ces 3 types d'approche qui permettra de rendre compte dans chaque cas (i) des principales hypothèses sous-jacentes sur la dynamique de population (ii) des diagnostics pouvant être émis et (iii) des données nécessaires pour alimenter ces modèles. Dans un premier temps, les équations sur lesquelles se basent ces approches seront présentées sous forme déterministes bien que de nombreux modèles couramment utilisés intègrent des aspects stochastiques via la prise en compte d'erreurs de processus et/ou d'erreurs d'observation. Les aspects stochastiques seront présentés dans la section 1.4 via l'exemple du modèle global sous forme hiérarchique.

Ce passage en revue nous permettra de relever deux problématiques, liées à des hypothèses fortes dans la mise en œuvre de ces modèles, qui constituent le point de départ de la réflexion menée dans cette thèse. Ces problématiques seront développées dans la section 1.3 de ce chapitre introductif.

### 1.2.1 Modèles structuraux ou approche analytique

Le but de ces modèles est d'estimer l'effectif de chaque classe d'âge,  $N_{a,t}$ , ainsi que son taux de mortalité par pêche,  $F_{a,t}$ . Ils reposent sur l'équation de survie (1.1) où  $M_a$  est le taux de mortalité naturelle. Un modèle de croissance pondérale des individus y est généralement associé.

$$N_{a+1,t+1} = N_{a,t} \times e^{-(M_a + F_{a,t})} \quad (1.1)$$

L'analyse des cohortes ou VPA (Virtual Population Analysis) est une méthode d'estimation des taux de mortalité par pêche et des effectifs qui a été proposée par Gulland (1955). Cette méthode permet à partir des données de captures au temps  $t$ ,  $C_{a,t}$ , d'estimer les effectifs passés de chaque classe d'âge ainsi que les taux de mortalité par pêche. Les taux de mortalité naturelle sont considérés comme connus. Différentes approches se sont développées pour ces estimations, les plus utilisées actuellement sont des VPA utilisant des mesures relatives de biomasse pour la calibration des abondances de chaque classe d'âge, *e.g.* ADAPT-VPA (Gavaris, 1988).

Suite à cette phase d'estimation, un diagnostic dit de "rendement par recrue" est établi. Il consiste à estimer la capture moyenne (rendement) que l'on peut attendre d'une recrue en fonction d'un effort de pêche déployé sur le stock. Un diagnostic peut-être proposé en comparant la situation présente de l'effort de pêche par rapport à un effort de pêche qui maximiserait le rendement par recrue. Les points de référence associés au *MSY* ( $B_{MSY}$ ,  $F_{MSY}$ ) peuvent être estimés par la suite en faisant intervenir un modèle Stock-Recrutement.

Les données nécessaires pour ce type d'approche sont les captures totales pour chaque âge, les mortalités naturelles ainsi que des mesures relatives de biomasse dans le cas de VPA "calibrées". Les mesures relatives de biomasse peuvent être des indices d'abondance issues de campagnes scientifiques ou des Captures Par Unité d'Effort de Pêche (CPUE) issues des pêcheries commerciales. Ces indices sont définis comme le ratio d'une capture  $C$  sur l'effort de pêche  $E$  déployé pour réaliser cette capture ( $CPUE = C/E$ ). On fait généralement l'hypothèse que la CPUE est proportionnelle à l'effectif de la classe d'âge considérée. Pour de nombreux stocks halieutiques, des indices d'abondance issus de campagnes scientifiques peuvent être pris en compte et comparés aux CPUE des pêches commerciales. Dans le cas des thons, ces indices d'abondance ne sont pas disponibles et les CPUE sont les seules mesures relatives de biomasse utilisées.

### 1.2.2 Modèles stock-recrutement

Les relations Stock-Recrutement (SR) permettent de prédire le recrutement,  $R$ , en fonction de la biomasse féconde du stock,  $B_f$ . Plusieurs modèles ont été proposés et varient selon l'hypothèse de régulation du recrutement par des phénomènes de densité-dépendance. Le modèle de Beverton and Holt (1957) propose que le recrutement tend vers une valeur asymptotique à mesure que  $B_f$  augmente, équation (1.2).

$$R = \frac{aB_f}{1 + bB_f} \quad (1.2)$$

La relation proposée par Ricker (1954) fait l'hypothèse d'une compensation densité-dépendante : le recrutement diminue si  $B_f$  devient trop importante, équation (1.3).

$$R = aB_f e^{-bB_f} \quad (1.3)$$

Enfin le modèle de Shepherd (1982) est un modèle généralisé où la régulation densité-dépendante est plus ou moins forte selon la valeur d'un paramètre de forme  $c$ , équation (1.4).

$$R = \frac{aB_f}{1 + (bB_f)^c} \quad (1.4)$$

L'association de l'approche analytique et de modèles SR permet de définir et d'estimer plusieurs points de références dont  $B_{MSY}$  et  $F_{MSY}$ . Sous l'hypothèse d'une relation entre les niveaux de recrutement et la biomasse féconde, l'ajustement de ce type de modèle est également nécessaire pour produire des projections à long terme de la démographie d'un stock.

Des mesures des niveaux de recrutement et de l'abondance de la biomasse féconde sont ici nécessaires. Certaines espèces de poissons marins ou amphihalins font l'objet de campagnes scientifiques permettant d'obtenir des indices d'abondances pour les premières classes d'âge ou les larves (*e.g.* Bailey and Spring, 1992; Rivot et al., 2004). Ces indices peuvent constituer des proxy intéressants pour mesurer le recrutement et permettre l'ajustement d'un modèle SR. Dans le cas des thons et espèces apparentées, les campagnes larvaires apparaissent techniquement limitées (difficulté de récolte des œufs et larves) pour établir un indice de niveau de recrutement (Scott et al., 1993; Alemany et al., 2010). Pour ces espèces, c'est l'analyse des cohortes qui va fournir les estimations de biomasse féconde et de recrutement (classe d'âge 1) nécessaires à l'ajustement de la relation SR.

L'approche analytique incluant un modèle SR est la plus utilisée pour l'évaluation des stocks de thons dès lors que des données de captures aux âges sont disponibles. Ainsi, l'évaluation des stocks du thon rouge et d'albacore par le SCRS de l'ICCAT repose essentiellement sur l'utilisation du modèle ADAPT-VPA (Anonymous, 2010).

L'usage qui s'est développé pour les modèles SR chez les thonidés est de contraindre cette relation par le choix d'une pente ("steepness"). En effet, les sorties de VPA (biomasse féconde et recrutement) apparaissent le plus souvent peu informatives pour l'ajustement d'une relation SR. De plus, on ne dispose généralement pas d'estimation de recrutements pour les faibles valeurs de biomasse ce qui ne permet pas une bonne estimation de la pente à l'origine de la relation SR. La steepness  $h$  est le ratio entre le recrutement produit par la biomasse d'un stock réduite à 20% de son niveau initial et le recrutement produit par la biomasse vierge  $B_{f0}$ . Quelque soit le modèle SR on a  $h = R(0.2.B_{f0})/R(B_{f0})$  (Goodyear, 1977; Kimura, 1988; Mace et al., 1988). Plus la steepness est proche de 1, moins  $B_f$  influencera le recrutement (figure 1.4).

L'estimation des points de références et plus largement le diagnostic sur l'état des stocks thoniers repose en partie sur la relation SR. Toutefois, le choix d'une valeur pour la steepness reste souvent arbitraire et devrait être mieux examiné au regard par exemple de

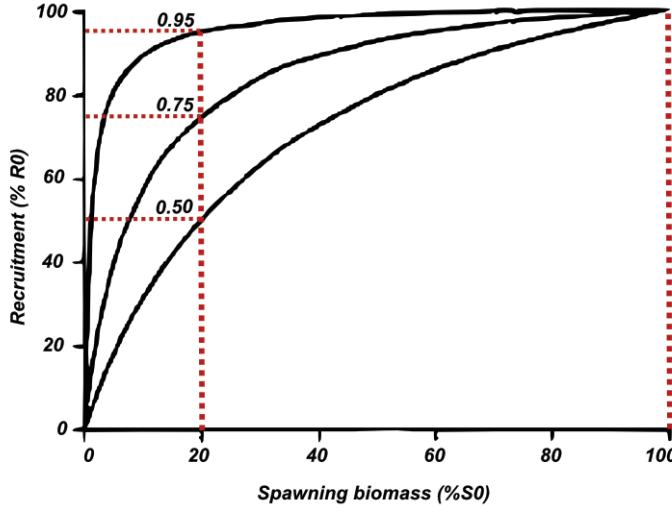


FIGURE 1.4: Exemple de relation Stock-Recrutement de type Beverton et Holt, contrainte par le choix de 3 valeurs de steepness (0.5,0.75,0.95).

sources d’informations complémentaires. Nous nous attacherons dans cette thèse notamment à examiner en détail comment contraindre la steepness d’une relation SR en faisant intervenir des informations sur la biologie et l’écologie des thonidés.

### 1.2.3 Modèles globaux ou de production de biomasse

Ce type d’approche prend en compte la dynamique d’une population de manière agrégée, la variable d’intérêt est la biomasse  $B$  de l’ensemble du stock,  $C$  est la capture totale (généralement annuelle).

$$B(t+1) = B(t) + f(B(t)) - C(t) \quad (1.5)$$

Ce modèle a d’abord été proposé pour l’halieutique par Graham (1935) et Schaefer (1954), reprenant comme fonction de production  $f$ , la fonction de Verhulst (1838) (équation (1.6)). Les paramètres sont  $r$  le taux de croissance de la population et  $K$  la capacité de charge du milieu.

$$f(B(t)) = r.B(t)\left(1 - \frac{B(t)}{K}\right) \quad (1.6)$$

Différents modèles ont ensuite été proposés : modèle de Fox-Garrod, équation (1.7) (Garrod, 1969; Fox, 1970), modèle généralisé de Pella and Tomlinson (1969), équation (1.8).

$$f(B(t)) = r.B(t)\left(1 - \frac{\ln(B(t))}{\ln(K)}\right) \quad (1.7)$$

$$f(B(t)) = r.B(t)\left(1 - \left(\frac{B(t)}{K}\right)^{m-1}\right) \quad (1.8)$$

Ces 3 modèles présentent des hypothèses différentes sur l’augmentation de la productivité biologique en fonction de la diminution de la biomasse comme le montre la figure 1.5. Cette augmentation de productivité est linéaire pour le modèle de Schaefer, tandis que pour le modèle de Fox-Garrod, la productivité du stock augmente d’abord faiblement avec la diminution de la biomasse. Le modèle généralisé permet de prendre en compte différentes formes de cette relation selon la valeur de  $m$ .  $MSY$ ,  $B_{MSY}$  et  $F_{MSY}$  sont directement définis par leur relation aux paramètres  $r$ ,  $K$  et  $m$  (Cf. chapitre 4).

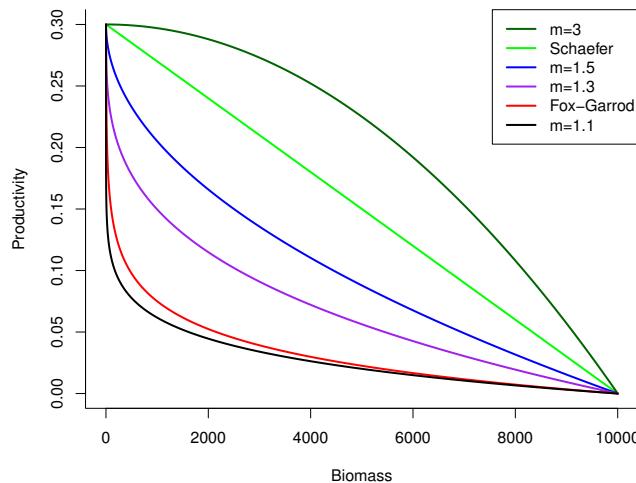


FIGURE 1.5: Exemples d'évolution de la productivité d'un stock en fonction de sa biomasse pour différents modèles de production de biomasse : modèle de Schaefer, modèle de Fox-Garrod, modèle généralisé avec différentes valeurs du paramètre de forme  $m$

Une évaluation du stock d'albacore de l'Atlantique est également conduite par l'intermédiaire de modèles globaux - PROCEAN (Maury, 2001) et ASPIC (Prager, 1992) - Dans ce cas, les points de référence et projections par l'approche analytique et l'approche globale sont comparés pour produire un diagnostic consolidé.

Les données utilisées pour l'ajustement de ces modèles sont des mesures relatives de biomasse : indice d'abondance issus de campagnes scientifiques ou CPUE issus des pêcheries commerciales. La famille des modèles globaux permet donc de produire un diagnostic en l'absence d'informations sur l'âge ou la taille des individus capturés. On utilise généralement une ou plusieurs mesures relatives de la biomasse  $I$  en posant  $I(t) = q.B(t)$  où  $q$  est la capturabilité. Certains modèles globaux proposent de considérer des capturabilités variables (*e.g.* PROCEAN) mais généralement cette possibilité n'est pas pris en compte pour des problèmes d'estimations des paramètres (*Cf.* chapitre 3).

Les CPUE sont les seules mesures relatives de biomasse disponibles pour l'évaluation des stocks thoniers. Or, la proportionnalité entre ces CPUE et l'abondance des populations marines est remise en cause par le fait que la capturabilité n'est que rarement constante (Cook and Armstrong, 1985; Carruthers et al., 2010; Harley et al., 2001). De plus, les modèles d'évaluation de stocks et les diagnostics sont sensibles aux fluctuations de capturabilité (Walters and Maguire, 1996; Ulrich et al., 2002; Erisman et al., 2011). Un des objectifs de cette thèse sera d'étudier la possibilité de prendre en compte des capturabilités variables dans un modèle global et d'évaluer l'influence de la capturabilité sur les diagnostics sur l'état des stocks thoniers.

**L'évaluation des stocks de thons repose sur la modélisation statistique des systèmes halieutiques. Deux aspects majeurs seront examinés dans cette thèse :**

- L'utilisation de contraintes pour l'ajustement de la relation Stock-Recrutement
- L'hypothèse de capturabilité constante, c'est à dire de proportionnalité entre les CPUE et la biomasse d'un stock

### 1.3 Objectifs de la thèse

Les problématiques soulevées dans la section 1.2 (*i.e.* ajustement contraint du modèle SR et non proportionnalité entre CPUE et niveaux de biomasse) constituent des enjeux cruciaux pour l'évaluation des stocks halieutiques et thoniers. Cette section décrit plus précisément les problèmes posés par ces hypothèses et les objectifs poursuivis par cette thèse concernant ces questions.

#### 1.3.1 Prendre en compte des informations supplémentaires dans le modèle SR

L'ajustement de la relation SR est donc contraint par le choix d'une ou plusieurs valeurs pour la steepness. Une analyse de sensibilité des points de référence et projections des niveaux d'abondance aux valeurs prises par la steepness est généralement menée (*e.g.* Anonymous, 1999). Ces analyses de sensibilité sont essentielles car le choix d'une valeur pour la steepness peut avoir des conséquences importantes comme le montre l'exemple suivant pour le stock Est de thon rouge Atlantique.

En 2009, il a été demandé au SCRS de l'ICCAT d'examiner si l'entrée du thon rouge à la liste de l'annexe 1 de la CITES (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora) était justifiée. Le critère C "déclin marqué de la taille de la population" a été plus particulièrement discuté, notamment en examinant la probabilité de déclin historique, *i.e.* le rapport entre la biomasse du stock en 2009 et une biomasse de référence. La taille du stock de thon rouge en 2009 ( $Bf_{2009}$ ) repose sur des estimations fournies par la VPA, en revanche la définition d'une biomasse de référence afin de juger du déclin du stock apparaît plus délicate. La ligne de base peut-être : soit la biomasse maximale estimée historiquement par la VPA ( $Bf_{max}$ ), soit la biomasse théorique du stock en l'absence de pêche ( $Bf_0$ ). La comparaison entre  $Bf_{max}$  et  $Bf_{2009}$  indique que la probabilité qu'un déclin marqué est très faible, par conséquent le stock ne remplirait pas les conditions pour être classé à l'annexe 1 de la CITES (Anonymous, 2009a).

La situation est plus complexe si  $Bf_0$  est choisie comme biomasse de référence. Celle-ci peut être déterminée à partir de l'ajustement d'une relation SR (interception avec la droite de remplacement, Cf Anonymous, 2009a). Pour cet réaliser cette estimation, le SCRS a considéré comme hypothèses de départ 3 valeurs de steepness (0,5 ; 0,75 ; 0,99).

Une analyse de sensibilité a été conduite et a montré que la probabilité que la biomasse en 2009 soit inférieure à 10% de  $Bf_0$  était comprise entre 0,52 et 1. Les scénarios postulant que la steepness est de 0,75 ont été conservés par le SCRS, et les cas de steepness égale à 0,99 ont été considéré comme ne reflétant pas la biologie de l'espèce. Ces choix restreignent la gamme de probabilité pour  $Bf_{2009} < 0,10 \times Bf_0$  à [0,64,1].

Au delà du débat sur la ligne de basse ( $Bf_{max}$  ou  $Bf_0$ ), on constate, dans le cas où  $Bf_0$  est la biomasse de référence, que la probabilité d'un déclin marqué (et donc la pertinence de classer ou non le thon rouge sur l'annexe 1) dépend du choix de la steepness. Ce choix s'est finalement avéré subjectif dans le cas présenté ici.

Ces analyses de sensibilité qui consistent à faire varier la valeur des paramètres du modèle et à en observer l'impact sur les sorties sont communes à la plupart des évaluations de stocks halieutiques. Cependant, l'analyse de sensibilité pose de "sérieux problèmes" pour les recommandations de gestion si celles-ci sont sensibles aux différentes hypothèses testées (Hilborn, 2007). L'avis scientifique peut alors devenir vague et peu cohérent si les probabilités des différents scénarios testés ne sont pas explicitées. De nouvelles approches de la relation SR doivent donc être étudiées afin d'intégrer de l'information sur les paramètres de la relation SR et de quantifier l'incertitude sur les points de références. Nous traiterons ce problème dans un cadre bayésien (Cf. 1.4) en étudiant si des connaissances

disponibles sur la biologie et l'écologie des thonidés permettent de mieux contraindre la relation SR pour ces espèces.

**Comment apporter de l'information supplémentaire pour contraindre la steepness de la relation SR ?**

### 1.3.2 Lever l'hypothèse de capturabilité constante

Une des particularités des évaluations de stocks de thons est donc de ne pas disposer d'indices d'abondance indépendants des pêcheries commerciales. Des campagnes scientifiques sur des populations de grands pélagiques sont régulièrement menées : marquage (Sibert et al., 2003), survol aérien (Fromentin et al., 2003; Bonhommeau et al., 2010), récolte de larves (Scott et al., 1993; Alemany et al., 2010). Cependant la taille importante de l'aire de répartition de ces espèces ne permet pas de définir d'indice d'abondance à l'échelle des stocks thoniers.

Historiquement, le problème de la représentativité des CPUE se pose depuis les débuts de l'halieutique (Baranov, 1918; Ricker, 1940; Paloheimo and Dickie, 1964). Au début des années 2000, ce problème a été remis sur le devant de la scène à l'occasion d'une polémique concernant le déclin des populations de grands prédateurs pélagique déclenchée par l'article de Myers and Worm (2003). Cette analyse se basait sur les séries temporelles de CPUE des palangriers japonais dans les zones tropicales et subtropicales du Pacifique et de l'Atlantique qui montrent une très forte baisse pour la plupart des stocks de grands pélagiques pendant les premières années d'exploitation (albacore, germon et thon obèse dans l'Océan Indien, thon rouge). La diminution de biomasse qui en avait été déduite (- 80% depuis les années 60) est pourtant incompatible avec les niveaux de captures observées durant les décennies suivantes (Polacheck, 2006). En effet, pendant les années 70, la pêche à la senne s'est considérablement développée en maintenant des niveaux de captures élevés et des CPUE stables (figure 1.6). Ces résultats ont donc été fortement discutés, remis en cause et plusieurs études ont rappelé que les CPUE des senneurs et palangriers ciblant les thons sont soumis à des phénomènes d'hyper-déplétion et d'hyper-stabilité qui biaise la perception de l'état des stocks (Polacheck, 2006; Maunder et al., 2006b). L'hyper-déplétion et d'hyper-stabilité des CPUE sont liées à des effets de densité-dépendance créant des relations entre l'abondance du stock et sa capturabilité (Hilborn and Walters, 1991; Harley et al., 2001; Ahrens and Walters, 2005)

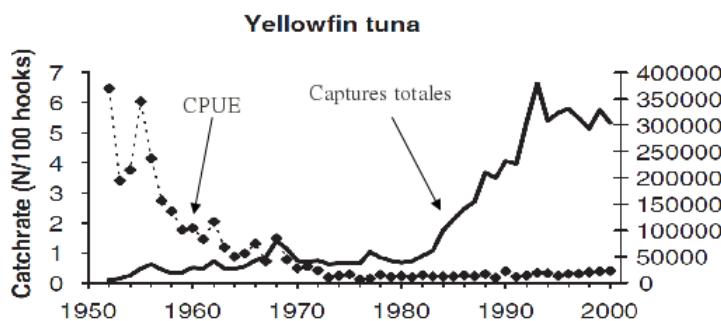


FIGURE 1.6: CPUE et captures totales d'après Polacheck (2006)

Les fluctuations des CPUE ne sont pas toujours directement attribuables aux changements d'abondance des thons mais reflètent davantage des effets des engins de pêche et des zones géographiques (Rouyer et al., 2008). L'hypothèse classique d'une CPUE proportionnelle à la biomasse ( $CPUE = q.B$ ) est donc généralement abusive et il a été démontré que

la capturabilité  $q$  n'est que rarement constante dans le temps et dans l'espace (Cook and Armstrong, 1985; Carruthers et al., 2010; Harley et al., 2001). La capturabilité est souvent présentée comme le produit de 2 termes :  $Pg$  la puissance de pêche et  $d$  la disponibilité de l'espèce vis-à-vis de l'engin de pêche.  $Pg$  peut être affectée par des progrès technologiques (détection du poisson), le changement d'espèce cible, où encore la capacité propre du pêcheur à trouver la ressource.  $d$  est soumis à des changements environnementaux, des effets de densité dépendance ou encore du comportement des poissons. La plupart de ces effets sont difficilement mesurables et interagissent. Les techniques de standardisation des CPUE peuvent permettre une prise en compte partielle de changements de capturabilité (Hinton and Nakano, 1996; Maunder and Punt, 2004; Maunder et al., 2006a), mais comme le souligne Maunder and Punt (2004), il n'y a aucune assurance que ces méthodes rendent la CPUE proportionnelle à l'abondance du stock.

L'absence d'indice d'abondance pour les stocks thoniers rend difficile la prise en compte de capturabilités variables pour les CPUE. Un des objectifs de cette thèse est donc d'étudier si des informations et sources de données nouvelles dans les modèles d'évaluation de stock pourraient permettre de lever cette hypothèse et d'alléger la dépendance du diagnostic vis à vis des seules pêcheries commerciales. Le cas du modèle global dans un cadre bayésien sera plus particulièrement étudié.

**Les CPUE sont les seuls "indices d'abondance" utilisés pour l'évaluations de stock des thons et grands pélagiques, malgré leur manque de représentativité de l'abondance de ces populations. Introduire des informations indépendantes des pêcheries dans un modèle global permet-il de lever l'hypothèse de capturabilité constante ?**

## 1.4 L'approche bayésienne

L'utilisation du cadre bayésien pour la modélisation se développe rapidement depuis les années 1990, notamment dans le domaine des sciences halieutiques (Punt and Hilborn, 1997; McAllister and Kirkwood, 1998; Meyer and Millar, 1999). Le développement d'algorithmes d'inférence efficaces et la flexibilité de modélisation offert par ce cadre expliquent grandement ce succès.

### 1.4.1 Principe de l'inférence bayésienne

On définit un modèle paramétrique  $M(\theta)$  avec  $\theta = (\theta_1, \dots, \theta_k)$  le vecteur des paramètres. L'objectif est d'inférer sur  $\theta$ , *i.e.* de décrire ou de prévoir les évolutions du système modélisé. La spécificité de l'approche bayésienne est de traiter  $\theta$  comme une variable aléatoire. La distribution de probabilité de  $\theta$ ,  $p(\theta)$ , traduit la connaissance disponible sur  $\theta$  avant de considérer les résultats de l'expérience (observations). Cette distribution de probabilité est dite *a priori* (ou prior). L'inférence bayésienne consiste à mettre à jour la connaissance sur  $\theta$ . On décrit cette connaissance par la loi de  $\theta$  *a posteriori*  $p(\theta|y)$ .  $p(\theta|y)$  est obtenue en associant l'information *a priori* et les résultats de l'expérience  $y$  par la formule de Bayes (1.9)  $L(y, \theta)$  étant la vraisemblance du modèle  $M(\theta)$  pour les données  $y$ .

$$p(\theta|y) = \frac{p(\theta)L(y, \theta)}{\int_{\theta} p(\theta)L(y, \theta)} \quad (1.9)$$

Cette "mise à jour" des valeurs inconnues au fur et à mesure que l'on acquiert de l'information par des expériences constitue un apprentissage qui se traduit généralement par une réduction des incertitudes. Selon la connaissance disponible sur  $\theta$ , des priors informatifs ou non-informatifs peuvent être utilisés. L'utilisation de priors informatifs permet de prendre en compte l'état des connaissances sur les paramètres avant l'inférence.

En pratique, les calculs des distributions *a posteriori* sont réalisés dans les cas les plus simples par un calcul analytique. Mais le plus souvent, lorsqu'on ne dispose de l'expression analytique de  $p(\theta|y)$ , on procède à des approximations des distributions *a posteriori* par des méthodes d'échantillonnage : Sampling Importance Resampling (SIR), méthode de Monte Carlo par Chaîne de Marokv (MCMC), voir Gelman et al. (2003).

### 1.4.2 Intérêts de l'approche bayésienne

L'approche bayésienne (1) permet une inférence statistique adaptée aux modèles couramment utilisés en évaluation de stock (2) quantifie les incertitudes dans les diagnostics (3) autorise la prise en compte d'informations supplémentaires sous forme de distributions de probabilité *a priori* informatives.

**Un cadre pour l'étude des modèles stochastiques à variables latentes** Les modèles d'évaluation de stock décrits précédemment peuvent être formulés sous forme de modèles stochastiques à variables latentes (voir Rivot, 2003). Dans ce type de modèle, une équation de processus et une équation d'observation, sont associées permettant de relier les variables d'états  $X(t)$ , les paramètres  $\theta$  et les observations  $y(t)$ . Le vecteur des variables d'états,  $X(t)$ , décrit l'état d'un système au temps  $t$ . Dans le cas présent, il s'agit par exemple de la biomasse de la population dans un modèle global ou de l'effectif de chaque classe d'âge si le modèle structuré est en âge. L'équation stochastique de processus (1.10) décrit sous forme de transition markovienne l'évolution des variables d'état.

$$X(t) = \Phi(X^{t-1}, \epsilon(t), \theta_1) \quad (1.10)$$

La fonction  $\Phi$  décrit les équations de processus du système dans lesquelles  $X(t)$  dépend des état passés du système  $X^{t-1} = X(1), \dots, X(t-1)$ . Dans le cas d'un processus de Markov d'ordre 1,  $X(t)$  ne dépendra que de l'état précédent  $X(t-1)$ .  $\epsilon(t)$  est la composante stochastique du modèle de processus. La relation entre les observations  $y(t)$  et  $X(t)$  est décrite par l'équation stochastique d'observation (1.11) où  $\tau(t)$  sont des erreurs de mesure ou d'observation.

$$y(t) = \Psi(X(t), \tau(t), \theta_2) \quad (1.11)$$

Le cadre statistique bayésien présente un grand intérêt pour mener une inférence statistique avec ces modèles. En effet, le théorème de Bayes (1.9) peut être utilisé pour mettre à jour la distribution jointe des variables d'états et des paramètres et ainsi intégrer l'information venant des résultats de l'expérience dans cette distribution. Pour des modèles complexes, les méthodes de Monte Carlo par Chaînes de Markov permettent d'estimer les distributions *a posteriori* en s'affranchissant d'hypothèses sur la linéarité des équations ou la normalité des erreurs (Rivot, 2003). Les estimations produites dans cette thèse ont été produites via le programme JAGS (Plummer, 2003) qui met en œuvre notamment l'algorithme de Gibbs pour fournir un échantillon des distributions *a posteriori*.

### L'exemple du modèle global sous forme hiérarchique

Le modèle global décrit au 1.2.3 peut s'écrire sous la forme d'un modèle stochastique à variable latente intégrant des erreurs de processus et d'observations (McAllister and Kirkwood, 1998; Meyer and Millar, 1999). Ce modèle peut-être rendu plus complexe par la prise en compte de plusieurs flottilles de pêche exploitant un même stock (McAllister and Kirchner, 2001; Lee et al., 2008). L'équation stochastique de processus 1.12 décrit l'évolution de la variable latente  $B(t)$  selon les paramètres  $r$  et  $K$  (exemple ici du modèle de Schaefer) en intégrant des erreurs de processus multiplicatives  $\varepsilon(t)$ .

$$B(t+1) = (B(t) + r.B(t)(1 - \frac{B(t)}{K} - C(t)).e^{\varepsilon(t)}) \quad \varepsilon(t) \sim N(0, \sigma_\varepsilon^2) \quad (1.12)$$

Les équations stochastiques d'observation 1.13 relient  $B(t)$  aux mesures relatives de biomasse  $I_i^{obs}(t)$ . Dans le cas présenté ici le facteur de proportionnalité est la capturabilité  $q_i$  et les erreurs d'observations  $\tau_i(t)$  sont multiplicatives

$$I_i^{obs}(t) = q_i.B(t).e^{\tau_i(t)} \quad \tau_i(t) \sim N(0, \sigma_{\tau_i}^2) \quad (1.13)$$

L'inférence avec ce type de modèle nécessite généralement des priors informatifs sur certains paramètres (Punt and Hilborn, 1997; McAllister et al., 2001b). Cet aspect de l'utilisation de ce modèle sera largement abordé dans la suite de la thèse.

**Diagnostic et recommandation** Des distributions de probabilité prédictives des  $X(t)$  sont accessibles et permettent de prendre en compte l'incertitude autour de projections sur l'état futur du système. Les résultats de l'inférence bayésienne sont donc des probabilités facilement interprétables en terme de crédibilité, par exemple de différents scénarios de gestion. L'analyse de risque à but décisionnel se connecte alors naturellement à la démarche de modélisation bayésienne (Parent et al., 2007). Ainsi, une approche bayésienne sur le modèle global permet d'obtenir des distributions de probabilité du *MSY* et des points de référence associés. L'évaluation des stocks halieutiques qui est, par nature, liée à des systèmes de gouvernance et de prise de décision pour la gestion de ces ressources est donc typiquement un domaine où la démarche bayésienne peut s'avérer intéressante à développer (Ludwig, 1996; Punt and Hilborn, 1997).

**Les priors informatifs** Un des grands intérêts de l'approche bayésienne est la possibilité de choisir pour l'inférence des distributions *a priori* plus ou moins informatives. Plusieurs techniques ont été proposées pour définir des priors non-informatifs (ou "de référence") notamment par Jeffreys (1998); Box and Tiao (1992); Bernardo and Smith (2000), le but des ces priors est de ne pas influencer les distributions *a posteriori*, l'inférence reposant uniquement sur les données de l'expérience. A l'opposé de cette démarche non informative, il est parfois possible de prendre en compte des connaissances *a priori*. L'élicitation, *i.e.* la traduction des connaissances disponibles avant l'expérience en une loi de probabilité *a priori*, peut faire appel à différentes méthodes, expertise, mété-analyses (Punt and Hilborn, 1997; Hilborn and Liermann, 1998; Gelman et al., 2003).

La possibilité de prendre en compte des priors informatifs est le point de l'approche bayésienne qui sera le plus développé dans cette thèse. Cette thèse se propose d'examiner l'hypothèse selon laquelle la prise en compte de priors informatifs, dans une approche bayésienne de l'évaluation de ces stocks, pourrait permettre d'y incorporer des informations supplémentaires indépendantes des pêcheries. Cette démarche présente potentiellement des avantages dans un domaine tel que l'évaluation des stocks halieutiques qui fait

appel à des données peu informatives et/ou difficiles à collecter (Hilborn and Liermann, 1998; Rivot et al., 2004). Les problématiques relevées au 1.3 peuvent être appréhendées dans le contexte bayésien. (i) D'une part, le choix d'une contrainte pour la steepness de la relation SR s'apparente dans un cadre bayésien à un problème d'élicitation de prior informatif. (ii) D'autre part, afin de lever l'hypothèse d'une capturabilité constante des sources d'information supplémentaires et indépendantes des CPUE doivent être prises en compte, un travail d'élicitation de priors pour différents paramètres d'un modèle global sera donc mené d'une part pour des paramètres de l'équation de processus et d'autre part pour des paramètres liés à la capturabilité dans les équations d'observation.

**Dans un cadre bayésien, on s'interrogera plus généralement sur l'intérêt des démarches d'élicitation de priors pour alimenter les modèles d'évaluation des stocks avec des sources d'informations habituellement peu valorisées**

## Plan de la thèse

Une première partie de ce document (chapitre 2 et 3) sera consacrée à l'élicitation de priors informatifs pour différents paramètres intervenant dans les modèles d'évaluation des stocks. Le chapitre 2 traitera de l'élicitation de priors pour deux paramètres intervenant dans des modèles de processus :  $r$  le taux de croissance de la population dans le modèle global et  $h$  la steepness de la relation SR dans le modèle de Beverton et Holt. Je m'appuierais sur le cas du stock de thon rouge Atlantique.

Nous verrons dans le chapitre 3 (i) la reformulation d'un modèle d'observation reliant des mesures relatives d'abondance à une biomasse pour faire intervenir une capturabilité variable dans le temps et (ii) une élicitation de priors pour des paramètres associés à la capturabilité à partir d'avis d'experts en prenant l'exemple de 3 engins de pêche ciblant l'albacore dans l'Océan Atlantique.

Dans un second temps, le chapitre 4 traitera de la mise en œuvre de ces priors dans un modèle global afin de comprendre l'intérêt de l'utilisation de ces distributions informatives pour améliorer les diagnostics sur l'état des stocks thoniens. L'exemple traité sera celui du stock Atlantique d'albacore. Enfin, ces résultats seront discutés et mis en perspectives dans le chapitre 5.



---

## Chapitre 2

# Élicitation de distributions a priori pour des paramètres démographiques.

---

## 2.1 Quels paramètres pour des priors informatifs dans une dynamique de population halieutique ?

Les équations stochastiques de processus employées dans les modèles pour l'évaluation des stocks thoniers intègrent des paramètres qui, afin de faciliter l'estimation des variables d'états (biomasses) et par manque de données suffisamment informatives, sont parfois munis de priors informatifs dans le cadre bayésien ou contraints dans le cadre fréquentiste. L'objet de cette introduction est de décrire l'ensemble des paramètres démographiques concernés ou susceptibles de l'être par l'élicitation de priors informatifs.

### 2.1.1 Modèles globaux

L'estimation des paramètres des modèles globaux (*Cf.* 1.2) est généralement confrontée à un problème de corrélation entre  $r$  (taux de croissance de la population) et  $K$  (capacité biotique du milieu) (Hilborn and Walters, 1991). Les CPUE utilisées pour ajuster ces modèles traduisent généralement une baisse de l'abondance au fur et à mesure de l'exploitation du stock par la pêche ("one-way trip"). Ces données sont donc peu informatives quant à la capacité de la population à croître et peuvent aussi bien être générées par des valeurs de  $r$  fortes et  $K$  faibles, ou inversement. La valeur du  $MSY$  est calculée d'après  $r$  et  $K$  (tableau 4.2) et les projections de l'état d'un stock dépendent directement de l'estimation de ces paramètres. Le choix de priors informatifs pour  $r$  ou  $K$  peut donc avoir des conséquences importantes.

#### Productivité de la population

Le paramètre " $r$ " du modèle logistique, qui décrit un taux de croissance de la population, est certainement le paramètre qui bénéficie le plus de priors informatifs dans les approches bayésiennes des modèles hiérarchiques de production de biomasse. De nombreux exemples ont été développés pour des populations marines : poissons osseux (Butterworth and Punt, 1995; Meyer and Millar, 1999; Millar and Meyer, 2000b; Stobberup and Erzini, 2006; Carruthers and McAllister, 2010) ; requins (McAllister et al., 2001b; Cortés, 2002; Hammond and Ellis, 2005) ; tortues marines (Chaloupka and Balazs, 2007) ; mammifères marins (Brandon et al., 2007; Zerbini et al., 2010). Les sources d'informations utilisées pour construire ces priors informatifs sont essentiellement de deux types. (1) Des méta-analyses de données stock-recrutement sur des espèces proches (Myers et al., 1999; Punt et al., 2005) et (2) Les traits d'histoire de vie (mortalités et fécondités) couplés à des modèles matriciels de population (McAllister et al., 2001b).

Les méta-analyses de données stock-recrutement apparaissent peu pertinentes sur les thons. En l'absence d'indice de recrutement observés pour ces espèces, l'étude de Myers et al. (1999) s'appuie sur des sorties de modèles pour déduire différentes variables démographiques pour les scombridés. Ces sorties de modèle sont d'une part soumises à de fortes hypothèses et d'autre part dépendantes des CPUE. L'hypothèse d'indépendance entre l'information contenue dans le prior et les données utilisées pour l'inférence n'est donc pas exactement respectée.

On remarque dans les travaux d'élicitation de prior pour le taux de croissance de populations de poissons basés sur les traits d'histoire de vie, qu'une relation stock-recrutement est utilisée afin de "fermer" le cycle de vie (*e.g.* McAllister et al., 2001b). Cette méthode permet de ne pas s'intéresser à des traits d'histoire de vie entre la fraie et le recrutement (*e.g.* fécondités, mortalités larvaires), mais impose une hypothèse forte sur les paramètres de la relation SR. Afin de s'affranchir totalement de ce type de relation, il apparaît plus pertinent de décomposer le cycle de vie, y compris pour la phase entre la fraie et le recrutement. L'objet de ce chapitre sera notamment d'étudier dans quelle mesure cette méthode,

basée uniquement sur les traits d'histoire de vie, permet d'obtenir un prior informatif pour le taux de croissance du stock de thons rouges de l'Atlantique.

### **Capacité biotique**

La capacité de charge d'un milieu (ou capacité biotique),  $K$ , peut avoir plusieurs sens en écologie, l'interprétation la plus courante est qu'elle représente théoriquement le nombre maximum d'individus que peut supporter ce milieu, étant données les contraintes de ressources trophiques et d'espace disponible. (*Cf.* Kashiwai, 1995, pour une synthèse sur ce concept). Dans le cadre d'un modèle de production de biomasse, ce paramètre permet d'imposer une diminution de la productivité de la population, à mesure que son abondance croît vers la capacité maximale du milieu.

Ce paramètre est muni d'un prior faiblement informatif dans la plupart des études de modèles hiérarchiques bayésiens de production de biomasse. Il s'agit généralement d'une loi uniforme sur le log de  $K$ , dont les bornes sont choisies de manière à encadrer largement l'ordre de grandeur supposé de la taille de la population (*e.g.* McAllister and Kirkwood, 1998; Chaloupka and Balazs, 2007). On trouve, dans certains cas, des priors plus informatifs (distributions log-normales) lorsque des informations un peu plus précises sur la taille de la population sont disponibles, *e.g.* pour une population d'oursins dans l'étude de Zhang and Ian Perry (2005). Le choix d'un prior plus ou moins informatif pour  $K$  est susceptible d'orienter fortement les estimations *a posteriori*, en effet une hypothèse très courante est de considérer que la biomasse à  $t = 0$  est proportionnelle à  $K$  (Punt and Hilborn, 1997). Le choix des bornes pour le prior uniforme sur le log de  $K$  n'est donc pas anodin, et si la capture annuelle maximale connue permet souvent de fixer la borne inférieure de cette distribution, la borne maximale est souvent choisie arbitrairement (*e.g.* 10 fois la capture annuelle maximale dans Lee et al., 2008).

La littérature ne propose pas actuellement de méthode bien définie pour une élicitation de prior informatif pour  $K$ . Cette thèse a permis d'explorer certaines pistes pour l'élicitation d'un tel prior. Ces travaux ne se sont pas révélés concluants et sont restés au stade préliminaire. J'en présenterai un résumé accompagné de quelques recommandations à la fin de ce chapitre.

### **2.1.2 Steepness de la relation stock-recrutement**

Comme décrit dans le chapitre I, la relation stock-recrutement (SR) est généralement contrainte *a priori* par la "steepness" ( $h$ ), paramètre compris entre 0.2 et 1. L'usage qui s'est développé dans les évaluations de stocks est de conduire, *a posteriori*, une analyse de sensibilité des points de référence à ce paramètre (Anonymous, 1999). Dans les cas d'approche bayésienne des modèles SR, l'examen de la littérature montre que  $h$  peut-être fixée (Punt and Hilborn, 1997) ou munie d'un prior uniforme entre 0.2001 et 0.999 (McAllister et al., 2001a).

Des méta-analyses ont été utilisées afin d'éliciter un prior informatif sur la steepness en étudiant la relation SR d'espèces proches (Myers et al., 1999; Dorn, 2002). De la même manière que pour le taux de croissance de la population, ces approches ne nous semblent pas pertinentes pour les thons. En revanche, Mangel et al. (2010) ont récemment proposé d'utiliser les traits d'histoire de vie pour éliciter un prior informatif sur  $h$ . Cette méthode apparaît assez similaire à celle proposée pour le taux de croissance de la population dans le paragraphe précédent. Il s'agit d'attribuer à l'ensemble des traits d'histoire de vie, y compris la fécondité et la mortalité à l'âge 0, des distributions de probabilité et d'en déduire une distribution empirique de la steepness. Cette méthode sera ici reprise et appliquée au cas du thon rouge.

### 2.1.3 Mortalités naturelles

Les taux de mortalité naturelle des poissons ( $M_i$ ) sont des paramètres traditionnellement fixés dans les modèles structurés en âge (Hilborn and Walters, 1991). Pour les évaluations de stocks par VPA, une règle très empirique avait été adoptée consistant à fixer à 0.2 les taux de mortalité naturelle pour tous les âges. Par la suite, des campagnes de marquage et l'étude de relations empiriques entre la mortalité naturelle et la taille des individus (Lorenzen, 1996; McCoy and Gillooly, 2008) ont permis de fournir des estimations des  $M_i$ . Ainsi l'hypothèse d'une mortalité naturelle constante aux âges a pu être levée dans la plupart des évaluations de stock de thons ; le vecteur des mortalités naturelles restant cependant fixé dans les VPA, sans réelle prise en compte de l'incertitude (Hilborn and Liermann, 1998). L'approche bayésienne pour les modèles structurés en âge pourrait permettre de prendre en compte les incertitudes dans le vecteur des mortalités naturelles. Ainsi Punt and Hilborn (1997) utilisent comme priors pour  $M_i$  des lois uniformes entre 0.2 et 0.3, tandis que Millar and Meyer (2000a) conviennent qu'un prior informatif devrait être utilisé, et préconisent à l'avenir d'utiliser des distributions dont les variances reflèteraient l'incertitude autour des  $M_i$ .

Je n'ai pas développé de travail spécifique sur des priors informatifs pour ces paramètres. Ces traits d'histoire de vie sont évidemment nécessaires aux calculs du taux de croissance de la population et de la steepness qui seront présentés dans ce chapitre. On verra que les mortalités naturelles post-recrutement du thon rouge ont été fixées comme préconisé par le groupe d'évaluation du stock de l'ICCAT, en y incluant une certaine incertitude.

### 2.1.4 Objectifs de ce chapitre

Le taux de croissance d'une population  $r$  et la steepness  $h$  s'expriment comme des fonctions des traits d'histoire de vie (McAllister et al., 2001b; Mangel et al., 2010). Il apparaît alors possible d'éliciter un prior pour ces 2 paramètres démographiques par tirages aléatoires dans les distributions des traits d'histoire de vie. Nous proposons d'utiliser cette méthode pour le thon rouge atlantique (*Thunnus thynnus*). L'utilisation des seuls traits d'histoire de vie, sans prendre en compte de relation SR, implique de fermer le cycle de vie en donnant des valeurs à des quantités telles que le nombre d'œufs fécondés, ou la mortalité des stades larvaires. Ces paramètres restent difficilement quantifiables pour la plupart des espèces de poissons marins, et de fortes incertitudes y sont attachées (ICES, 2010). L'objectif de ce travail est d'approfondir cette méthode d'élicitation de prior, en examinant plus précisément la sensibilité des distributions de  $r$  et  $h$  aux traits d'histoire de vie du début du cycle de vie des thonidés.

Ces travaux sont présentés sous forme d'un article accepté pour publication le 3 octobre 2012 dans la revue PLoS One (publication prévue le 31 octobre 2012), et accompagné d'une discussion complémentaire.

**Des priors informatifs du taux de croissance d'une population de thon et de la steepness de la relation Stock-Recrutement peuvent-ils être élicités à partir des seuls traits d'histoire de vie ?**

## 2.2 Article 1 : Effects of stochasticity in early life history on steepness and population growth rate estimates : an illustration on Atlantic bluefin tuna

M. Simon<sup>1,2</sup><sup>1</sup>, J.M. Fromentin<sup>2</sup>, , D. Gaertner<sup>3</sup>, S. Bonhommeau<sup>2</sup>, J. Brodziak<sup>4</sup>, M.P. Etienne<sup>5</sup>.

<sup>1</sup>AgroParistech-ENGREF, Paris, France

<sup>2</sup>IFREMER UMR 212 EME (Exploited Marine Ecosystems), Sète, France

<sup>3</sup>IRD UMR 212 EME (Exploited Marine Ecosystems), Sète, France

<sup>4</sup>Pacific Islands Fisheries Science Center, Honolulu, HI, USA

<sup>5</sup>UMR AgroParistech-INRA 518, Paris, France

### Abstract

The intrinsic population growth rate ( $r$ ) of the surplus production function used in the biomass dynamic model and the steepness ( $h$ ) of the stock-recruitment relationship used in age-structured population dynamics models are two key parameters in fish stock assessment. Since there is generally insufficient information in the data to estimate these parameters they have to be constrained. *A priori* information can have a strong impact on the estimated biological reference points and hence on management advice. We therefore develop methods to directly estimate the probability distributions of  $r$  and  $h$  for the Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*, Scombridae), using all available biological and ecological information. We examine the existing literature to define appropriate probability distributions of key life history parameters associated with intrinsic growth rate and steepness paying particular attention to estimates of natural mortality for early life history stages. The estimated probability distribution of the population intrinsic growth rate was weakly informative with an estimated mean  $r = 0.77 \pm 0.53$  and an interquartile range of (0.34, 1.12). In comparison, the estimated distribution of  $h$  was strongly asymmetric with an estimated mean  $h = 0.89 \pm 0.20$  and a median of 0.99. We note that these two key demographic parameters are strongly dependent on the distribution of early life history mortality rate ( $M_0$ ), which can exhibit substantial variability. High inherent variation in  $M_0$  may substantially reduce the amount of information about the probable intrinsic population growth rate and may also make the spawning stock biomass an inadequate proxy to predict recruitment levels.

**Keywords :** Bayesian prior, natural mortality at early stages, population growth rate, steepness, stock assessment *Thunnus thynnus*.

### 2.2.1 Introduction

Bayesian state-space modeling is now developing into a practical approach for stock assessment studies and appears particularly adapted for fisheries management because it provides a statistically rigorous framework for deriving quantitative estimates for decision analyses (Punt and Hilborn, 1997; Rivot et al., 2004). Bayesian models require specification of prior probability distribution functions (pdf) for model parameters; posterior probability distributions are derived from the combination of prior information and the sample likelihood information contained in the data. This sequential learning process allows for the incorporation of expert and biological knowledge into the prior pdf and the use of informative priors can improve inference by multiplying the available information sources (Gelman et al., 2003). The approach also allows the use of additional and independent information from different sources that is usually ignored within traditional stock assessment models. The sequential learning principle also makes it possible to connect the stock assessment model to sub-models in a coherent statistical framework (e.g. Michielsens et al., 2008; Kurota et al., 2009). Overall, the Bayesian framework has been applied to many different exploited fish stocks, such as salmon Rivot et al. (2004), tuna Meyer and Millar (1999), rockfish Forrest et al. (2010), small pelagics Stobberup and Erzini (2006), sharks McAllister et al. (2001b).

The aim of the present study was the elicitation of prior distributions for the steepness parameter of the stock-recruitment relationship (SR) and for the intrinsic population growth rate of the biomass dynamic model for the Atlantic bluefin tuna (*ABFT*, *Thunnus thynnus thynnus*). Although the stock assessment for this species is traditionally conducted using VPA-ADAPT method (Gavaris, 1988; Porch, 2003), biomass dynamics models are currently used for several tuna stocks and may be seen as an interesting alternative. Estimates of steepness are needed when using VPA , in order to estimate MSY base reference points and to conduct stock projections ; also the use of integrated assessment models which can require the estimation of thousands of parameters need priors for key parameters such as steepness.

The steepness parameter that measures the decrease in recruitment which would occur if spawning potential is 20% of its unfished level (Goodyear, 1977; Kimura, 1988; Mace et al., 1988) is now widely used to fix the SR relationship (several scenarios are commonly run with different values of steepness). The population growth rate of the logistic equation (Verhulst, 1838) is one of the parameter for which an informative prior is usually considered for the biomass dynamic model (Schaefer, 1954) formulated as a state-space model (Meyer and Millar, 1999). These two demographic parameters are strongly constrained in most of fisheries stock assessment models. They further have a strong impact on the estimation of the Maximum Sustainable Yield (*MSY*) and on the outcomes of the projections used to determine future Total allowable Catch (*TAC*). Consequently, the choice of constraints or prior distribution strongly influence the outputs of models, see for instance Su et al. (2011) or McAllister and Kirkwood (1998) and Millar (2004).

Informative priors for demographic parameters of marine population were first deduced from meta-analysis, see e.g. McAllister et al. (1994) and Punt and Hilborn (1997) for the steepness of demersal species and Meyer and Millar (1999); Myers et al. (1999) for the population growth rate of various groups of bony fish. Informative priors have also be elicited using available knowledge on biology and reproductive ecology. In age-structured population models, functional relationships allow the calculation of the population growth rate from life history parameters (Sharpe and Lotka, 1911; Leslie, 1945; McAllister et al., 2001b). More recently, the estimation of the probability distribution

function of the steepness has been proposed by Mangel et al. (2010) using life history information. More specifically, the steepness is expressed as a function of the recruitment per unit of parental biomass and the biomass per recruit, which are themselves expressed as functions of vital rates.

Among vital rates, Mangel et al. (2010) approach requires the specification of the fecundity at age in absolute number and natural mortality rate at age. The latter is often fixed based on a variety of assumptions (*e.g.* natural mortality is derived from this of the southern bluefin and assumed to be age-dependent for the eastern stock of Atlantic bluefin, while it is fixed at 0.14 for the Western stock, see (see Anonymous, 2010)). However, there are serious issues concerning the estimation of these quantities for bony fish, specifically during early life period (Morgan, 2008; ICES, 2010). Therefore, most studies proposing informative prior distribution for population growth rate of bony fish circumvent the problem of young-of-the-year mortality rate (YoY) by using a SR relationship, (*e.g.* Meyer and Millar, 1999; Carruthers and McAllister, 2010). Doing so, the fecundity of age-group is expressed in number of recruits and the knowledge of mortality rate of the stages before recruitment is no longer necessary. Other studies focused on marine species for which we have a relatively better knowledge of fecundity and YoY survival: *e.g.* sharks (McAllister et al., 2001b; Cortés, 2002; Hammond and Ellis, 2005), sea turtles (Chaloupka and Balazs, 2007), marine mammals (Brandon et al., 2007). While Brandon et al. (2007) raised the problem of the juvenile survival in prior elicitation for the population growth rate of marine mammals ; most studies on fish population using priors for demographic parameters did not take into account uncertainties around the SR relationship or around YoY survival. Recruitment process is known, for a long time, to be complex and stochastic (Hilborn and Walters, 1991) and as a consequence the survival rates of early life stages remain difficult to quantify (Myers, 1998). This issue has been intensively debated and studied since Hjort's pioneering work (Hjort, 1914, 1926) and has to be examined when using biological assumptions constraining key demographic parameters of exploited fish populations.

The present study aims at assessing how uncertainty about vital rates during earliest life stage affects the probability distribution steepness and population growth rate. To do so, we: (i) estimate uncertainties on vital rates of ABFT from hatching to maximum age with an emphasis on the pre-recruit mortality, (ii) include these uncertainties in the estimation of the probability distributions of the steepness and population growth rate and (iii) discuss the consequences of a high variability in the early life stages survival on those two key parameters.

### 2.2.2 Materials and method

#### Ethics Statement

N/A

#### Outline of the general methodology

We focus on the determination of the probability distribution functions for some vital rates required to estimate the steepness and the growth rate of a fish population. These vital rates encompass mortality of pre-recruit stages, natural mortality at each age after recruitment and absolute annual fecundities at age. Working in a Bayesian framework, these vital rates are modeled using random variables. An extensive examination of the existing literature on the biology and ecology of bluefin tuna and tuna species in general has

been carried out in order to define appropriate distributions for those random variables and is described in the following.

In the framework of age-structured population models, steepness and population growth rate have been expressed as functions of vital rates (fecundities and mortality rate at ages), using the demographic methods proposed by McAllister et al. (2001b) for the population growth ( $r$ ) and Mangel et al. (2010) for the steepness ( $h$ ). Even if they are described as a function of vital rates, their exact distributions can't be obtained analytically and we use a Monte-Carlo simulation method to construct empirical probability distribution for  $r$  and  $h$  (Alvarez-Buylla and Slatkin, 1994; Picard et al., 2009; Mangel et al., 2010), *i.e.* random samples were drawn in the vital rate pdf's, steepness and population growth rate are then calculated for each drawing and hence their empirical probability distributions were derived.

## Population growth rate

We used Leslie population model (Leslie, 1945) to compute the population growth rate. This classical approach has been widely used in ecology (Caswell, 2000) and is one of the demographic methods reviewed by McAllister et al. (2001b) to elicitate the prior of the population growth rate. The population is described by  $N(t)$  vector of length  $A$  describing the number of individuals in each age-class at time  $t$ , with terminal age  $A$  (number of age groups). A transition matrix  $T$  determines the contribution of each individual to the next age-group and to the new generation. The entries of the Leslie matrix are  $S(i)$  and  $F(i)$ : *i.e.*, the survival rate from age  $i$  to age  $i + 1$  and the fecundity at age  $i$  (*i.e.* the average number of age zero female individuals produced by an individual), respectively. In the matrix form, the model is written in the recurrence relationship (2.1):

$$[N_i]_{t+1} = T \cdot [N_i]_t \quad (2.1)$$

As  $T$  coefficients are all positive and constant over time, the composition of the population at  $t + n$  can be predicted by (2.2):

$$[N_i]_{t+n} = T^n \cdot [N_i]_t \quad (2.2)$$

As  $t$  tends to infinity, the contribution of each age group in total population becomes stable. The population growth rate,  $r$ , is  $r = \ln(\lambda)$  with  $\lambda$  the dominant eigen value of matrix  $T$  (Caswell, 2000). In our Monte Carlo approach,  $r$  is computed for 10000 Leslie population matrixes resulting from 10000 random realizations in the pdf parameters.

## Steepness parameter for the Beverton-Holt Stock-Recruitment relationship

Mangel et al. (2010) and Myers et al. (1999) expressed the steepness in a Beverton & Holt stock-recruitment model, such as :

$$h = \frac{\alpha sr W_{bpr}}{4 + \alpha sr W_{bpr}} \quad (2.3)$$

where  $\alpha$  is the maximum number of recruits per spawning biomass unit (slope of SR curve when spawning biomass approaches 0),  $sr$  the sex-ratio and  $W_{bpr}$  the expected surviving biomass per recruit ( $SPR_{F=0}$  in Myers et al., 1999).  $W_{bpr}$  is given by Eq. (2.5) where  $l(a)$  is the fraction of individuals surviving from recruitment (age 1) to age  $a$ ,  $W_f(a)$

the weight of a female at age  $a$ , and  $g(a)$  the probability that a female is mature at age  $a$

$$l(a) = \prod_{i=1}^{a-1} S(i) \quad (2.4)$$

$$W_{bpr} = \sum_{a=1}^A l(a).W_f(a).g(a) \quad (2.5)$$

The simulation of an age-structured population is a necessary step for the calculation of  $\alpha$  to avoid the use of a stock-recruitment relationship (as in Myers et al., 1999) because such a relationship remains, for ABFT, unknown and very poorly fitted from stock assessment data (see Anonymous, 1999, 2010). We used Mangel et al.(2010)'s approach to generate a population of  $N$  individuals with an age-structured model defined by the vector of mortality rates. Once the population is simulated each individual's age is known and its corresponding life history traits (length, weight, fecundity, probability of being mature) can be estimated. Then,  $\alpha$  is given by the ratio of the number of surviving recruits ( $e^{-M_0}.F_{sim}$ ), where  $M_0$  is the cumulative mortality from fertilization to age 1, over the female spawning biomass simulated ( $B_{sim}$ ). The number of surviving recruit is obtained using Eq. (2.6) , with  $F_{sim}$  being the total number of oocytes produced by the simulated population.

$$\alpha = \frac{e^{-M_0}.F_{sim}}{B_{sim}} = e^{-M_0} \frac{\sum_{n=1}^N F(x_n)}{sr. \sum_{n=1}^N W_f(x_n).g(x_n)} \quad (2.6)$$

where  $x_n$  is the age of the  $n^{th}$  fish,  $F(x_n)$  the average number of age zero female individuals produced by this age-N individual,  $g(x_n)$  its probability of being mature,  $W(x_n)$  its weight. It is the possible to write explicitly  $h$  as a function of  $M_0$ ,

$$h = \frac{e^{-M_0} \frac{F_{sim}}{B_{sim}} sr W_{bpr}}{4 + e^{-M_0} \frac{F_{sim}}{B_{sim}} sr W_{bpr}} \quad (2.7)$$

Steepness sample is computed from random realizations in vital rates pdf. To generate a sample for  $\alpha$  we repeated the simulation for K=1000 population of N individuals. 1000 values of  $W_{bpr}$  are computed from Eq. (2.5).

### Estimation of the Young of the Year mortality rate

**Modeling approach** The mortality rate of the Young of the Year,  $M_0$ , is assumed to be the sum of the mortalities resulting from non-fertilization of the eggs  $M_f$  , hatching  $M_h$  , and cumulative mortalities in the early stages (larvae and juveniles)  $M_y$ , Eq. (2.8). For Atlantic bluefin tuna, this cumulative mortality is assumed to occur over the 180 days following the peak of the spawning season that takes place in June (Fromentin and Powers, 2005; Rooker et al., 2007). As a consequence,  $M_y$  is the sum of daily mortality rates  $M_d(x)$ , where  $x$  is the number of days after fertilization, from the 1st of July to the end of the calendar year, Eq. (2.9).  $M_y$  takes into account both density-dependent and density-independent mortality rates, such as death by predation (including cannibalism), competition, starvation, disease, or hostile/favorable environmental conditions.

$$M_0 = M_f + M_h + M_y \quad (2.8)$$

$$M_y = \sum_{x=1}^{180} M_d(x) \quad (2.9)$$

Quantifying the mortality of tuna early life stages from field's experiments is a challenging and difficult task. Nonetheless, there were a few attempts over the last two decades

Table 2.1: Instantaneous and cumulative mortality rates of YOY tunas and small pelagic species. Age is indicated in days post-hatching or days post exogenous feeding (dpef).

Species	Age	Mortality	Reference
<i>Inst. mortality rate (day<sup>-1</sup>)</i>			
<i>Thunnus thynnus</i>	3 to 10	0.2	Scott et al. (1993)
<i>Thunnus albacares</i>	3 to 14 dpef	0.16 0.41	Lang et al. (1994)
<i>Thunnus maccoyii</i>	11 12	0.68 0.97	Davis et al. (1991)
<i>Thunnus orientalis</i>	5 6 7 8 9 10 11 12	1.66 2.41 2.75 0.06 1.74 NA 1.52 1.52	Satoh et al. (2008)
<i>Cumul. mortality rate</i>			
<i>Scomber scombrus</i>	11.42 17.3	6.02 8.14	Ware and Lambert (1985)
<i>Engraulis encrasiculus</i>	100 100	5.99 6.5	Allain et al. (2007)
<i>Engraulis encrasiculus</i>	180	9.94	Pertierra et al. (1997)
<i>Engraulis mordax</i>	180	9.56	Lo et al. (1995)
<i>Sardinops sagax</i>	180	12.25	
<i>Sardinops caeruleus</i>	180 180	7.88 8.465	

(Table 2.1), through larval surveys Davis et al. (1991); Scott et al. (1993); Lang et al. (1994); Satoh et al. (2008). However, these observations are not consistent among the different surveys, possibly because they display very high day-to-day variations: from 0.06 to 2.75 days<sup>-1</sup> according to Satoh et al. (2008). Therefore, they can hardly be used to quantify the overall mortality of young of the year. To overcome this issue, we used the same approach as Mangel et al. (2010) and estimated the daily mortality of the larvae and young juveniles through the equations established McGurk (1986):

$$\log(M_d(x)) = a + b \cdot \log(w_d(x)) + Z_\sigma \quad w_d(x) < 0.00504 \text{ g} \quad (2.10)$$

$$\log(M_d(x)) = a' + b' \cdot \log(w_d(x)) + Z_{\sigma'} \quad w_d(x) > 0.00504 \text{ g} \quad (2.11)$$

where  $a$ ,  $a'$ ,  $b$  and  $b'$  are parameters derived from McGurk's log-regression (McGurk, 1986) and  $w_d(x)$  the individual dry weight x days after fertilization.  $Z_\sigma$  and  $Z_{\sigma'}$  are the estimated variances around log-regressions which are assumed to be random variables normally distributed with mean zero and standard deviation  $\sigma$  and  $\sigma'$ .

**Data used for parameterization** As shown in Eq. 2.8, the YoY mortality is split into fertilization rate, hatching rate and daily mortality up to 180 days after hatching. Fertilization rate of teleost species notably depends on sperm quality and mating behavior (Petersen et al., 1992; Shapiro and Giraldeau, 1996; Rakitin et al., 1999). Although most tuna species exhibit particular mating behavior with male chasing the females(Schaefer

Table 2.2: Parameters and references used for computation of steepness and population growth rate of bluefin tuna population. Probability distribution functions are given for parameters defined as random variables.

Parameter	Distribution or value	Source
<b>Mortality rate post-recruitment</b>		
$A$	Terminal age	30
$\mu_{M(i)}$	Mean mortality rate at age i ( $\text{year}^{-1}$ )	[0.49,0.24,0.24,0.24,0.24, 0.20,0.175,0.125,0.1...,0.1]
<b>Mortality at age 0</b>		
$f_h$	Mortality from laying to hatching	normal(0.5,0.05)
$a$	Daily mortality rate at unit weight ( $\text{day}^{-1}$ ) $w_d < 0.00504$	$2.2 \times 10^{-4}$
$b$	Daily mortality rate scaling factor $w_d < 0.00504$	-0.85
$\sigma$	Daily mortality rate sd $w_d < 0.00504$	0.86
$a'$	Daily mortality rate at unit weight ( $\text{day}^{-1}$ )	$5.26 \times 10^{-4}$
$b'$	Daily mortality rate scaling factor	-0.25
$\sigma'$	Daily mortality rate sd	0.80
$w_{egg}$	Egg weight at fertilization ( $10^{-6}\text{g}$ )	42.8
$w_{ef}$	Larvae weight at first exogenous feeding ( $10^{-6}\text{g}$ )	normal (21.7, 4)
$t_{hatch}$	Incubation period (day)	uniform(0.77, 2)
$t_{ef}$	Time from hatching to first exogenous feeding (day)	uniform(2, 4)
$k_1$	Power growth factor 0 to 20 dpef*	1.851
$fl(x)$	Juvenile fork length x dpef*	$41.20 + 2.37.x$
$w_{juv}(x)$	Mean juvenile weight x dpef*	$1.92 \times 10^{-6}.fl(x)^{3.39}$
$hf$	Juvenile hydration factor	0.85
<b>Fecundity</b>		
$sr$	Sex-ratio	0.5
$g(x)$	Proportion of mature female at age x	[0,0,0,0.5,1,...,1]
$R_f$	Reproduction frequency ( $\text{year}^{-1}$ )	uniform(0.25,1)
$bf$	Batch fecundity (oocytes)	normal(61.44, 48.33)
$N_{batch}$	Number of batch	uniform(2,10)
$L_\infty$	Asymptotic size (cm)	314.90
$k$	Von Bertalanffy growth rate ( $\text{year}^{-1}$ )	0.089
$t_0$	Theoretical age at size 0 (year)	-1.13
$A$	Length-weight conversion factors	$1.96 \cdot 10^{-5}$
$B$		3.0092

et al., 2001), external fecundation and the very large number of expelled gametes makes fertilization rate of large pelagic fishes difficult to measure. Hatching rate for tuna is reported at about 80% (Margulies et al., 2007; Lioka et al., 2000) and "normal" hatching, i.e. without lethal malformations between 40 and 60% (Lioka et al., 2000). Following these studies, we assumed that fertilization and hatching are responsible for a 50% loss of expelled oocytes and more precisely to be a random variable normally distributed with mean of -log(0.5). Considering the lack of precision and unknown variability of these biological processes a CV of 10% was used for this parameter. Note that a CV of 25% has been also tested for a few life history parameters (i.e. for non-fertilization, and hatching rate and post-recruits mortality rates) and it appeared that the population growth rate and steepness distributions were robust to the choice of the CV values.  $a$ ,  $a'$ ,  $b$  and  $b'$  are directly derived from McGurk's estimations. Residual variances around the log-regressions are calculated with McGurk's data to provide estimations of  $\sigma$  and  $\sigma'$  (Mangel et al., 2010). The daily mortality rate being dependent on the weight (Eqs 2.10 and 2.11), we had to estimate the daily weight of larvae and juveniles. Early life stage is split into 5 periods corresponding to specific physiological periods or to periods for which a growth curve is available. Daily weight is set as follow:

$$\begin{aligned}
 w_d(x) = & w_{egg} \cdot 1(t_{hatch} - x) \quad (i) \\
 & + w_{egg} - (x - t_{hatch}) \frac{w_{egg} - w_{ef}}{t_{hatch} - t_{ef}} \cdot 1(x - t_{hatch}) \cdot 1(t_{hatch} + t_{ef} - x) \quad (ii) \\
 & + w_{ef} \cdot (x - t_{ef} + 1)^{k_1} \cdot 1(x - t_{hatch} + t_{ef}) \quad (iii) \\
 & + w_d(20) \cdot e^{k_2 * x} \cdot 1(t_{hatch} + t_{ef} + 60 - x) \quad (iv) \\
 & + W_{juv}(x) \cdot (1 - h_f) \cdot 1(x - t_{hatch} + t_{ef} + 60) \quad (v)
 \end{aligned} \tag{2.12}$$

where  $1(x)$  is the indicator function, i.e  $1(x) = 1$  if  $x > 0$  and  $1(x) = 1$  if  $x < 0$ .  $w_{egg}$  is the dry weight of the egg,  $w_{ef}$  dry weight of the larvae at first exogenous feeding,  $t_{hatch}$  the number of day before hatching,  $t_{ef}$  the number of day before exogenous feeding starts,  $k_1$  a power growth factor,  $k_2$  an exponential growth factor,  $W_{juv}(x)$  are the average weight of the juvenile (in grams) at date  $x$  after fertilization and  $h_f$  the hydration factor for juveniles.

(i) Incubation period. Dry weight is assumed to be constant over this period at  $42.8 \times 10^{-6}$  g according to Margulies et al. (2007) (Table 2.2). Time to hatch is commonly admitted to be related to temperature (Houde, 1989; Pépin and Myers, 1991). Incubation duration of bluefin tuna's eggs has been measured for different temperatures and appears to be between 1.8 days at 20°C and 0.8 days at 32°C (Miyashita, 2002); which is consistent with the relationship given by Jusup et al. (2011). Other observations have shown that hatching occurs between 1.0 and 1.6 days after fertilization for Atlantic bluefin tuna (Itoh et al., 2000) while incubation period is around 48 hours at 23°C for Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) (Sawada et al., 2005). As the seawater temperatures encountered in the Mediterranean Sea during bluefin tuna reproduction is usually below 27°C (Fromentin and Powers, 2005; Rooker et al., 2007), minimum incubation time is set to 1 day and maximal incubation time to 2 days. Stochastic variations in duration of incubation is taken into account by assuming that  $t_{hatch}$  is a random variable with a uniform distribution between theses 2 bounds.

(ii) From hatching to mouth opening. During this period, only endogenous feeding is possible for the larva as the mouth is not open and the digestive system is not functional (i.e. yolk sac stage). Growth starts with the beginning of exogenous feeding, which coincides with mouth opening and the formation of the 1st increment on otolith (Brothers et al., 1983). As the larvae is not able to feed, a weight loss is observed (Margulies et al.,

2007). In the lack of specific information  $w_d(x)$  is calculated by a linear interpolation between  $w_{egg}$  and  $w_{ef}$  on the number of days between  $t_{hatch}$  and  $t_{ef}$ . It is assumed that  $w_{ef}$  and  $t_{ef}$  are random variables,  $w_{ef}$  is normally distributed with parameters based on values given in Margulies et al. (2007) to account for variability between individual weights at first feeding.

The choice of bounds for  $t_{ef}$  distribution is based on observations related for various tuna species. For Atlantic bluefin tuna, first increment on otolith is formed between 4.7 and 5.6 days after fertilization (incubation period 1.0 to 1.6), which would imply a time between hatching and first feeding of 3.1 to 4.6 days (Itoh et al., 2000). This is in agreement with (1) two other studies on bluefin tuna larvae, i.e. Kaji et al. (1996) who observed the formation of the digestive system is established on at 3-days, and Miyashita et al. (2001) who observed the onset of feeding in larvae 3 days after hatching as well as (2) with several studies on related tuna species, such as (Kawakami et al., 2008) for Pacific bluefin tuna, (Jenkins and Davis, 1990), Margulies et al. (2007) and (Kaji et al., 1999) for yellowfin tuna. Considering all these informations,  $t_{ef}$  is assumed to be uniformly distributed between 2 and 4 days.

(iii) From the first exogenous feeding to 20 days post exogenous feeding (dpef). A power growth curve is used to predict  $w_d(x)$  until 20 dpef with growth factor  $k_1$  taken from Garcia et al. (2006).

(iv) From 20 to 60 dpef. In the absence of information for this period, it is assumed that growth is exponential (Kaji et al., 1996) with  $k_2$  calculated as  $w_d(t_{ef} + 60)$  - time for which information on growth is available (see after) - reaches a dry weight determined from the growth curve used for juveniles

(v) From 60 dpef to 180 dpef. We used the growth function derived from otolith readings on bluefin tunas between 600 and 1000 grams (La Mesa et al., 2005); Table 2.2) and took into account variability between individuals by assuming that  $W_{juv}(x)$  was normally distributed random variable with mean  $W_{juv}(x)$  and 0.1 as coefficient of variation. To be consistent with the von Bertalanffy growth curve from Restrepo et al. (2009) which gave the weight at the end of the year 0, dry weights between 150 and 180 days were calculated using a linear interpolation.

As mentioned above, several observations of daily mortality/survival rates have been completed and are given in Table 2.1 for comparison purpose.

### Mortality rate from recruitment to terminal age

From age 1 (calendar year) to terminal age, we considered the age-specific natural mortality vector  $[\mu_{M(1)}, \dots, \mu_{M(A)}]$  given by the scientific committee of ICCAT which is based on tagging experiments conducted on southern bluefin tuna, *Thunnus maccoyii* (SBT) (Anonymous, 1996). Noise was added in mortality at age vector by randomly drawing  $M(i)$  in a Gaussian distribution with mean  $\mu_{M(i)}$  and CV 10%. Survival at age  $i$   $S(i)$  is obtained by transforming natural mortality rates at age  $i$  with  $S(i) = e^{-M(i)}$ .

### Absolute fecundities at age

**Modeling approach** The absolute fecundity  $F(i)$  represents the mean contribution to spawning in number of eggs by a female at age  $i$ . Considering that reproduction might not occur every year (Lutcavage et al., 1999; Fromentin and Powers, 2005), we introduced the random variable  $Spe$  which is the interval between reproductive events (see below).  $F(i)$  are calculated using the following relationship:

$$F(i) = sr \times f_A(i) \times g(i) \times \frac{1}{Spe} \quad (2.13)$$

where  $sr$  is the sex-ratio,  $f_A(i)$  the annual fecundity *i.e.* the number of eggs produced a fish of age  $i$ , and  $g(i)$  the proportion of mature individual at age  $i$ .  $f_A(i)$  is given by

$$f_A(i) = bf \times W_f(i) \times N_{batch} \quad (2.14)$$

where  $bf$  is the relative batch fecundity *i.e.* the number of oocytes expelled per grammes of body,  $W_f(i)$  the weight of a female at age  $i$  and  $N_{batch}$  the total number of batches during the spawning season. Note that we considered that oocytes are all hydrated and become eggs.  $bf$  and  $N_{batch}$  are random variables.

Weights at age  $W(i)$  are calculated from the fork lengths at age  $i$ ,  $L(i)$ , for the East Atlantic and Mediterranean bluefin used by ICCAT, *i.e.*  $W(i) = 1.96 \times 10^{-5} \cdot L(i)^{3.0092}$  (Anonymous, 1999). Presence of sexual dimorphism with males growing faster than females has been suggested for the Southern bluefin tuna (Farley et al., 2007) but not for Pacific bluefin tuna (Chen et al., 2006). Regarding, ABFT, if sexual dimorphism has been reported in trap catches (larger of individuals  $> 250$  cm being mostly male, see e.g. Mather et al., 1995), this issue is assumed to be less acute than for other species (such as swordfish) and is not considered for ABFT stock assessment. For simplicity, we therefore assumed a single growth function. Samples of  $L(i)$  are drawn into normal distributions whose the mean is calculated from Von Bertalanffy growth function and CV set to 10% which is equivalent to the variance deduced from the growth curve of West Atlantic bluefin tuna by Restrepo et al. (2009)

**Data used for parameterization** The parameters of the Von Bertalanffy growth function were taken from Cort (1991). Sex-ratio is generally admitted to be balanced for Atlantic bluefin tuna populations (Fromentin and Powers, 2005). According to Mather et al. (1995) and Corriero et al. (2005), median sexual maturity is reached at about 110 cm fork length which corresponds to 4 years-old females. Archival tagging information has revealed that ABFT may skip spawning in some years (Lutcavage et al., 1999; Galuardi et al., 2010). Irregular reproduction events have been also observed for bluefin tuna in captivity conditions (Lioka et al., 2000). With no information regarding the number of years skipped for reproduction and the frequency of such event, we assume that  $Spe$  is independent of age and that the reproduction has the same probability (0.25) to occur every 1 (as assumed in the ICCAT assessment), 2, 3 or 4 years.

Medina et al. (2002, 2007) estimated the batch fecundity per gram of body weight for Atlantic bluefin tuna, at 66.8 and 58.8 oocytes.g<sup>-1</sup>, respectively. Values between 126 and 56 oocytes.g<sup>-1</sup> were also found in studies on fecundity of bluefin tuna and related species (Rodriguez-Roda, 1967; Baglin, 1976; Farley and Davis, 1998; Schaefer, 1998; Schaefer et al., 2001, 2005; Itano, 2000). Mean and standard deviation of  $bf$  distribution were calculated from the batch fecundity values given by Medina et al. (2002, 2007) which are the most recent studies using stereological analysis of ovaries. The number of batch per reproductive event has been inferred from the time spent on a spawning ground and spawning frequency. Direct observations from archival tagging indicate that a spawner might stay from 2 weeks (Gunn et al., 2001) to 39 days (Teo et al., 2006) on spawning grounds. Assuming a spawning frequency of about 1.2 days (Medina et al., 2007) and a time spent at a spawning ground of 2 weeks the total number of batches per spawning season would be at around 12. Observations of spawning events during rearing experiments indicate that this estimate corresponds to a maximum number of batch (Fauvel pers. comm.). In addition, Jusup et al. (2011) have estimated, through a bioenergetic model that the number of batch would be around 9. For all these reasons, it was assumed that  $N_{batch}$  has a uniform distribution with lower and upper bounds respectively 1 and 10.

### 2.2.3 Results

#### Vital rates

**YOY mortality rate** During the first 4 days after fertilization, estimated daily mortality rates were above  $1 \text{ d}^{-1}$  (i.e. survival around 30% per day) and highly variable. Over this period of endogenous feeding, larval weight remained low which induces high mortality. Thereafter, larval growth became exponential ; mean values increased from  $6.5 \times 10^{-5}$  to  $7.2 \times 10^{-4}$  grams between 5 and 10 days after fertilization. Consequently, daily mortality rates strongly decreased from  $0.1 \text{ d}^{-1}$  after 10 days to below  $0.02 \text{ d}^{-1}$  at 30 days after fertilization, and became less variable. Observed mortality rates (in rearing as well as in field conditions) were in agreement with the overall magnitude of estimated mortality rates (Fig. 2.1a). Cumulative mortality rates increased very rapidly as 80% of  $M_0$  (180 days) is achieved after 8 days and the distribution of cumulative mortality after 15 days was almost similar to distribution (6 months after fertilization; Fig. 2.1b), indicating that estimates of  $M_0$  (and thus its range of possible values) mainly depended on the weight estimates at earlier life stages. Unsurprisingly, the estimates of  $M_0$  exhibited a skewed distribution with a median value and standard-deviation of  $12.4 \text{ d}^{-1}$  and  $4.6 \text{ d}^{-1}$ , respectively (Fig. 2.1c). The uncertainty about the estimates of  $M_0$  were substantial (i.e., with 5% and 95% quantiles corresponding to values of 7.66 and 21.9, respectively). This variability led logically to a large interquartile range in the estimates of the survival of the early stages,  $S_0$  that extended over several orders of magnitude. 50% of estimated values of  $S_0$  range between 0.00002% and 0.004% after 180 days. Influence of specific life history traits has been investigated, especially to examine potential variability due to dependence among some random variables. Choosing  $t_{ef} = 2$  and  $t_{ef} = 4$  makes that the  $M_0$  distribution have different means (of 11.4 and 15.2, respectively), but equivalent standard deviations. This indicated that the value of  $t_{ef}$  had little influence on the variability of  $M_0$  distribution but can influence its mean.

**Fecundity** The number of expelled oocytes per batch was estimated at about 8 million for a 10 years-old fish and at around 20 million oocytes for a 20 years-old fish . Taking into account the number of batches per year, the reproduction frequency, the mean number of expelled oocytes by a 20 years-old female would be about 32 106 per year (Fig. 2.2). As expected, the mean value and the variance of the annual fecundity strongly increased with age. For the oldest individuals ( $> 20$  years), the median values of annual fecundity stabilized around 30 million oocytes. These distributions included a large variability with a CV close to 1 for all ages.

#### Population growth rate

Distributions of  $M_0$ , post-recruitment mortality rates and annual fecundity being estimated, it was then possible to estimate the population growth rate,  $r$ , using the Leslie matrix model. Population growth rate estimations extended from -0.5 to 2.5, with a median value of 0.56 (Table 2.3). Negative values of  $r$  corresponded to low fecundities or high mortality for early stages. This distribution of  $r$  can be thus considered as weakly informative ( $CV \approx 1$ ), akin to a uniform distribution ranging between 0 and 1.

Since  $M_0$  appeared to be a key parameter when estimating the population growth rate, a sensitivity analysis was conducted for the distribution of  $r$  vs.  $M_0$ . Fig. 2.3 shows the importance of  $M_0$  in population growth rate estimation. Both parameters were indeed strongly and negatively correlated ( $r_{spearman} = -0.99$ ) ;  $M_0$  values of 10 to 15 leading to  $r$  values between 0 and 1.

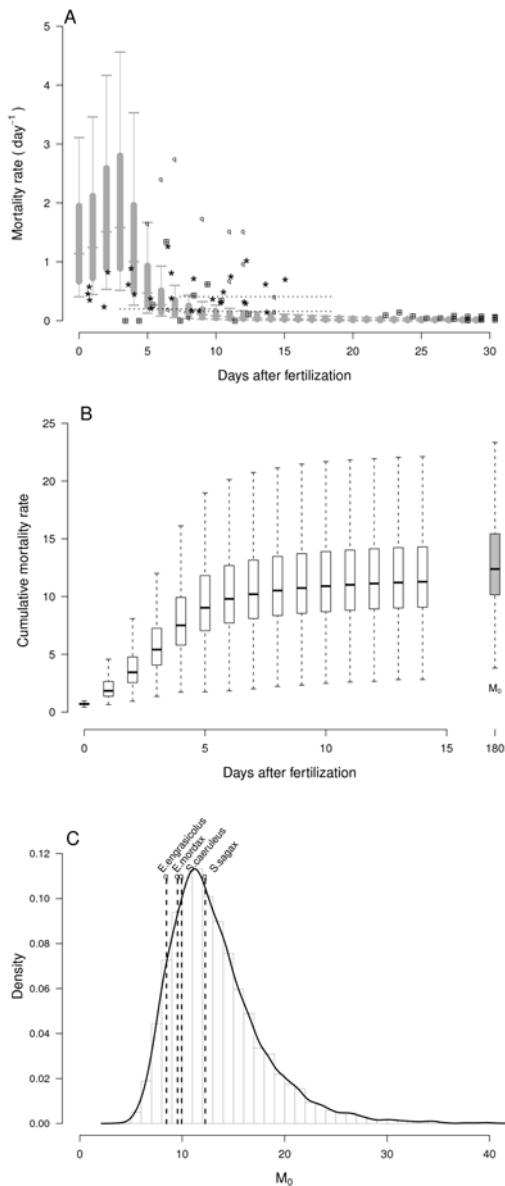


Figure 2.1: Overview of daily mortality rates and  $M_0$  with comparisons to other species (a) Distributions of daily mortality rates over 30 days after fertilization. Fine vertical grey lines represent the range between 5 and 95% quantiles, thick grey lines the interquartile range. Points represent observed mortality rates of scombrids larvae : • tunas (field observations), \* mackerel (field observations) , □ tunas (rearing observations). (b) Boxplots of cumulative mortality rates over 15 days after fertilization, comparison with cumulative mortality 180 days after fertilization. (c) Estimated distribution for bluefin tuna. Comparison on x-axis to of 4 small pelagic species.

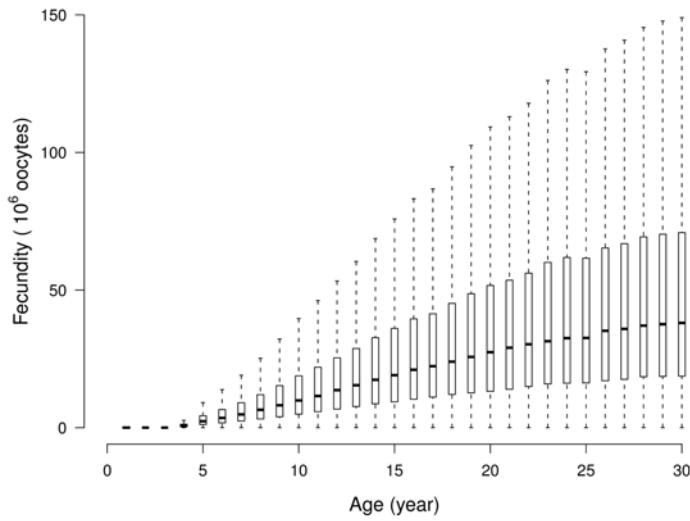


Figure 2.2: Boxplots of mean contribution to reproduction in number of oocytes

Table 2.3: Summary statistics of estimated demographic quantities for bluefin tuna population.

	Parameter	5%	25%	50%	75%	95%	mean	sd
$M_0$	Mortality rate at age 0	7.7	10.2	12.5	15.6	21.9	13.4	4.7
$W_{bpr}$	Expected spawning biomass per recruit	401	440	470	500	549	472	44.9
$\alpha$	Recruit per spawning biomass unit	0.00	0.03	0.55	6.00	80.4	17.8	74
$r$	Population growth rate	-0.20	0.15	0.54	0.95	1.49	0.57	0.53
$h$	Steepness	0.00	0.60	0.97	1.00	1.00	0.76	0.36

The other vital rates did not affect so strongly the  $r$  estimates. None of the vectors of fecundity at ages  $F(4)\dots F(A)$  showed any significant correlations with the population growth rate. When testing a modification of the population fecundity by artificially decreasing the reproduction frequency to  $Rf \sim uniform(0.25, 0.33)$  and the number of batches to  $Nbatch \sim uniform(2, 5)$ , the distribution of  $r$  was only slightly affected: shift to the left by a value of 0.1 (with a median of 0.4 and the same standard deviation). Sensitivity of  $r$  and steepness to difference in age-at-maturity between the eastern and western ABFT stocks (4 versus 9 years old, see ICCAT 2010) has been also tested. Given this parametrization, the median value of  $r$  decreased to 0.35 which indicated an effect of the maturity schedule on the population growth rate. Post-recruit natural mortality rates (from age 1 to terminal age) and number of age-groups were not correlated with  $r$  and had minor influence on the population growth rate estimates. Similar  $r$  distributions and statistics were obtained for a number of age-group of  $A = 20$  and  $A = 30$ . Assuming a decrease of  $\mu_{M(i)}$  by 10%, then by 20%, successively to check the influence of natural mortality rates in  $r$  calculation, we found that a 10% decrease does not change  $r$  statistics. Reducing  $\mu_{M(i)}$  by 20% generated a slight shift of the population growth rates, about 0.05 to right side of the distribution.

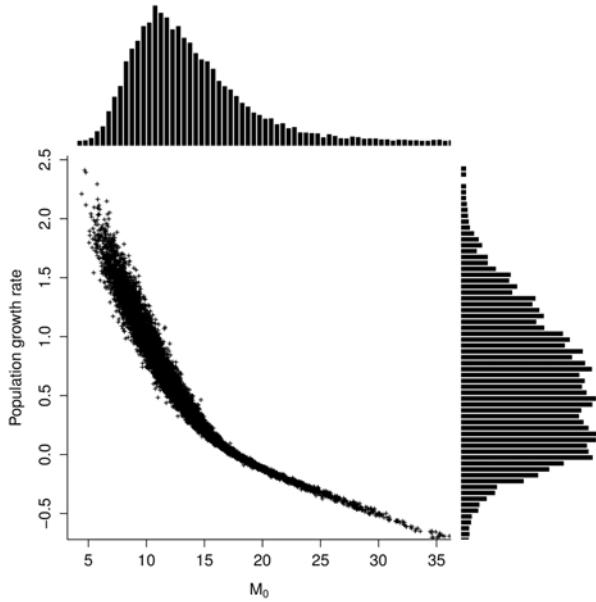


Figure 2.3: Population growth rate  $r$  plotted in relation to age 0 mortality rate with marginal distributions of each parameter represented along respective axes.

### Steepness & Stock-Recruit quantities

Steepness and stock-recruits quantities were estimated using the vital rates estimates described for the population growth rate. The mode of the corresponding distribution of the steepness is about 0.99 (Fig. 2.4b). One surviving recruit was expected to produce around 470 kg of mature biomass in unfished conditions (i.e. median value of  $W_{bpr}$ , Table 2.3). As,  $W_{bpr}$  depended mostly on survival and growth parameters, Eq. (2.5), the potential contribution to spawning stock biomass was mainly limited by mortality, which was thus restricted in our study to natural mortality. Quantitatively speaking, a 10% decrease in post-recruit mortality rates leads to a median value of  $W_{bpr}$  of 600 kg. Note that a value of 470 kg would correspond to a fish of 284 cm long and about 23 years old, so significantly lower than the maximum length ( $> 300$  cm), maximum weight ( $> 700$  kg) and maximum age (about 40 years) of ABFT (Fromentin and Powers 2005).

The number of recruits produced per a spawning biomass kilogram ( $\alpha$ ) depicts a strong asymmetric distribution, with a few high values on the right (Fig. 2.4b). 50% of the  $\alpha$  values range between 0.03 and 6.00 (Table 2.3). This large interval indicates that a 100 kg spawner can yield between 3 and 600 recruits per year.  $M_0$  again appears as a key parameter for the calculation of the stock recruitment parameter  $\alpha$  (Fig. 2.4c). Low age-0 mortality rates ( $M_0 < 10$ ) generate important number of recruits per SSB ( $\alpha > 1$ ) while  $M_0 > 13$  induce few recruits per SSB unit.

We first investigated  $h$  against the corresponding distributions of  $\alpha$  and  $W_{bpr}$ , see Equation (2.3). There was no apparent relationship between the steepness and  $W_{bpr}$  (Fig. 2.4d). However,  $h$  appeared directly related to  $\alpha$  (Fig. 2.4b), as a number of recruits per kilogram of SSB  $> 0.1$  generated systematically steepness values greater than 0.8. Conversely, low steepness values were associated to a small number of recruits per unit of SSB. We further examined the sensitivity of the steepness to  $M_0$  and others parameters involved in Eq. (2.7). As showed for population growth rate, there was a strong negative relationship between  $M_0$  and the steepness (Fig. 2.4a). The steepness was systematically close to 0.99 for values of  $M_0 < 12$ , while it decreased rapidly for  $M_0 > 14$ . In addition,

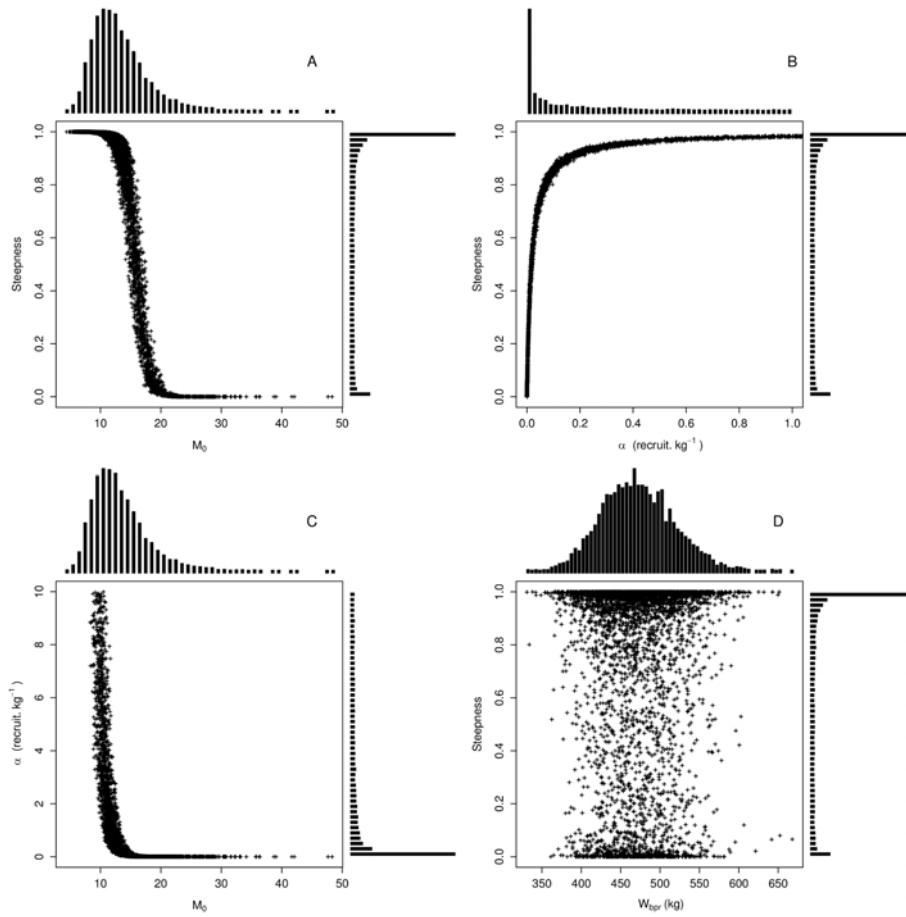


Figure 2.4: Relationships between stock-recruit quantities, steepness and  $M_0$  (a) Steepness  $h$  plotted in relation to age 0 mortality rate (b) Steepness  $h$  plotted in relation to recruits per spawning biomass  $\alpha$ . (c)  $\alpha$  plotted in relation to  $M_0$  (d)  $h$  plotted in relation to spawning biomass per recruit  $W_{bpr}$ . Marginal histogram of each parameter is represented along respective axes.

no significant relationship has been found between  $h$  and  $F_{sim}$  or  $B_{sim}$ . The potential influence of the fecundity on the steepness had been checked by decreasing the reproduction frequency and the batch number as described for  $r$ . In such case lower estimates for  $\alpha$  were obtained (mean=11.15 and median=0.46) but  $h$  distribution remained unchanged.

### Role of $M_0$

For illustration purposes,  $r$  and  $h$  were re-calculated using informative distributions of  $M_0$ . Three different Gaussian pdf were simulated with mean 12.5, 17.5 and 19.5  $\text{y}^{-1}$  respectively and a CV of 10%. Precise distributions of  $M_0$  induced more informative distributions for  $r$  and  $h$ , but with different means and modes (Fig. 2.5). The modes of the steepness distributions ranged from 0.9 in the case b to 0.2 in the case d while the modes for the population growth rate varied from 1.1 to 0. Additionally, the steepness displayed a non-informative distribution for  $M_0$  in the interval [15, 20] (Fig. 2.5c). This simple simulation exercise clearly showed how much sensitive are  $r$  and  $h$  distributions to  $M_0$ . Note that the high mortality scenario (i.e. Fig. 2.5 d-h) led to unrealistic distributions of  $r$  and  $h$ . The above results were further robust to potential dependence among the different life history traits variables. Correlations of 0.7 and 0.9 between  $M_0$  and total fecundity did not reduce the variance of  $r$  distribution and did not change this of  $h$  (for a correlation

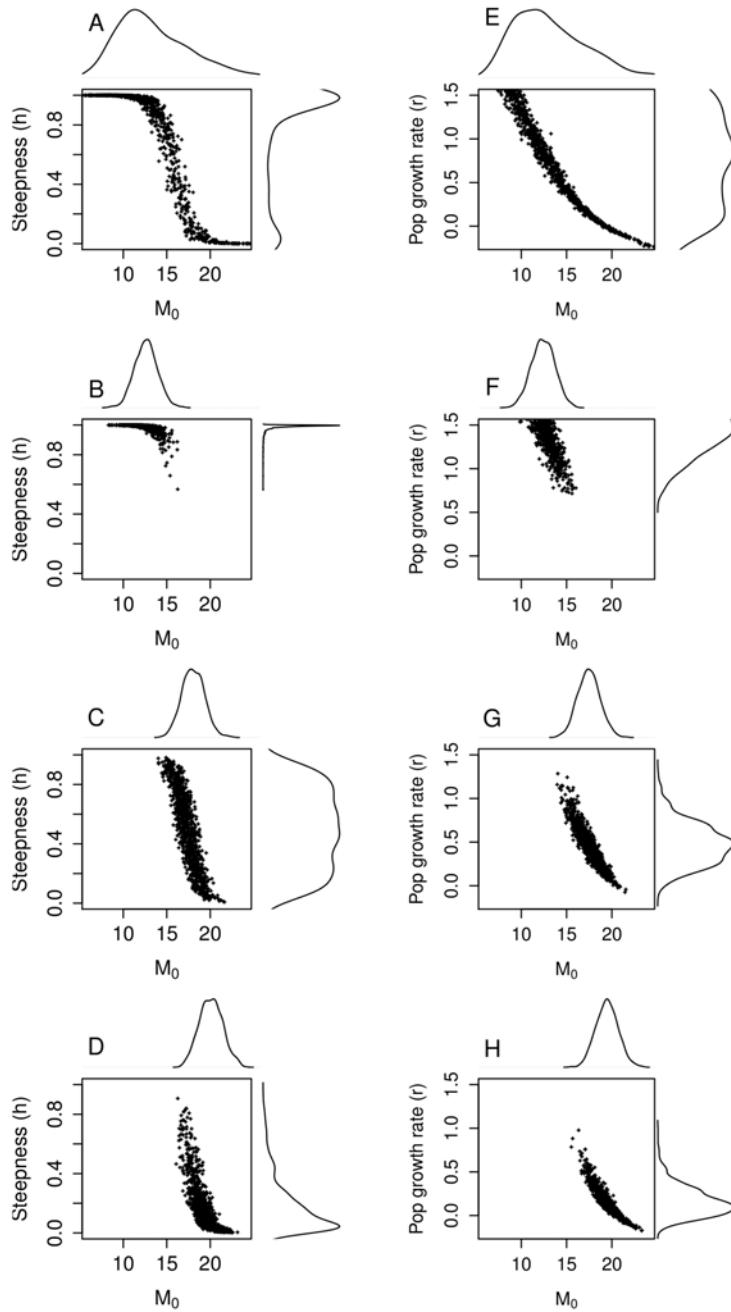


Figure 2.5: Steepness  $h$  (left panel) and population growth rate  $r$  (right panel) plotted in relation to different distributions of  $M_0$  (age 0 mortality rate). (a-e) the whole distribution of  $M_0$  (mean 13.4 and CV 35%) (b-f) a simulated Gaussian distribution with mean equal 12.5 ( median value of the whole distribution) and CV=10% (c-g) Gaussian distribution with mean equal to 18.5 and CV=10% (d-h) Gaussian distributions with mean equal to 21.5 and CV=10%.

of 0.9 between  $M_0$  and total fecundity,  $r_{spearman}$  is -0.99 between  $M_0$  and  $r$  and between  $M_0$  and  $h$ ). This result confirms that  $r$  and  $h$  distributions are primarily driven by the  $M_0$  distribution.

Table 2.4: Summary statistics of estimated demographic quantities for bluefin tuna population obtained with the acceptance-rejection procedure.

Parameter		5%	25%	50%	75%	95%	mean	sd
$M_0$	Mortality rate at age 0	7.4	9.8	11.6	13.8	16.4	11.78	2.74
$W_{bpr}$	Expected spawning biomass per recruit	400	440	470	500	548	471	45
$\alpha$	Recruit per spawning biomass unit	0.01	0.14	1.25	8.45	99	22	86
$r$	Population growth rate	0.07	0.34	0.70	1.12	1.74	0.77	0.53
$h$	Steepness	0.00	0.60	0.99	0.99	0.99	0.76	0.36

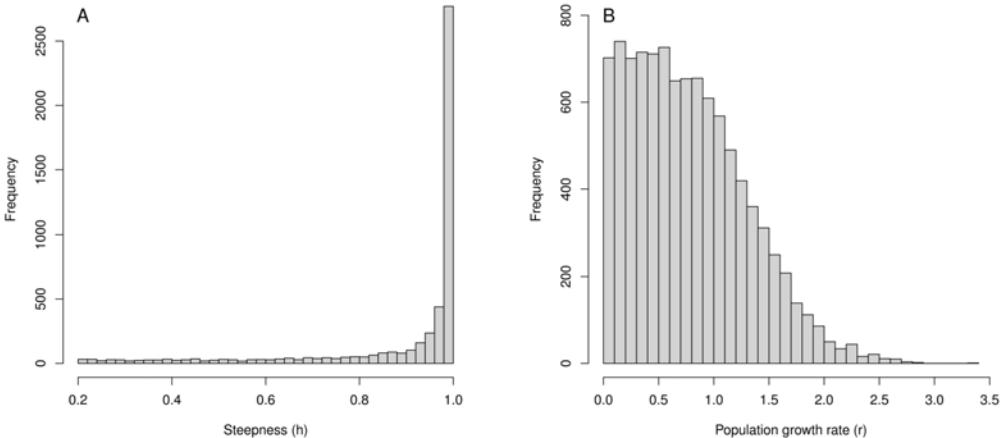


Figure 2.6: Distributions of the steepness ( $h$ ) and the population growth rate ( $r$ ) obtained with an acceptance-rejection procedure to limit  $r$  range to  $[0, +\infty[$  and  $h$  range to  $[0.2, 1[$ .

### Corrected Bayesian priors

Values of  $r$  and  $h$  lower than 0 and 0.2, respectively, referred to biological situations where the bluefin population would be in decline and are thus not consistent with the basic assumptions of the biomass dynamic model and the Beverton & Holt SR model. As illustrated by Fig. 2.3 and 2.4a, high values of  $M_0$  ( $>18$ ) were responsible for both negative values of  $r$  and values of  $h < 0.2$  (some values that make sense within the estimation using the Leslie matrix model). A procedure was then implemented to reject all random drawings for which  $r < 0$  or  $h < 0.2$ , to obtain prior distributions for  $r$  and  $h$  usable in a biomass dynamic or Beverton & Holt models. In that case,  $h$  distribution still displayed a great proportion of values close to 0.99 while the  $r$  distribution had a greater mean and median than in the initial case, but still an important CV (Fig. 2.6a,b and Table 2.4).

#### 2.2.4 Discussion

The use of life history traits appears appealing for the elicitation of priors for demographic parameters and some relationships may be elaborated between vital rates, steepness and population growth rate. However, the prior elicitation of such parameters requires estimates of key life history traits over the whole life cycle of the species. Large uncertainties are inherent to such demographic approaches on most marine teleost species

principally because of intrinsic variability and partial knowledge of mortality schedules and reproductive ecology. We have addressed this point by considering almost all life history traits as random variables which were assigned probability distribution reflecting these uncertainties. Furthermore, sensitivity of population growth rate and steepness to most of life history traits has been checked. Apart from sensitivity of population growth rate to age at maturity (see Myers et al., 1997), influence of reproductive ecology and post-recruit natural mortalities on steepness and population growth rate is limited.

Complex biological processes have been modeled by functional relationships that usually used in fisheries science or marine ecology (such as the Von Bertallanffy growth curve). These simplifying assumptions may have influence our results, but we could hardly take into account for alternative models or dynamics for key biological processes (such as mortality, growth, maturity) because this would have induced a huge number of additional simulations. Therefore, we only kept simple and widely-used functions and relationships.

After a detailed study of the entire life cycle of the bluefin tuna, we conclude that  $M_0$  is the critical biological parameter to precisely estimate the steepness and the population growth rate. In other words, a reasonably informative distribution of  $r$  would imply that  $M_0$  is known precisely. As  $M_0$  is highly variable, this results in poorly informative priors of  $r$ . Our findings showed that the distribution of  $r$  is more variable than suggested by previous studies, which did not deeply investigated basic biological parameters, such as natural mortality of early life stages. Meyer and Millar (1999) used a prior distribution of  $r$  ranging from 0.13 to 0.48 (10% and 90% quantiles, respectively) while *a priori* estimates provided by Carruthers and McAllister (2010) for yellowfin tuna and albacore populations were at 0.2 and 0.4, respectively. For the steepness, Mangel et al. (2010) noted a mode around 0.9 for the Southern bluefin tuna population while through a meta-analysis Myers et al. (1999) estimated this parameter at 0.52 for Scombridae and at 0.88 for swordfish (*Xiphias gladius*), by basing their estimates on stock assessment estimates.

In our study, the mode of the steepness distribution is very close to 0.99 because of a large proportion of  $M_0$  values  $< 15$ . The low proportion of steepness values  $< 0.2$  (12% of the initial sample of  $M_0$ ) were generated for  $M_0 > 18$ . Although, Pacific bluefin and ABFT have different maturity schedules, the difference between our estimate of  $h$  and this by Mangel et al. (2010) for a similar species (*i.e.* Pacific Bluefin tuna) is likely to come from differences in  $M_0$  distribution. Our results have clearly showed that the distribution of  $M_0$  does really matter in  $h$  estimates. Growth functions for eggs and larvae are different in Mangel et al. (2010) and this study, which may have caused differences in early mortality rates. The estimate of  $M_0$  is based on an empirical "mortality-size" relationship described by many authors (McGurk, 1986; Pépin, 1991; Gislason et al., 2008). Indeed, there is no general process-oriented modeling approach for estimating mortality rates of young stages of bony fish, although some new approaches based on heavy sampling effort have been recently developed, see e.g. Allain et al. (2007) for anchovy. As a process-oriented modeling approach for the natural mortality of bluefin larvae has not yet been proposed, this empirical relationship for  $M_0$  appears then as a practical approach. McGurk's relationship is based on a dataset gathering various bony fish species which however display rather similar early-life strategies.

As mentioned all the parameters (e.g. incubation and yolk sac period duration, larval growth rate) involved in the  $M_0$  calculation are random variables, so that we could have kept all sources of uncertainties attached to the biological and ecological processes of interest. We used additional information from other species when we had no relevant in-

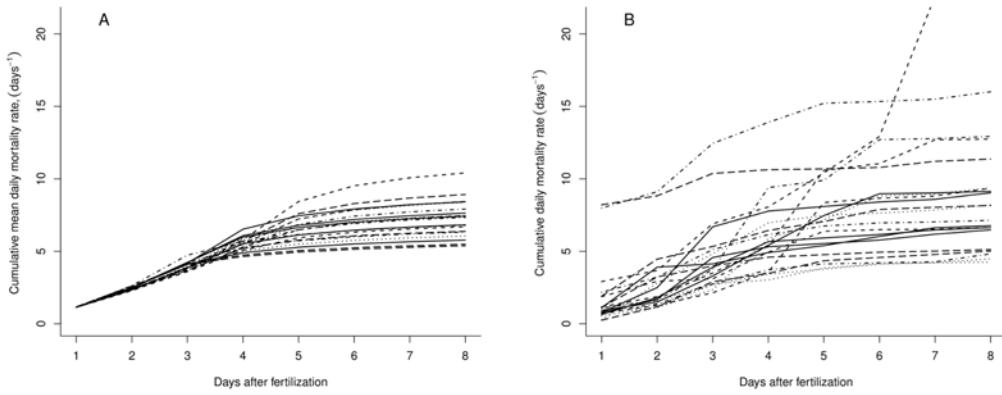


Figure 2.7: Comparison between cumulative early mortality including or not variance of McGurk's log-regressions. (a) Sample cumulative mean mortality rates  $\mu_{Md(x)}$  from 1 to 8 days after fertilization,  $\mu_{Md(x)} = a + b\log(w_d(x))$  for  $w_d < 0.00504$  and  $\mu_{Md(x)} = a' + b'\log(w_d(x))$  for  $w_d > 0.00504$  (b) Sample cumulative mortality rates  $Md(x)$  from 1 to 8 days after fertilization, taking into account  $Z_\sigma$  and  $Z_{\sigma'}$  the estimated variances around McGurk's log-regressions.

formation for ABFT and only from close tuna species (such as southern or Pacific Bluefin tuna and yellowfin tuna). This approach remains, to our knowledge, pertinent as tunas species exhibit similar reproductive biology and behavior. The values of the different life history traits variables that we used came from studies that did not take into account for potential correlations among these variables and this could result in over-estimating the final variances. The means of  $M_0$ ,  $r$  and  $h$  distributions were affected by different values of some early-life history traits, especially wef and tef. As they were defined as random variables, the variability of these quantities is incorporated in the final distributions. However, we showed that the variability in  $M_0$ ,  $r$  and  $h$  distributions is poorly affected by the use of different values for  $t_{ef}$  and thus by the potential dependence between life history traits variables.

Our results are consistent with available estimates for small pelagics, see 2.1 for a comparison with Ware and Lambert (1985); Lo et al. (1995); Perttierra et al. (1997); Alain et al. (2007). Furthermore, our estimated intrinsic variability in larval mortality is in agreement with the rare in situ estimates carried out by Satoh et al. (2008) who found, at sea, very high day-to-day variations in  $M_0$  of Pacific bluefin tuna (ranging from 0.06 to  $2.75 \text{ d}^{-1}$ ). The large variability in  $M_0$  distribution is mostly due to the standard deviation re-calculated from the McGurk's allometric relationship. There is indeed a radical difference in the dispersion of the cumulative mortality rates from 1 to 8 days - and consequently on  $M_0$  - if the residual variance in McGurk's log-regression is taken into account or not (Fig. 2.7). By considering daily mortality rates as random variables, we generated a larger variability in  $M_0$  that is then transmitted in the demographic quantities of interest.

This large variability in  $M_0$  is in agreement with our biological knowledge and the extensive past and present literature on the dynamics of fish recruitment. Since Hjort (1914, 1926), year class strengths are known to be primarily determined by the survival of early life stages, especially during the very first weeks of life (*i.e.* the so-called critical period). Although it has been established that the strength of a year class can be set later in the ontogeny - e.g. juvenile stages see Peterman et al. (1988); Myers and Cadigan

(1993) - various examples demonstrate that starvation is the main factor responsible for larval mortality (May, 1974; Lasker, 1981) and that the exposition to starvation is highly variable in space and time (May, 1974). Consequently, a large part of uncertainty in  $M_0$  can be considered as natural variation (sensu Regan et al., 2002), which makes the true value of this parameter hardly predictable.

The stochastic aspect of the process partially results from the necessary match between the simultaneous occurrence of fish larvae and planktonic food availability, also known as the match-mismatch hypothesis (Cushing, 1974) which has been successively described in various marine ecosystems (see e.g. Mertz and Myers, 1994; Fortier et al., 1995; Gotceitas et al., 1996). Stochasticity may also result from the fact that fish larvae need dense concentration of proper-sized food which are attained when ocean is calm and when there is a stable mixed layer, otherwise larvae can be drifted away proper areas and die from starvation (Lasker, 1975, 1981). Those hypotheses have further developed through the optimal environmental window (Garcia and Le Reste, 1981; Cury and Roy, 1989), and ocean triad by Bakun (1996) who suggested that the recruitment success in upwelling areas is mainly determined by three variables : the planktonic production, the turbulence and the retention. Variations in natural mortality is not only due to abiotic (environmental) events, but also to biotic processes. Predation by other fish species or jelly fish, cannibalism and competition resulting from food and/or habitat limitation can also strongly affect the mortality (and its variability) of eggs and bony fish larvae (see Jenkins et al., 1991; Bogstad et al., 1994; Cushing, 1995; Paradis et al., 1996; Woottton, 1998). These processes could induce density-dependent mortality/growth, which can reduce the variability induced by stochastic factors during the early stages (Fromentin et al., 2001; Myers and Cadigan, 1993) but also generate cycles and/or long-term fluctuations in fish stocks (Caley et al., 1996; Knell, 1998; Bjørnstad et al., 1999; Fromentin et al., 2000).

In the present analysis, we did not attempt to differentiate the density-dependent and density-independent mortalities because the allometric relationship that we used directly integrates both types of mortality. Other aspects of the life cycle of the bluefin tuna have still to be studied. Our knowledge about the reproductive biology is still incomplete and does not allow us to precisely estimate the mean annual fecundity of a female. For instance, the lack of information on bluefin reproductive behavior led us to make rather strong assumption about the number of batch per year and the spawning frequency. Nonetheless and surprisingly, uncertainties on the reproductive biology barely affect  $r$  and  $h$  which are primarily dependent on the natural mortality at age-0.

The major consequence of this high variability in  $M_0$  is the difficulty to limit a priori the range of possible values for the steepness and for the intrinsic growth rate of ABFT population, and possibly for most of the pelagic bony fish stocks which display a similar early life history trait and reproductive biology. The operational Bayesian prior that we finally proposed (Fig. 2.6) is weakly informative compared to the currently admitted priors for  $r$ , which makes the consequences on stock assessment methods for tunas and similar species potentially important.

For age-structured models used for tunas stock assessment (e.g. VPA-ADAPT Gavaris, 1988), the SR relationship is generally used to determine biological reference points and to predict the possible status of the stock under various fixed catch scenarios. ABFT in the East Atlantic and Mediterranean is a specific case as  $F_{0.1}$  was used as proxy for  $MSY$  based reference points, and projections were based on historic recruitments. However, such relationships are most often difficult to directly fit on recruitment and SSB data because

of the lack of points at low biomass. Therefore, it is often necessary to assume a value for the steepness (Mace et al., 1988). Despite high natural variations in  $M_0$ , the distribution of  $h$  is surprisingly informative and peaks at 0.99. This results that mostly comes from the highly nonlinear relationship between  $M_0$  and  $h$  (as depicted by Mangel et al., 2010) would mean that the spawning stock biomass is not sufficient to predict accurately the recruitment success. Note that such output is not odd from a biological viewpoint, regarding the very high fecundity of tuna (a large female can indeed produce several millions of eggs per spawning season, so that it may be difficult to detect any biomass/recruitment relationship at the population level. Although such a relationship has been assumed in this paper, further investigation are needed to disentangle environmental from parental effects on the recruitment.

Regarding the biomass dynamic model, its formulation within a state-space modeling framework is relevant, as it allows separating process and observation errors (Punt and Hilborn, 1997). However, it requires the use of informative priors for the population growth rate the carrying capacity (these two parameters being further highly correlated), the calculability , or the errors terms.. Our study showed that a prior based on life history traits for the population growth rate is weakly informative because of high variability in  $M_0$ . As stated by Fromentin and Fonteneau (2001) productivity varies between tuna stocks because of differences in life history traits, such as age-at-maturity (e.g. the Western Atlantic bluefin should be less productive than the Eastern BFT as hypothesized by Fromentin et al., 2010). However, intrinsic natural variability in  $M_0$  maintains important level of uncertainties in  $r$  prior distributions, so that it becomes harder to detect differences in productivity between species.

Most of fisheries stock assessment methods rely on numerical models that have been continuously increasing in complexity (Cotter et al., 2004). However, the use of these complex statistical stock assessment models has several drawbacks: (i) they can only be applied on “data-rich” stocks, (ii) they are often overparameterized and could thus easily lead to non-robust results and (iii) they don’t assess the effects of uncertainties in some key processes on the performances of the different management options. To circumvent this last point, there is an increasing effort in developing Management Strategy Evaluation (MSE, see e.g. Cochrane et al., 1998; Butterworth and Punt, 1999; Kell et al., 2003). Doing so, Fromentin and Kell (2007) and Kell and Fromentin (2007) investigated the robustness of the current stock assessment procedure of bluefin tuna with respect to uncertainty about the true population dynamics (especially long-term variations in carrying capacity or migration patterns). MSE are, however, highly complex and also mostly limited to “data-rich” stocks. This growing complexity should thus not overshadow that a detailed and sophisticated modeling approach is not absolutely necessary to properly manage exploited fish stocks (Rose, 1997; Hilborn, 2007). Studies based on empirical indicators and on simple empirical management procedure have been developed over the last decade and have shown to be as or more powerful than more complex approaches (see e.g. Punt et al., 2001; Rochet et al., 2005; Kelly and Codling, 2006; Butterworth, 2007; Punt and Donovan, 2007). These alternative approaches should be more deeply investigated for species like bluefin tuna.

Eliciting informative priors for quantitative stock assessment methods from biological information model have limits in the current state of knowledge. Better estimates of reference points in a Bayesian framework need better understanding of early life history traits to elicitate more informative prior and the use of more reliable data e.g. improvement of index of abundance/recruitment used for steepness estimates (Conn et al., 2010). In

parallel, complementary and alternative approaches such as empirical indicators should be investigated for species like bluefin tuna.

### **Acknowledgements**

We thank Antonio Medina and Christian Fauvel for useful information on reproductive biology of bluefin tuna. We specifically thank one reviewer for his/her detailed, helpful and constructive comments on the submitted manuscript.

## 2.3 Conclusion et résultats complémentaires

L'utilisation des traits d'histoire de vie, pour éliciter des priors informatifs sur des paramètres démographiques a montré des limites dans l'exemple étudié ici. La grande incertitude dans la distribution de probabilité de la mortalité de l'âge 0 constitue la principale difficulté dans l'application de cette méthode pour les populations marines. Cette grande variabilité est responsable :

- D'un pic proche de 1 dans le prior de la steepness ; ce résultat questionne l'existence d'une relation SR pour les thonidés, en effet une steepness importante est synonyme d'une très faible dépendance du recrutement à la biomasse féconde (figure 1.4).
- D'une distribution faiblement informative du taux de croissance de la population.

### 2.3.1 Perspectives

Dans l'état actuel de nos connaissances, les parts d'incertitude épistémique et de variabilité environnementale sont difficilement quantifiables, dans les distributions de probabilité présentées. Il apparaît clairement, au vu des nombreux travaux portant sur le recrutement, que l'environnement joue un rôle important dans l'incertitude mise en évidence dans la distribution de  $M_0$ .  $r$  et  $h$  étant quasi exclusivement sous l'influence de la distribution de  $M_0$  ; on peut en déduire que la variabilité environnementale explique en très grande partie les priors obtenus. Cette variabilité ne pouvant être réduite, la connaissance des taux de croissance et de la relation stock-recrutement des populations de grands pélagiques est susceptible de rester *a priori* très incertaine.

La compréhension du rôle des variables environnementales dans les processus de recrutement des thonidés apparaît donc toujours comme un enjeu majeur. L'absence d'indices d'abondance pour l'âge 1 et les larves reste problématique et le recueil d'informations concernant ces classes d'âge (campagnes scientifiques) doit être envisagé. La modélisation individu-centré de dérive larvaire pourrait également permettre de comprendre l'influence de l'environnement sur le succès reproducteur. Cependant, la modélisation de ces processus doit être alimentée par davantage de connaissances sur l'ontogénèse post-embryonnaire chez les thons. Des expérimentations sur les conditions de survie des différents stades larvaires devraient donc également être envisagées.

### 2.3.2 Quel prior informatif pour la capacité biotique ?

Les conditions environnementales et la productivité primaire d'un habitat influencent l'abondance des populations marines. Myers et al. (2001) ont ainsi montré que différents stocks de morues (*Gadus morhua*) peuvent avoir des productivités similaires, mais que leur abondance à long terme est susceptible de varier selon les conditions environnementales. De même, la capacité de charge pour des populations de harengs (*Clupea pallasi*) est liée à la production primaire Perry and Schweigert (2008). Si ce type de relation a pu être quantitativement mis en évidence, la mesure et la définition d'une capacité de charge absolue d'un milieu océanique reste peu envisagée dans la littérature. Matsukawa (2006) propose de définir une capacité de charge théorique pour le thon rouge du Pacifique (*Thunnus orientalis*) comme une fonction de la superficie d'un habitat, de la productivité primaire, du niveau trophique de l'espèce, des taux de transferts et des taux de croissance. Les résultats de cette étude montrent une cohérence avec l'estimation de  $K$  par des modèles d'évaluation du stock, mais également une grande incertitude sur l'ensemble des paramètres utilisés.

Suivant cette méthode, la définition de la taille d'un habitat a été envisagée pour le thon rouge de l'Atlantique, à partir de données de marquages électroniques (Walli et al., 2009) et de marquages conventionnels (base de donnée de l'ICCAT <http://www.iccat.org>).

int/Data/Tag/\_tagBFT\_20120806.rar). Cependant, l'habitat de cette espèce recouvre des zones vastes et ayant des productivités primaires variées. De plus l'aspect migratoire du thon rouge rend extrêmement difficile la compréhension de l'utilisation de l'habitat. De nombreuses incertitudes semblent donc attachées à cette méthode pour les espèces non sédentaires et occupant un haut niveau trophique.

Ces difficultés renvoient également à la difficile interprétation biologique de la capacité de charge d'un milieu. Historiquement, un paramètre similaire à  $K$  a été introduit dans l'équation logistique par Verhulst (1838), avant que le concept de capacité du milieu ne soit défini. L'équation logistique et les différents sens écologiques de  $K$  n'ont été associés que plus tardivement (Kashiwai, 1995). L'élicitation d'un prior informatif pour  $K$ , à partir d'information sur les milieux et l'écologie des espèces, repose donc sur des choix d'interprétation qui peuvent s'avérer très discutables.

Une loi uniforme sur le log de  $K$  apparaît alors comme le prior peu informatif et pragmatique à privilégier pour ce paramètre. Le choix des bornes est arbitraire dans cette méthode mais pourra être guidé, par exemple par les captures maximales annuelles ou les captures cumulées. Une étude de sensibilité à ce prior doit impérativement être menée en parallèle, afin de vérifier que les bornes choisies n'ont pas d'influence sur les distributions *a posteriori*.

**La grande variabilité naturelle des taux de mortalités pré-recrutement pose des limites à l'utilisation des seuls traits d'histoire de vie pour l'élicitation de priors informatifs, de ce fait :**

- **Le prior pour le taux de croissance des populations de thons ne peut être que faiblement informatif**
- **La relation SR pour les thonidés est questionnée par une steepness proche de 1.**

---

## Chapitre 3

**Modèles stochastiques  
d'observation : prise en compte  
d'informations a priori pour la  
capturabilité.**

---

### 3.1 Les processus d'observation dans les modèles d'évaluation de stocks

#### 3.1.1 Modélisation des processus d'observation

Dans le cadre d'un modèle hiérarchique de dynamique de population, l'équation stochastique d'observation permet de relier les variables latentes, *e.g.*  $B(t)$ , la biomasse d'un stock aux séries d'observation,  $I(t)$  (indices d'abondance ou CPUE). Dans le cas des modèles utilisés pour décrire les dynamiques de populations de thons, les variables d'intérêt ne sont pas directement observables, le modèle d'observation  $\Psi$  ne se résume donc pas à introduire des erreurs systématiques de mesure ou d'observation  $\tau(t)$ , mais peut faire intervenir d'autre paramètres  $\theta_2$  (voir Rivot, 2003).

$$y(t) = \Psi(X(t), \tau(t), \theta_2) \quad (3.1)$$

#### Capturabilité constante

L'hypothèse la plus courante dans les modèles de production de biomasse et dans les modèles structurés en âge est de considérer que les indices d'abondance (ou les CPUE) sont proportionnels à la biomasse ; la capturabilité  $q$  constituant le facteur de proportionnalité. Un modèle d'observation classique sous l'hypothèse d'un bruit d'observation log-normal  $\tau(t)$  de variance  $\sigma_\tau^2$  est :

$$I(t) = q.B(t).e^{\tau(t)} \quad (3.2)$$

#### Capturabilité non-constante

Nous avons vu que l'hypothèse de capturabilité constante est abusive dans de nombreux cas. Une manière de lever cette hypothèse serait de considérer un modèle d'observation où la capturabilité devient une fonction du temps et d'hyper-paramètres  $\theta$ .

$$I(t) = \Psi(B(t), \tau(t), q(t, \theta)). \quad (3.3)$$

La capturabilité n'est plus dans ce cas un simple paramètre du modèle d'observation, mais peut-être vue comme une variable latente du système modélisé. Par la suite,  $\theta$  désignera le vecteur des hyper-paramètres liés à l'évolution de la capturabilité. L'équation 3.3 permet de formuler deux grands types de modèles : (i) des modèles mécanistes *i.e.* basés sur des relations fonctionnelles, par exemple entre la capturabilité et l'abondance (densité-dépendance), ou entre la capturabilité et des variables environnementales ; (ii) des modèles descriptifs qui permettent une évolution temporelle de  $q$  sans décrire les mécanismes sous-jacents, *e.g.* marche aléatoire. Le tableau récapitulatif 3.1 reprend plusieurs exemples de ces modèles.

La synthèse bibliographique de Wilberg et al. (2009) décrit des cas d'application de modèles pour l'évaluation de stock avec une capturabilité variable. En s'intéressant plus précisément aux modèles hiérarchiques concernés par cette hypothèse, on remarque que dans la plupart des cas la capturabilité est modélisée par un bruit blanc (*e.g.* Butterworth et al., 2003), mais que la variance de ce bruit blanc est difficilement estimable, ce qui conduit en réalité à la spécifier *a priori* (*e.g.* Fournier and Archibald, 1982). Fournier et al. (1998) pour le modèle MULTIFAN-CL (modèle structuré en âge) et Porch (1999) pour la VPA, proposent de modéliser l'évolution de la capturabilité par une marche aléatoire. De la même manière que pour le bruit blanc, on peut constater dans ces travaux que des contraintes doivent être ajoutées, notamment en spécifiant la variance de la marche aléatoire.

TABLE 3.1: Exemples de méthodes utilisées pour décrire des variations temporelles de capturabilité d'après Wilberg et al. (2009)

Modèle	Méthode	Fonction
Mécaniste	Densité-dépendance	$q_t = \alpha N_t^\beta$
	Densité-dépendance	$q_t = \frac{a}{1+bN}$
	Effort et densité-dépendance	$q_t = \alpha \cdot E_t^\gamma N_t^\beta$
	Densité-dépendance et refuge	$q_t = \alpha N_t^\beta - c$
	Données spatialisées (D surface sur laquelle l'effort est déployé)	$q_t = \alpha - \beta D$
	Variables environnementales	$q_t = f(V_t)$
Descriptif	Fonction de saut	$q_t = \begin{cases} q_1 & \text{pour } t < t_1 \\ q_2 & \text{pour } t_1 < t < t_2 \end{cases}$
	Polynôme	$q_t = \beta_0 + \beta_1 t + \dots + \beta_n t^n$
	Bruit blanc	$q_t = \bar{q} e^{\epsilon_t}$
	Marche aléatoire	$q_{t+1} = q_t e^{\epsilon_t}$

Les modèles d'observation décrits par l'équation 3.3 ne sont donc pas couramment utilisés pour l'évaluation des stocks. En effet, l'ajout des paramètres supplémentaires  $\theta$  et des variables latentes  $q(t)$  nécessitent, pour l'inférence, des observations additionnelles ou des contraintes *a priori*.

### 3.1.2 Quels priors pour les paramètres des modèles d'observation ?

#### Processus d'observation avec capturabilité constante

L'examen de la littérature montre que les priors informatifs sur la valeur absolue de la capturabilité sont peu courants ; l'utilisation de priors non-informatifs est donc généralement la règle pour les paramètres liés à la capturabilité. Estimer la fraction de la population prélevée par un engin de pêche est difficilement accessible par l'expérience pour des populations marines. Construire un prior informatif pour la capturabilité revient alors à faire un prior sur la taille d'une population. Une élicitation de prior informatif est cependant décrite dans 2 cas de figure, (i) la capturabilité associée à un indice d'abondance acoustique (Punt et al., 1994; McAllister et al., 1994) et (ii) la capturabilité d'un chalut de fond (McAllister and Kirchner, 2001). Une décomposition de la capturabilité en plusieurs facteurs est alors utilisée, faisant notamment intervenir pour (i) la quantité d'énergie acoustique réfléchie par un individu et pour (ii) la surface balayée par le chalut.

Hormis ces cas particuliers, un prior non informatif est généralement privilégié pour la capturabilité. Millar (2002) démontre que pour la capturabilité, le prior de Jeffrey (*i.e.* un prior non informatif de référence voir 1.4) est une distribution uniforme sur le log et indépendante des priors sur  $r$  et  $K$ . Ce prior est en pratique utilisé dans plusieurs études (*e.g.* Punt and Hilborn, 1997; Zhang and Ian Perry, 2005; Lee et al., 2008). Les bornes de ces distributions peuvent être infinies où fixées de manière à encadrer très largement l'ordre de grandeur supposé de la capturabilité. On trouve également l'utilisation de lois inverse-gamma pour un prior sur  $q$  (*e.g.* Meyer and Millar, 1999; Chaloupka and Balazs, 2007).

Le prior sur la variance des erreurs systématiques est généralement une loi inverse gamma. Une distribution plus ou moins informative peut-être choisie pour ce paramètre. Meyer and Millar (1999) font ainsi l'hypothèse d'une erreur d'observation de 10% et utilisent une loi gamma dont les quantiles 10 et 90% sont respectivement 0.05 et 0.15.

L'usage pour les paramètres d'observation des modèles de dynamique des populations marines est donc plutôt de restreindre arbitrairement le champ des possibles pour les erreurs d'observation et d'utiliser des priors non-informatifs sur la capturabilité. Les pêcheries thonières ne font pas exception à cette difficulté, étant donné la grande aire de répartition des espèces et le déploiement très hétérogène dans l'espace des engins de pêche.

### **Processus d'observation avec capturabilité variable**

Dans le cas de la modélisation des variations temporelles de capturabilité, nous avons vu précédemment que des paramètres doivent être contraints au niveau du modèle d'observation, *e.g.* la variance d'une marche aléatoire. En effet, il apparaît que les distributions *a posteriori* ne sont pas stables dans un modèle bayésien structuré en âge, utilisant une marche aléatoire sur la capturabilité dont la variance est librement estimée (Lewy and Nielsen, 2003). En dehors de ces contraintes classiques sur les variances des capturabilités et sur les variances d'observation, on ne trouve pas d'exemple dans la littérature de construction de priors informatifs pour ce que nous avons défini comme "hyper-paramètres" de la capturabilité. Wilberg et al. (2009) suggèrent cependant de diversifier les sources d'informations et de construire des priors sur les tendance à long terme des capturabilités, plutôt que sur leur valeur absolue, ou de prendre en compte l'avis des experts.

#### **3.1.3 Problématique de ce chapitre**

Si la modélisation de la capturabilité paraît difficile à mettre en œuvre, la ré-écriture des processus d'observation avec des hyper-paramètres  $\theta$  liés à la capturabilité ouvre des possibilités d'élicitation de priors informatifs. Pour les stocks thonières, l'intérêt de cette démarche est double : aller vers une modélisation plus réaliste de la dynamique de ces pêcheries et valoriser des sources d'informations indépendantes des données des pêches commerciales. Ce chapitre s'attache donc à (1) comparer l'intérêt de différents modèles d'observation introduisant une capturabilité variable et (2) décrire la possibilité d'éliciter des priors informatifs pour des hyper-paramètres liés à la capturabilité.

Je m'intéresserai, dans un premier temps, à plusieurs formulations descriptives du processus d'observation, incluant une évolution temporelle de la capturabilité : progression géométrique, fonction de saut et marche aléatoire. Afin de discuter de l'intérêt de ces différentes équations d'observation, un modèle hiérarchique de production de biomasse sera étudié. Des données sont simulées d'après ce modèle, puis les paramètres sont ré-estimés, on comparera alors la qualité des estimations avec et sans priors informatifs sur des hyper-paramètres  $\theta$  des fonctions modélisant la capturabilité.

Dans une seconde partie, la possibilité de construire un prior informatif sur ces hyper-paramètres est illustrée par le cas de la pêcherie d'albacore dans l'océan Atlantique, pour laquelle des avis d'experts sont utilisés pour éliciter la tendance sur 40 ans des capturabilités de flottes de senneurs, palangriers et canneurs.

- Quels sont des modèles d'observation pertinents pour introduire des priors informatifs liés à la capturabilité ?
- Les avis d'experts permettent-ils de construire des priors informatifs sur des hyper-paramètres de la capturabilité ?

## 3.2 Intérêts de priors informatifs dans le processus d'observation d'un modèle de production de biomasse

### 3.2.1 Matériel et méthode

#### Simulations des CPUE

L'évolution de la biomasse d'un stock  $B(t)$  est simulée d'après le modèle de Schaefer (équation (3.4)) (Schaefer, 1954) selon un pas de temps annuel sur 40 ans. Le taux de croissance de la population ( $r$ ) et la capacité de charge du milieu ( $K$ ) sont choisis dans la gamme des valeurs plausibles pour une population de thon (Voir par exemple Anonymous, 2011).  $\varepsilon(t)$  est le vecteur des erreurs de processus de variance  $\sigma_\varepsilon^2$ . On admet que la biomasse initiale du stock est égale à la capacité de charge du milieu  $B(0) = K$ . On utilise la série temporelle de captures de l'albacore dans l'océan Atlantique (Anonymous, 2011) pour renseigner le vecteur des captures annuelles  $C(t)$ . Deux séries temporelles de CPUE,  $I_i^{sim}(t)$ , sont calculées d'après l'équation (3.5) où  $q_i(t)$  est la capturabilité de la flotte  $i$  et  $\tau_i(t)$  l'erreur d'observation. L'ensemble des valeurs des paramètres pour les simulations est reporté dans le tableau 3.2 et la figure 3.1 présente les CPUE simulées par les modèles I, II et III.

$$B(t+1) = (B(t) + r.B(t)(1 - \frac{B(t)}{K}) - C(t)).e^{\varepsilon(t)} \quad \varepsilon(t) \sim N(0, \sigma_\varepsilon^2) \quad (3.4)$$

$$I_i^{sim}(t) = q_i(t).B(t).e^{\tau_i(t)} \quad \tau_i(t) \sim N(0, \sigma_{\tau_i}^2) \quad i = a, b \quad (3.5)$$

Je propose de considérer dans cette étude, trois modélisations descriptives de l'évolution temporelle de la capturabilité. On ne s'intéressera pas ici à des modélisations mécanistes de la capturabilité.

Modèle I. On fait dans ce cas l'hypothèse d'une progression géométrique dans le temps des 2 capturabilités à partir d'une valeur initiale  $q_i^0$  et selon les taux d'accroissement  $\alpha_i$ .

$$q_i(t) = q_i^0 \cdot \alpha_i^t \quad (3.6)$$

Modèle II . Les capturabilités prennent 2 valeurs constantes  $q_i^1$  et  $q_i^2$  sur 2 périodes distinctes avec un changement brutal (saut) l'année  $T_i$ ;  $1(x) = 1$  si  $x > 0$  et  $1(x) = 1$  sinon.

$$q_i(t) = q_i^1 \cdot 1(t - T_i) + q_i^2 \cdot 1(T_i - t) \quad (3.7)$$

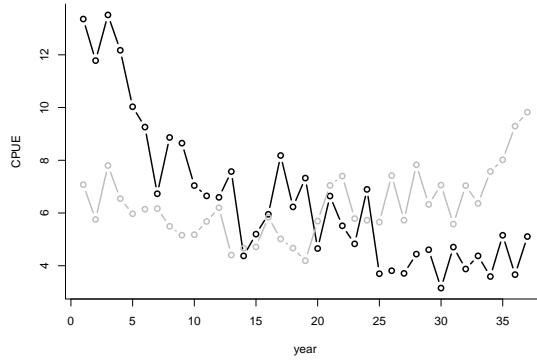
Modèle III. Une marche aléatoire est utilisée pour simuler la série temporelle  $q_b(t)$  avec  $\mu_t$  un bruit blanc de variance  $\sigma_\mu^2$ .  $q_a$  reste constante dans le temps ( $q_a(t) = q_a$ ).

$$q_b(t) = q_b(t - 1) + \mu \quad \mu_t \sim Norm(0, \sigma_\mu^2) \quad (3.8)$$

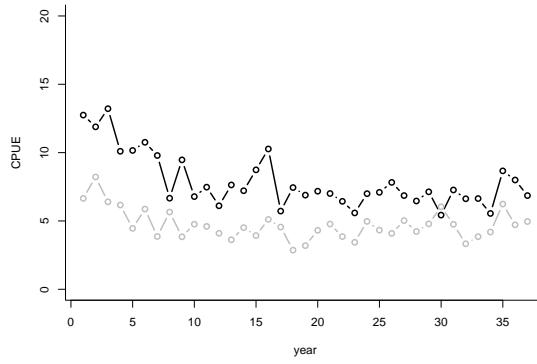
#### Estimations

Les distributions marginales *a posteriori* de la variable latente  $\hat{B}(t)$  et des paramètres utilisés pour les simulations sont ré-estimés à partir des CPUE simulées par échantillonnage de Gibbs à l'aide du programme JAGS. Le modèle utilisé en simulation est donc ré-utilisé pour l'inférence bayésienne. Les écarts entre les valeurs de  $B(t)$  simulés et les prédictions du modèles  $\hat{B}(t)$  sont évalués en calculant la distribution RMSD moyen (Root Mean Square Deviation) sur 50 simulations. Celui-ci est comparé entre les scénarios avec et sans priors informatifs sur des paramètres associés à la capturabilité.

(a)



(b)



(c)

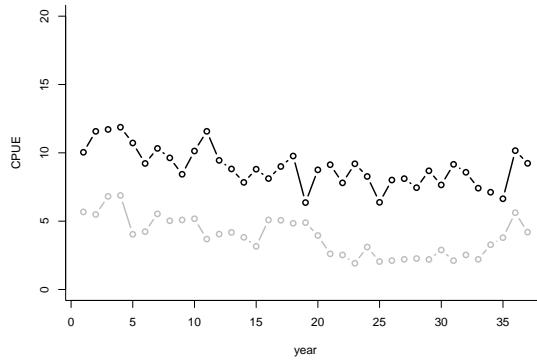


FIGURE 3.1: CPUE simulées avec les modèles I, II et III. En noir CPUE de la flotte  $a$  et en gris CPUE de la flotte  $b$ ; (a) Les capturabilités  $q_a(t)$  et  $q_b(t)$  suivent une progression géométrique. (b)  $q_a(t)$  et  $q_b(t)$  sont constants par morceaux avec un saut respectivement au temps  $T_a = 8$  et  $T_b = 25$ . (c)  $q_a(t)$  suit une marche aléatoire et  $q_b(t)$  est constant dans le temps.

TABLE 3.2: Valeurs des paramètres utilisés pour les simulations des biomasses et CPUE dans les modèles I,II et III.

Paramètre	Valeur	Paramètre	Valeur	Paramètre	Valeur
$r$	0.2	$q_b^0$	$2 \times 10^{-6}$	$q_b^2$	$2.4 \times 10^{-6}$
$K$	$3 \times 10^7$	$\alpha_a$	0.98	$T_a$	8
$\sigma_\varepsilon^2$	0.04	$\alpha_b$	1.02	$T_b$	25
$\sigma_{\tau_a}^2$	0.15	$q_a^1$	4e-6	$\sigma_\mu^2$	$2 \times 10^{-7}$
$\sigma_{\tau_b}^2$	0.15	$q_b^2$	$3.5 \times 10^{-6}$		
$q_a^0$	$4 \times 10^{-6}$	$q_a^1$	$2 \times 10^{-6}$		

## Priors

Pour chacun des 3 modèles, on distingue un cas d'inférence avec des priors faiblement informatifs - scénario A - sur les hyper-paramètres décrivant l'évolution de la capturabilité, ainsi qu'un cas d'inférence avec des priors informatifs sur ces hyper-paramètres - scénario B -. On admet qu'on dispose des priors suivants  $r \sim N(0.2, 0.04)$  et  $\log(K) \sim Unif(\log(900000), \log(10000000))$  *i.e.* des distributions faiblement informatives. Ces hypothèses sur les priors semblent raisonnables par rapport à des cas réels d'évaluation de stocks : d'une part la distribution de  $r$  est proche de celle décrite dans la chapitre I et d'autre part l'emploi d'une distribution uniforme sur le log de  $K$  est notamment décrit par Walters and Ludwig (1994); McAllister and Kirkwood (1998). La distribution a priori de  $\sigma_\varepsilon^2$  est non informative (Inverse gamma).

Le tableau 4.1 décrit les priors utilisés pour les paramètres de l'équation d'observation dans chaque cas d'inférence. Les priors sur les valeurs absolues des capturabilités ( $q_i^0, q_i^1$  et  $q_i^2$ ) sont non informatifs dans tous les cas ; *i.e.* prior uniforme sur le log d'après McAllister et al. (1994) et Millar (2002).

Pour le modèle I, un scénario A où les priors sur  $\alpha_i$  sont non-informatifs est confronté au scénario B où l'on admet que des connaissances disponibles sur les évolutions possibles des capturabilités sont traduites dans des priors informatifs. Dans le scénario A, les  $\alpha_i$  ont des distributions Gamma centrées sur 1 avec des coefficients de variation de 10% ( $\Gamma(10, 10)$ ). Dans le scénario B, les  $\alpha_i$  ont des distributions gamma dont on fixe *a priori* les quantiles 0.25 et 0.75 de manière à encadrer les valeurs utilisées pour les simulations (Cf. tableau 4.1).

Pour le modèle II, on introduit dans le scénario B,  $\delta_i = q_i^2/q_i^1$ , le rapport entre la capturabilité après le saut et la capturabilité avant le saut. On fait alors l'hypothèse informative que la valeur  $\delta_i$  par rapport à 1 est connue (sens de la tendance) en spécifiant les priors informatifs suivants :  $\delta_a \sim Unif(0.6, 1)$  et  $\delta_b \sim Unif(1, 1.4)$ . Les priors sur  $T_i$  restent non informatifs.

Dans le modèle III, pour le scénario A, l'erreur d'observation  $\sigma_{\tau_a}^2$  ainsi que la variance de la marche aléatoire  $\sigma_\mu^2$  sont estimées à partir de priors non-informatifs (lois inverse-gammes). Dans le scénario B, l'erreur d'observation est fixée à sa valeur simulée ( $\sigma_{\tau_a}^2 = 0.04$ ), afin de réduire les sources de bruit à estimer dans le modèle d'observation. Dans les 2 cas,  $q_b^0$  est fixée à sa valeur choisie en simulation.

### 3.2.2 Résultats

**Estimation de la variable latente** L'information contenue dans le prior peut dans certains cas améliorer les estimations *a posteriori* de la variable latente et des paramètres de dynamique de population ( $r$  et  $K$ ). Les meilleures ré-estimations de la biomasse (*i.e.*

TABLE 3.3: Distributions *a priori* des paramètres des modèles d’observation I, II et III pour les scénarios d’inférence A et B. Les cases grisées indiquent l’utilisation d’un prior plus informatif pour le scénario B.  $\Gamma$  est la loi gamma et IG est la loi Inverse-Gamma ; Les quartiles des lois gammes *a priori* informatives sont respectivement  $[0.97, 0.98]^*$  et  $[1.02, 1.03]^{**}$  ;

Modèle	Paramètre	Scénario A	Scénario B
I	$\log(q_i^0)$	Unif(-20,0)	Unif(-20,0)
	$\alpha_a$	$\Gamma(10, 10)$	$\Gamma(1.757 \times 10^5, 1.801 \times 10^5)^*$
	$\alpha_b$	$\Gamma(10, 10)$	$\Gamma(1.939 \times 10^5, 1.892 \times 10^5)^{**}$
	$\sigma_{\tau_i}^2$	IG(0.01,0.01)	IG(0.01,0.01)
II	$\log(q_i^1)$	Unif(-20,0)	Unif(-20,0)
	$\log(q_i^2)$	Unif(-20,0)	-
	$\delta_a = q_a^2/q_a^1$	-	Unif(0.6,1)
	$\delta_b = q_b^2/q_b^1$	-	Unif(1,1.4)
	$T_i$	Unif(1,40)	Unif(1,40)
III	$\sigma_{\tau_i}^2$	IG(0.01,0.01)	IG(0.01,0.01)
	$q_b^0$	$2 \times 10^{-6}$	$2 \times 10^{-6}$
	$\sigma_{\mu}^2$	IG(0.01,0.01)	IG(0.01,0.01)
	$\sigma_{\tau_a}^2$	IG(0.01,0.01)	0.04
	$\sigma_{\tau_b}^2$	IG(0.01,0.01)	IG(0.01,0.01)

faibles RMSD moyens) sont obtenues pour le modèle I, dans les 2 scénarios (tableau 3.4). Pour ce modèle, le gain au niveau du RMSD moyen avec des priors informatifs sur les  $\alpha_i$  est de 13%. Il n’y pas d’influence des priors informatifs sur les estimations de  $r$  et  $K$  :  $r$  est sur-estimé (médiane *a posteriori* 0.6) et  $K$  est sous-estimé (médiane *a posteriori*  $1.5 \times 10^6$  tonnes).

Les biomasses estimées par le modèle II présentent *a posteriori* des distributions plus étalées (figure 3.2). Les priors informatifs sur les  $\delta_i$  (sens des tendances des capturabilités) ont permis un gain du RMSD moyen de 144%. On remarque sur la figure 3.2cd la réduction du biais systématique entre la médiane des  $\hat{B}(t)$  et les biomasses simulées lorsque que des priors informatifs sur  $\delta_i$  sont utilisés (écart moyen médiane  $\hat{B}$  et  $B_{simu}$  environ 200 000 tonnes).  $r$  est bien estimé dans les 2 scénarios d’inférence (médiane *a posteriori* 0.27) ; sans priors informatifs  $K$  est sur-estimée si des priors informatifs ne sont pas utilisés pour les  $\delta_i$  (scénario A médiane *a postérieuri*  $5.5 \times 10^6$  contre  $3.1 \times 10^6$  pour le scenario B).

Le modèle III est particulier, puisque l’estimation de la variable latente est meilleure pour le scénario sans prior informatif (gain de RMSD moyen de -10%, figure 3.3e). Cependant, l’estimation de  $\hat{B}$  ne repose que sur la CPUE de la flottille  $a$ , le modèle n’étant pas capable d’estimer  $q_b$ . Je reviendrai sur ce problème dans le paragraphe suivant.

**Capturabilités** L’inférence conduite avec des priors informatifs sur les hyper-paramètres de l’équation d’observation aboutit à une bonne estimation des tendances dans les capturabilités. Dans le cas du modèle d’observation avec une fonction de saut, les priors informatifs ont permis de réduire les biais d’estimation sur les valeurs absolues des capturabilités.

Dans le cas du modèle I, les graphes de l’évolution temporelle de  $q_a$  et  $q_b$  ré-estimés sont comparables entre les scénarios A et B (figure 3.3a et 3.3d).

En ce qui concerne le modèle d’observation II, l’année où a lieu le changement de capturabilité est correctement ré-estimée pour les 2 scénarios d’inférence ( $T_a = 25$  et

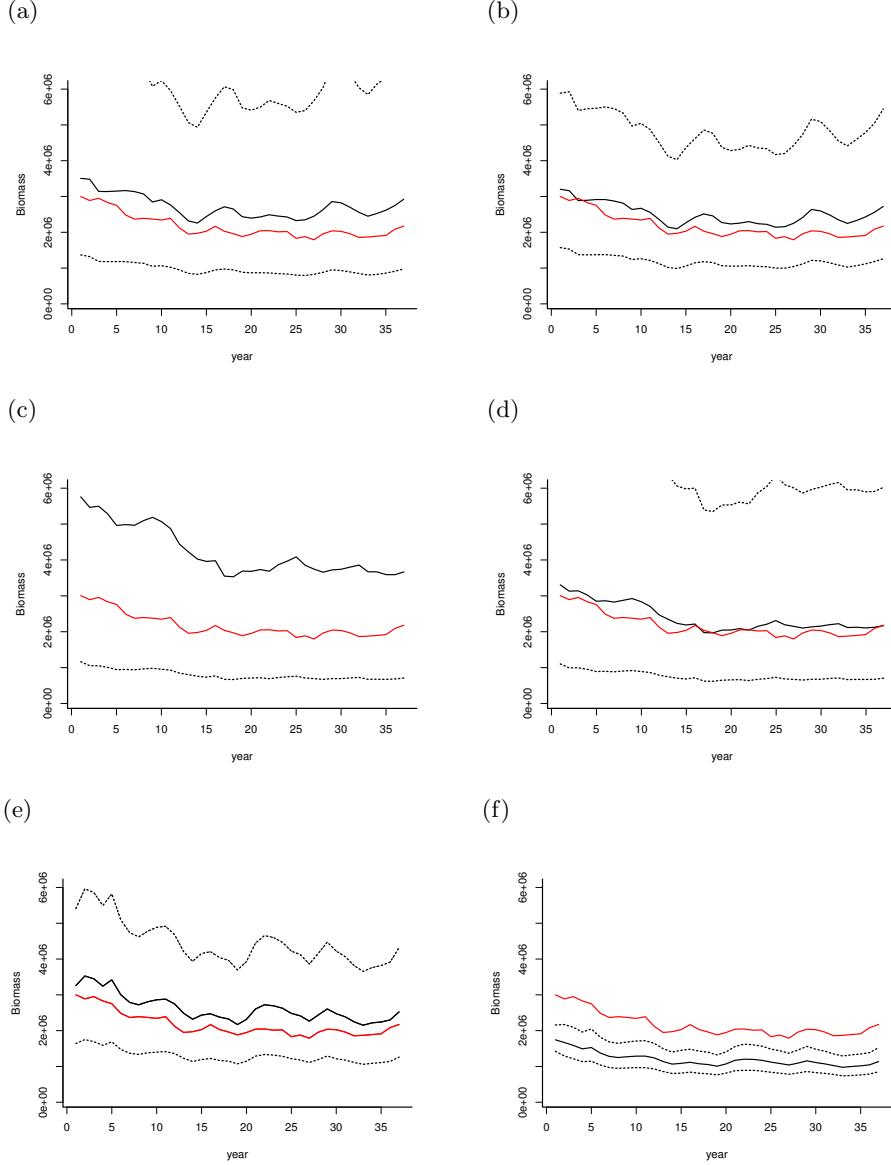


FIGURE 3.2: Série temporelle des biomasses simulées (rouge) et distributions *a posteriori* des biomasses estimées (trait plein médiane, pointillés quantiles 5 et 95%) ré-estimées à partir des CPUE et de priors informatifs. Les graphes (a), (c) et (e) correspondent respectivement aux modèles I, II et III pour le scénario d'inférence A (priors non informatifs) ; (b), (d) et (f) modèles I, II et III dans le scénario d'inférence B (priors informatifs)

TABLE 3.4: RMSD entre les biomasses *a posteriori* estimées par les modèles I,II et III et les biomasses simulées (médianes sur les 50 simulations). Gain moyen sur les RMSD pour 50 simulations. Dans le scénario B, on fait l'hypothèse que des priors informatifs sont disponibles pour certains paramètres  $\theta$  du modèle d'observation.

Modèle	Scenario A	Scenario B	Gain (%)
I	1.45E+06	1.34E+06	13
II	2.7E+06	1.19E+06	144
III	8.5E+05	9.5E+05	-11

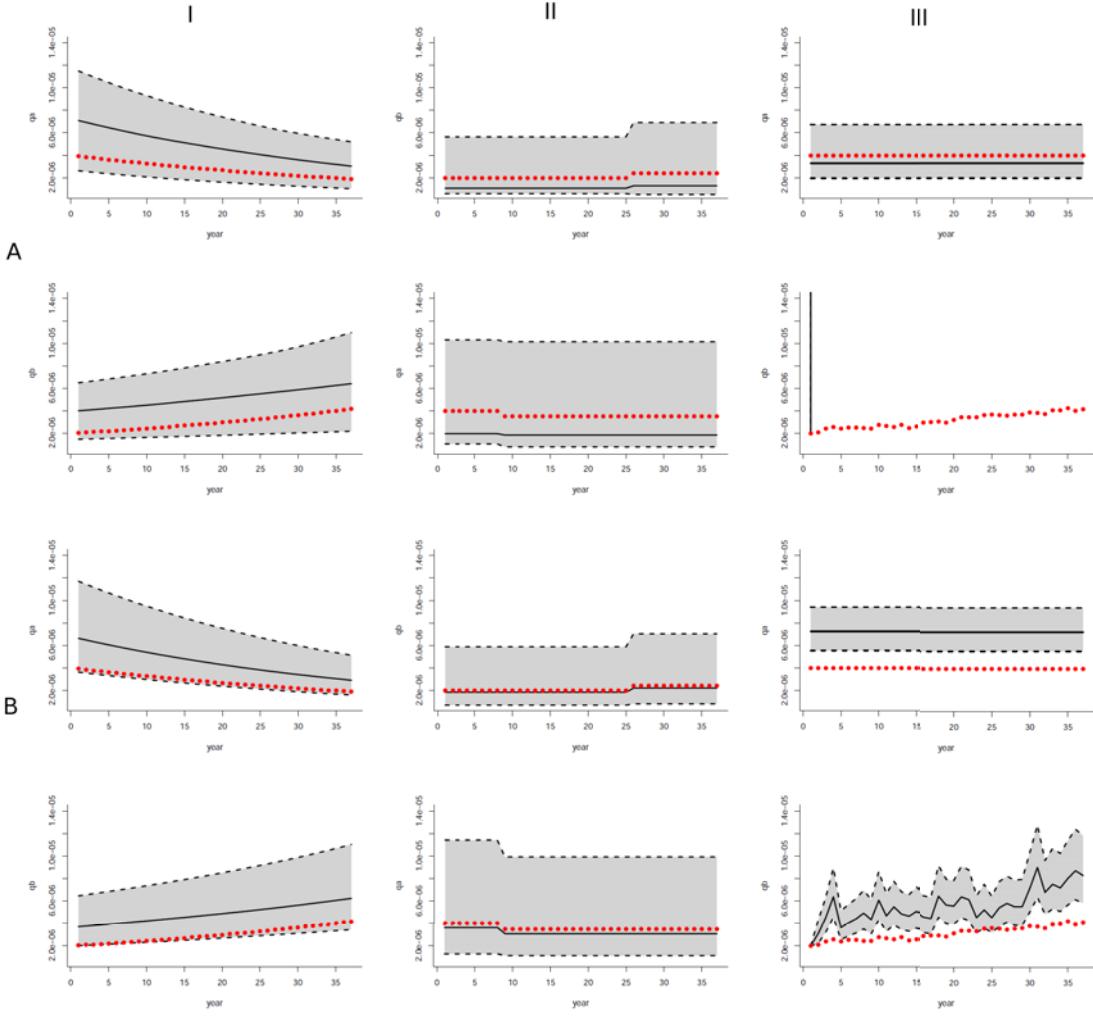


FIGURE 3.3: Evolution temporelle des capturabilités *a posteriori* (trait plein médiane, pointillés quantiles 5 et 95%) et capturabilités simulées (rouge). Modèles I, II et III, panneau A : ré-estimations de  $q_a$  et  $q_b$  avec des priors non-informatifs. Modèles I, II et III, panneau B : ré-estimations de  $q_a$  et  $q_b$  avec des priors informatifs.

$T_b = 8$  voir figure 3.3b et e). En revanche, il apparaît que les estimations de  $q_i^1$  et  $q_i^2$  (capturabilités avant et après le saut) sont biaisées en l'absence de prior informatif sur le sens de la tendance ( $\delta_i$ ), e.g.  $q_a^1 = 5.46 \times 10^{-6}$  et  $q_b^1 = 1.96 \times 10^{-6}$  (médianes *a posteriori*) pour des valeurs simulées de  $3 \times 10^{-6}$  et  $4 \times 10^{-6}$  respectivement. Les priors informatifs sur  $\delta_i$  permettent en revanche pour  $q_a^1$ ,  $q_a^2$ ,  $q_b^1$  et  $q_b^2$  des estimations beaucoup plus proches des valeurs simulées (figure 3.3e).

Pour le modèle III, dans le cas où l'erreur d'observation  $\sigma_{\tau_b}^2$  et la variance de la marche aléatoire  $\sigma_\mu^2$  sont estimées avec des priors non-informatifs (scénario A), les chaines MCMC n'atteignent pas de distributions stables pour  $q_b(t)$  (figure 3.3c). En revanche, la ré-estimation de  $q_b(t)$  est possible si l'erreur d'observation est fixée (scénario B, figure 3.3f). On constate, dans ce cas, une sur-estimation des capturabilités,  $q_a = 5.46 \times 10^{-6}$  (médianes *a posteriori*) pour une valeur simulée à  $4 \times 10^{-6}$ . La meilleure estimation de  $B(t)$  avec le modèle III dans le scénario A s'explique donc par le fait que, pour ce scénario,  $B(t)$  est estimée uniquement à partir de la CPUE<sub>a</sub>, tandis que pour le scénario B les 2 CPUE sont bien prises en compte mais avec des biais dans les estimations des capturabilités.

### 3.2.3 Discussion

#### Intérêt des priors informatifs pour ces modèles.

La comparaison des scénarios A et B montre que dans un cas (modèle II), l'introduction de priors informatifs sur les hyper-paramètres de  $q(t)$  améliore très fortement la qualité des estimations de biomasse, en réduisant le biais systématique. Dans le cas du modèle I, l'utilisation de priors informatifs sur ces hyper-paramètres réduit la variance *a posteriori* de la biomasse (gain de RMSD en moyenne de 13%). Le cas du modèle avec marche aléatoire est particulier et sera discuté dans le paragraphe suivant. Il apparaît que l'apport d'information sur les grandes tendances de capturabilité par des priors améliorent l'estimation des biomasses. Dans le cas d'un modèle de saut, les priors informatifs sur le signe du rapport entre les capturabilités avant et après la rupture ont montré une grande performance dans l'amélioration des estimations des biomasses (modèle II). Des priors informatifs sur l'année de la rupture entre les niveaux de capturabilité auraient pu être testés, cependant ce paramètre est exactement ré-estimé par le modèle dans tous les cas. Nous concluons que des priors informatifs sur des paramètres de fonctions descriptives de l'évolution temporelle de la capturabilité peuvent être performants et doivent être envisagés afin d'amener *a priori* de l'information dans le processus d'observation.

#### Les problèmes posés par la marche aléatoire.

La modélisation de la capturabilité par une marche aléatoire laisse *a priori* une grande liberté aux estimations de  $q(t)$ . Contrairement aux modèles I et II, ce modèle permet de ne pas faire d'hypothèse sur une fonction trop descriptive de l'évolution temporelle de la capturabilité. Wilberg and Bence (2006) ont ainsi montré que ce type de fonction peut-être performante dans un modèle structuré en âge, à condition de disposer d'une série d'indices d'abondance de référence (*i.e.* capturabilité constante). Le modèle d'observation avec une marche aléatoire est donc le modèle le moins "informatif" des 3 modèles testés ici. Dans le cadre de cette étude, les performances de ce modèle se sont révélées médiocres malgré l'utilisation d'une série de référence ( $q_a(t) = q_a$ ). Dans tous les cas de ré-estimation présentés pour le modèle III, la valeur initiale de la marche aléatoire,  $q_b(0)$ , a du être fixée à sa valeur simulée. De plus et comme décrit dans de nombreuses études (*Cf.* introduction), l'erreur d'observation doit être *a priori* fixée (scénario B) afin de permettre une estimation de la capturabilité. D'autres recherches sur l'utilisation d'une marche aléatoire sur la capturabilité dans un modèle hiérarchique doivent donc être envisagées notamment concernant (i) la recherche d'un compromis raisonnable sur des priors informatifs pour les erreurs d'observation et le bruit de la marche aléatoire ; (ii) la formulation d'un prior sur la valeur initiale de la marche aléatoire.

#### Interprétation des paramètres et possibilité d'élicitation de priors informatifs.

Les priors informatifs utilisés pour les hyper-paramètres des modèles I et II constituent des exemples illustratifs mais leur élicitation reste néanmoins "réaliste" dans le cadre d'une évaluation de stock. *A contrario*, on a évité d'utiliser des hypothèses irréalistes, *e.g.* des priors sur la valeur absolue de  $q$  ou fixer arbitrairement l'erreur d'observation. Le modèle de progression géométrique permet d'introduire des taux de progression que l'on pourrait considérer, dans une première approximation, comme résumant l'évolution globale des capturabilités sur la période étudiée. Ce genre d'information apparaît possible à recueillir pour construire un prior informatif, par exemple en s'intéressant à des avis d'expert ou à la quantification des progrès techniques. Le prior informatif sur l'augmentation/diminution brutale de la capturabilité utilisé pour le modèle II pourrait, dans la réalité, être élicité à partir d'informations sur des changements de régime environnemental, l'introduction de

techniques de pêche ou encore la découverte d'une biomasse cryptique... Ce type de prior qui apparaît comme une manière indirecte de donner de l'information sur la valeur absolue de  $q$  améliore fortement les performances du modèle, même dans le cas faiblement informatif où *a priori* seul le sens du saut dans la capturabilité est connu. Enfin, il faut noter qu'en combinant les modèles I et II, on obtient un cadre de modélisation très flexible qui pourrait permettre de décrire de nombreuses formes d'évolution temporelle de capturabilité et d'introduire *a priori* diverses informations disponibles. Le choix de combiner ou de choisir entre les modèles I et II apparaît alors, en soit, comme une élicitation de prior sur les formes supposées du patron d'évolution de la capturabilité.

**Des modèles descriptifs simples de la capturabilité du type progression géométrique ou fonction de saut sont pertinents pour introduire des priors informatifs :**

- Les priors informatifs sur les hyper-paramètres peuvent améliorer la précision des estimations pour ces modèles.
- Les paramètres associés sont facilement interprétables (augmentation/diminution de la capturabilité) et pourraient être munis de priors informatifs.

### **3.3 Élicitation de priors informatifs par avis d'experts pour les capturabilités des pêcheries d'albacore en Atlantique**

#### **3.3.1 Introduction**

Les pêcheries de thons tropicaux dans l'Océan Atlantique sont des pêcheries complexes et multi-espèces qui se sont développées depuis une cinquantaine d'années. Des changements de capturabilité des engins de pêche vis à vis de plusieurs espèces ont eu lieu mais restent mal pris en compte dans les évaluations de stocks. Nous intéresserons ici à la pêcherie d'albacore (*Thunnus albacares*) afin de développer un exemple d'élicitation de priors informatifs sur des tendances à long terme de la capturabilité. On trouvera dans le chapitre 4 la suite de cet exemple avec la confrontation des priors à des données (CPUE) dans un modèle dynamique de production de biomasse.

#### **La pêcherie d'albacore dans l'Atlantique**

Ces pêcheries se sont développées dans l'Océan Atlantique à partir du milieu des années 1950. La palangre a d'abord été l'engin de pêche dominant en terme de captures. Une pêcherie à la canne s'est simultanément développée, suivie par l'essor rapide, à la fin des années 60, de l'activité de thoniers senneurs. Un pic de capture autour de 180 000 tonnes a été atteint au début des années 1990, suivi d'un retour à des niveaux de prélèvement avoisinant actuellement les 120 000 tonnes par an. La pêche à la senne continue de contribuer à la grande majorité des captures suivi en tonnage par les palangriers puis par les canneurs. De nombreuses évolutions des capturabilités des engins de pêche ont été documentées, principalement en relation avec des changements de technique de pêche, d'amélioration des technologies ou de changement d'espèces cibles.

Pour la palangre, l'amélioration des matériaux constituant les lignes, les progrès dans les techniques de détection (imagerie SST) et la possibilité de poser des lignes plus profondes sont autant de facteurs qui ont modifié la capturabilité de cet engin vis à vis de nombreuses espèces (Ward and Hindmarsh, 2007). Les procédures de standardisation des CPUE des palangres prennent actuellement en compte plusieurs de ces effets et notamment le type de palangre utilisé et les matériaux constituant la ligne (Satoh et al., 2011).

De nombreux changements dans les techniques de pêche à la senne de l'albacore ont également été mis en évidence (Fonteneau et al., 1999; Gaertner and Pallares, 2002b). L'augmentation de la puissance de pêche des navires (puissance motrice, capacité de cale) s'est accompagnée d'améliorations technologiques des moyens de détection des bancs de thons (radar à oiseaux, sonars). L'apparition de la pêche sous Dispositif Concentrateur de Poissons (DCP) a également profondément modifié le déploiement d'un effort de pêche qui reste difficilement quantifiable (Bez et al., 2011). Au vu de ces évolutions, le groupe en charge de l'évaluation de ce stock a choisi de recorriger les CPUE avec des augmentations de capturabilité choisies arbitrairement de 3 à 5 % par an (Anonymous, 2011).

Enfin pour les canneurs, l'apparition de la pêche associée sur banc a considérablement augmenté l'efficacité de ces flottilles (Fonteneau and Diouf, 1994). Cette technique de coopération entre navires consiste à fixer un banc de thons sous un canneur qui pourra ensuite passer le relais au suivant. Cette méthode a considérablement augmenté l'efficacité de pêche des canneurs mais n'est pas directement prise en compte dans les standardisations de CPUE.

A ces changements dans les techniques de pêche, se superposent des facteurs écologiques (*e.g.* agrégation des bancs) et environnementaux (Maunder et al., 2006b) qui influencent également la capturabilité de l'albacore. Des procédures de standardisation sont appliquées à la plupart de ces CPUE permettant une correction de l'effet de certains facteurs (zones

et saisons de pêche notamment). Cependant ces méthodes ne garantissent pas que les capturabilités associées aux CPUE soient constantes. L'évaluation du stock repose sur 20 à 30 séries temporelles de CPUE de différentes flottilles utilisant ces 3 engins de pêche (Anonymous, 2011). Si les changements de capturabilité décrits dans cette introduction sont largement admis, les modèles utilisés pour l'évaluation de stock (ASPIC et ADAPT-VPA) ne prennent pas en compte ces évolutions temporelles, du fait notamment de difficultés d'estimation (*Cf.* introduction de ce chapitre). A notre connaissance, il n'existe pas de synthèse pouvant servir de base à des priors simples pour des hyper-paramètres associés à la capturabilité. Nous proposons donc ici de "rassembler" l'ensemble du savoir accumulé par les experts en charge des évaluations de stock sur les changements de capturabilité en conduisant une élicitation de prior, par avis d'experts, sur les tendances à long terme des capturabilités des senneurs, palangriers et canneurs ciblant l'albacore.

### **Utiliser des avis d'experts pour éliciter un prior**

L'élicitation de priors par expertise s'est récemment développée pour la modélisation en écologie (O'Hagan et al., 2006). Le domaine de l'écologie du paysage fourni plusieurs exemples de l'utilisation de cette méthode : voir notamment Johnson et al. (2012) pour une étude de l'impact du pâturage sur les populations d'oiseaux avec priors informatifs par Martin et al. (2005) ou encore (Denham and Mengersen, 2007) qui utilisent des priors basés sur des avis d'expert pour améliorer la prédiction de la présence d'espèces rares.

Des avis d'expert ont été utilisés en écologie marine pour éliciter des priors informatifs tels que : la distribution des longueurs dans une population de poissons pélagiques et densité de population (Griffiths et al., 2007) ; la durabilité de populations d'élasmobranches à partir d'une analyse de la littérature (Stobutzki et al. 2002) ; la composition spécifique d'agrégations de bancs (Hammond et al., 2001) ; l'état de santé de poissons estuariens (Borsuk, 2004). Si quelques priors informatifs sur la capturabilité existent dans la littérature, à notre connaissance il n'existe pas pour ce paramètre de travaux portant sur l'élicitation de priors à partir d'avis d'experts. La capturabilité est typiquement un paramètre qui n'est pas mesurable (dans la plupart des cas) et pour lequel des scientifiques ayant une expérience pratique des évaluations de stock et des problèmes de représentativité des CPUE ont pu accumuler des connaissances empiriques. Il apparaît donc intéressant de proposer cette approche pour les pêcheries ciblant l'albacore dans l'Atlantique pour lesquelles les capturabilités ont eu des dynamiques complexes depuis 40 ans.

L'élicitation de priors par avis d'expert requiert des méthodes rigoureuses et transparentes ; la manière d'éliciter un prior ayant de l'influence sur le résultat final (O'Leary et al., 2009; Kuhnert et al., 2010). Le choix d'une méthode d'élicitation par avis d'expert dépend de nombreux facteurs, notamment les compétences des experts, le nombre d'experts impliqués, le temps disponible pour l'étude et le type d'information recherchée (O'Leary et al., 2009). On distingue notamment les méthodes d'élicitation directe et indirecte. Dans le premier cas la question est posée directement sur des valeurs (e.g. moyenne, quantiles) de la distribution du paramètre d'intérêt tandis que dans la méthode indirecte la distribution *a priori* est déduite de questions ne portant pas directement sur le paramètre d'intérêt.

Pour construire des priors sur les tendances de capturabilité associée à des engins de pêche, je propose d'utiliser une méthode d'élicitation indirecte sur les avis de plusieurs experts. L'exemple traité ici s'attache à décrire précisément les questions posées aux experts et les étapes suivies dans l'encodage des priors. Afin de pouvoir envisager une étude de sensibilité d'un modèle à ces priors, deux séries de priors informatifs sont proposées, la première série étant plus informative que la seconde.

### 3.3.2 Méthode

#### Consultation des experts

Sept experts ayant de bonnes connaissances des pêcheries thonières tropicales en particulier celle de l'albacore dans l'Atlantique et impliqués dans les groupes d'évaluation de stock de l'ICCAT ont été contactés afin d'être interrogés sur les fluctuations de capturabilité des flottes de palangriers, senneurs et canneurs. Dans un premier temps, il leur a été demandé de représenter en définissant une échelle, l'évolution temporelle des 3 capturabilités de 1970 à 2010. L'opinion de chacun a été recueillie de manière indépendante et individuelle (*i.e.* sans en donner connaissance aux autres), dans le but d'obtenir les avis les plus différents possibles. Ces courbes ont été superposées afin de représenter pour chaque flottille la diversité des opinions des experts. Dans un deuxième temps, l'ensemble des experts a été confronté à ces représentations de l'évolution temporelle des capturabilités avec la possibilité de corriger sa première courbe ou d'émettre des critiques sur les avis des autres experts.

#### Encodage d'un prior informatif

**Fonction descriptive pour les capturabilités** La fonction retenue pour décrire de manière simple l'évolution des capturabilités est une progression géométrique telle que décrite dans la partie précédente *i.e.*

$$q_i(t) = q_i^0 \cdot \alpha_i^t \quad i = ll, ps, bb \quad (3.9)$$

Cette fonction présente l'avantage d'être facilement interprétable en terme d'augmentation annuelle et donc de faire des comparaisons par rapport aux hypothèses faites par exemple sur la capturabilité des senneurs par le groupe en charge de l'évaluation du stock. Les paramètres d'intérêt, pour l'élicitation de priors informatifs, sont donc les taux de progression annuelle des capturabilités des palangriers ( $\alpha_{ll}$ ), senneurs ( $\alpha_{ps}$ ) et canneurs ( $\alpha_{bb}$ ).

**Distribution a priori des  $\alpha_i$**   $q_i^{min}(T)$  et  $q_i^{max}(T)$  sont définis comme le minimum et le maximum des valeurs données par les experts pour la capturabilité de la flotte  $i$  à la fin de la série temporelle (en 2010,  $T = 40$ ). On peut déduire des valeurs maximum et minimum pour les  $\alpha_i$ ,  $\alpha_i^{max}$  et  $\alpha_i^{min}$  d'après :

$$\alpha_i = \sqrt[T]{\frac{q_i(T)}{q_i(0)}} \quad (3.10)$$

On fait l'hypothèse que les  $\alpha_i$  ont une distribution gamma,  $\Gamma(a_i, b_i)$ . On fait l'hypothèse que les valeurs  $\alpha_i^{max}$  et  $\alpha_i^{min}$  correspondent aux quantiles des distributions des  $\alpha_i$ . Plusieurs scénarios peuvent alors être définis par le choix des quantiles selon le degré de crédibilité donné aux valeurs  $q_i^{min}(T)$  et  $q_i^{max}(T)$  (valeurs choisies par les experts). Dans un premier temps (cas E1) on admettra que  $\alpha_i^{max}$  et  $\alpha_i^{min}$  sont les quantiles 0.05 et 0.95 des distributions des  $\alpha_i$ . Dans le cas E2,  $\alpha_i^{max}$  et  $\alpha_i^{min}$  sont les quantiles 0.20 et 0.80. On définit donc dans ce second cas des priors moins informatifs en admettant que les experts pourraient être moins crédibles.

### 3.3.3 Résultats

#### Diversité des avis recueillis

Le taux de réponse a été plus ou moins important selon l'engin de pêche. Les personnes interrogées n'ont parfois pas souhaité se prononcer en raison de leur connaissance partielle

notamment de la pêcherie palangrière (deux courbes recueillies). Quatre courbes ont pu être collectées dans le cas des senneurs et trois dans le cas des canneurs (voir figure 4.6). Les avis des experts semblent cohérents sur le signe de la tendance (augmentation dans la plupart des cas) mais divergent assez fortement sur la valeur absolue de la tendance à la hausse.

- Pour les palangriers, les deux courbes aboutissent en 2010 au même niveau de capturabilité qui s'avère légèrement supérieur à la capturabilité en 1970. Un expert propose une diminution de la capturabilité dans les années 1980 (passage vers le patudo comme espèce cible) suivi d'une augmentation, tandis que l'autre suggère une capturabilité augmentant très légèrement depuis 1970.
- On remarque une grande variété dans les courbes décrivant l'augmentation de la capturabilité des senneurs (en moyenne entre +1 et +3% par an). Trois experts situent une période de forte hausse au milieu des années 1990, tandis qu'un expert la situe au milieu des années 1980. L'ensemble des experts justifie ces augmentations de capturabilité par la pêche sous DCP et les progrès techniques des senneurs (détection, capacité).
- La période de forte augmentation de capturabilité des canneurs semble précisément située par les différents experts entre 1978 et 1983 du fait de la pêche sous banc associé. En revanche, les avis divergent sur la valeur de cette augmentation.

### Proposition de priors pour $\alpha_i$

Les distributions gamma des  $\alpha_i$  pour les cas E1 et E2 sont présentées sur la figure 3.5. Pour les palangriers, les priors E1 et E2 sont très informatifs du fait de la convergence des avis des experts sur la capturabilité de cet engin. Ils conduisent à penser que le taux de progression de la capturabilité des palangriers est proche de 1% par an. Le taux de progression annuel de la capturabilité des senneurs est centré *a priori* sur 2.5% par an ; comme attendu le prior sur  $\alpha_{ps}$  est moins précis dans le cas E2. Enfin, les distributions du taux d'augmentation de la capturabilité des canneurs sont centrés sur 1.01. Cependant ces distributions n'excluent pas totalement la possibilité d'une capturabilité des canneurs stable ou même en diminution (plus particulièrement dans le cas plus vague du prior E2).

### 3.3.4 Discussion

#### Recueil des avis d'expert

Les experts n'ont pas été interrogés directement sur la valeur des  $\alpha_i$ , il s'agit donc bien d'une élévation indirecte de prior. Ce type de méthode permet notamment d'interroger des experts n'ayant pas de compétences statistiques particulières (Kuhnert et al., 2010). Nous avons également fait le choix de ne pas donner de forme *a priori* pour la capturabilité en demandant "un dessin libre d'une courbe avec une échelle". Cette méthode présente d'abord l'avantage de permettre une visualisation de patrons très divers pour les variations des capturabilités et autorise éventuellement un choix de fonction pour  $q(t)$  selon les types de courbes collectées.

Bien que la dernière étape ait pu permettre aux experts de commenter l'ensemble des graphes, il n'y a pas eu de recherche de consensus entre l'ensemble des experts. La méthode *Delphi* Delbecq et al. (1975) qui consiste à obtenir un consensus d'un groupe d'expert aurait également pu être envisagée mais aurait nécessité davantage de temps et de moyens pour mettre en place une concertation entre experts. Un avantage d'avoir conduit l'élécitation de cette manière est d'obtenir *in fine* une idée d'une certaine incertitude autour de l'évolution des capturabilités, qui a pu ensuite être traduite dans les priors pour  $\alpha_i$ .

Les avis des experts n'ont pas été pondérés malgré de possibles différences de compétences, le nombre relativement faible d'experts impliqués ne permettant pas de faire d'hypothèse

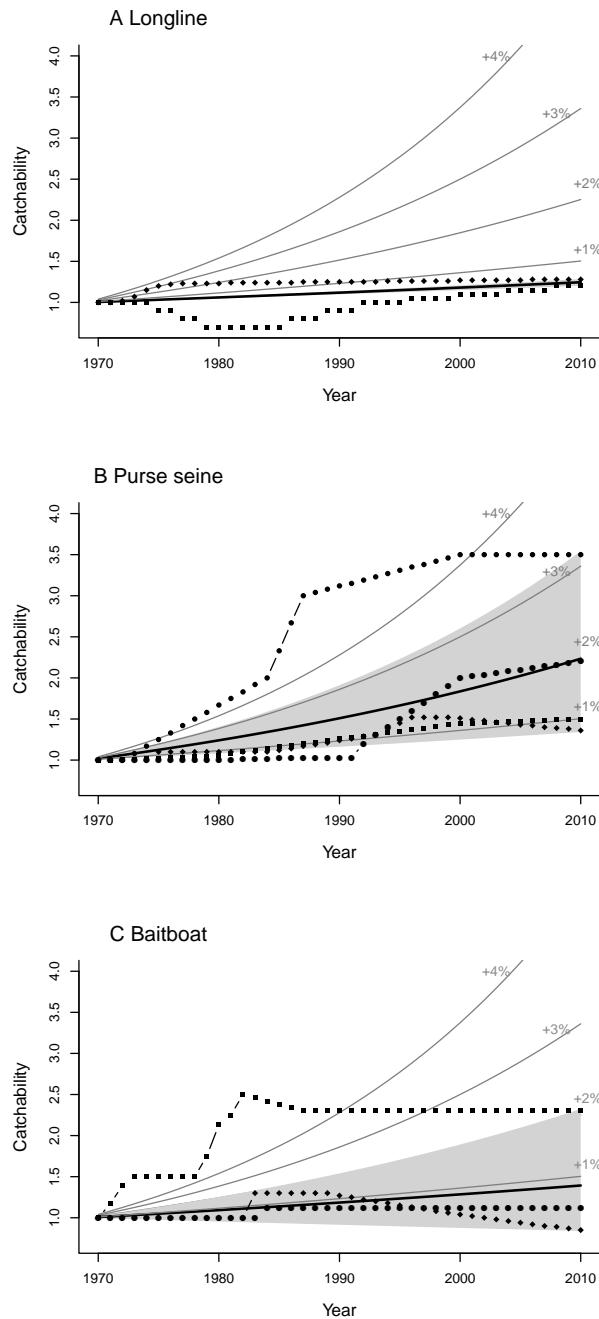


FIGURE 3.4: Évolutions temporelles des capturabilités (points noirs) données par différents experts pour (A) les palangriers, (B) les senneurs et (C) les canneurs. Les courbes grises sont des exemples de progressions géométriques avec des taux d'augmentation annuels de +1% à +5%. Les aires grises représentent les évolutions temporelles des capturabilités recalculées à partir des priors élicités pour  $\alpha_i$  dans le cas E1 (quantiles [5-95] % et médiane en noir).

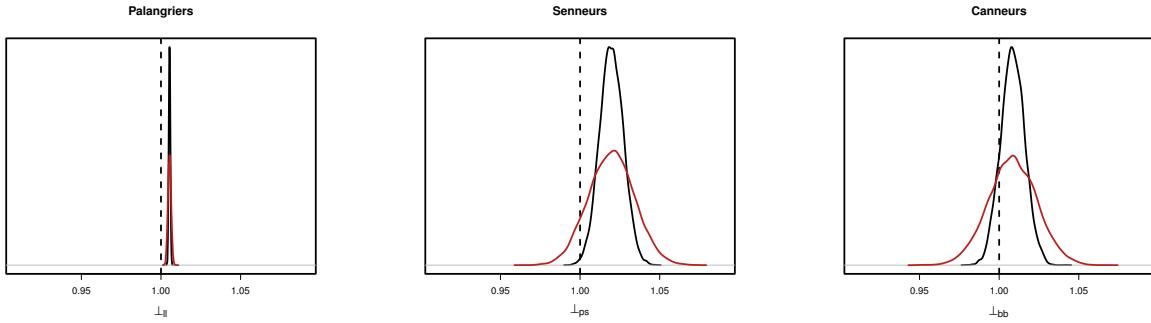


FIGURE 3.5: Distribution élicitées *a priori* des taux de progression géométrique des capturabilités des trois engins de pêche ciblant l’albacore. En noir, priors dans le cas d’élicitation E1, en rouge dans le cas E2

raisonnable à ce sujet. Il est intéressant de remarquer la diversité des avis par exemple dans les ampleurs des augmentations de capturabilité ou sur l’aspect progressif ou non des changements. On remarquera que les différences entre experts sont plus de nature quantitative (quantifier la tendance) que qualitative (sens de la tendance).

### Interprétation et encodage des priors informatifs

Le choix de la fonction descriptive pour l’évolution des capturabilités s’est porté sur des progressions géométriques pour les trois engins de pêche et par conséquent sur une élicitation de priors pour les  $\alpha_i$ . Ces paramètres s’interprètent facilement en terme de tendance à long terme. En outre, l’utilisation de la même fonction descriptive pour les trois capturabilités permet d’envisager des comparaisons inter-flottilles. A la vue des avis recueillis d’autre fonctions auraient cependant pu être choisies, notamment la fonction de saut pour les canneurs et/ou senneurs. En effet, les experts décrivent l’apparition de la pêche associée comme étant responsable d’une augmentation brusque de capturabilité. Les retours des experts pourraient donc également être utilisés pour éliciter un prior informatif sur le paramètre  $\delta_i$  introduit précédemment qui représente la hauteur du saut.

Il apparaît que les choix de priors à éliciter et les méthodes pour interpréter les avis d’experts sont multiples. Ils dépendent notamment du modèle d’observation qui sera utilisé. Nous recommandons donc une description précise des différentes étapes d’encodage du prior ainsi que la construction de plusieurs types de priors (*e.g.* informatifs, peu informatifs). Une étude de sensibilité au prior devra ensuite être menée afin de s’assurer de l’influence des informations contenues dans le prior sur les estimations *a posteriori* fournies par le modèle.

### Conclusion

La compilation d’avis d’experts dans le but de renseigner *a priori* une variable est un aspect de l’approche bayésienne qui fait débat (Choy et al., 2009). Dans ce type d’élicitation de priors, des informations “subjectives” sont nécessairement traduites en informations “objectives”, sous forme de distributions de probabilités. Cette manière de procéder peut être vue comme une manière d’expliquer clairement les hypothèses et les contraintes posées sur les paramètres d’un modèle. La possibilité d’un “tuning” plus ou moins objectif des paramètres *a posteriori* est ainsi limitée (Pearce et al., 2001). En revanche, l’utilisation elle-même d’avis d’experts au lieu de données “réelles” ne fait pas l’unanimité (Hobbs and Hilborn, 2006). On peut admettre que des experts aient une connaissance empirique de populations ou d’écosystèmes, mais leur “traduction” en une distribution de proba-

bilité d'un paramètre n'est pas sans poser de nombreuses questions sur l'objectivité des méthodes et la prise en compte des différentes formes d'incertitudes (OHagan & Oakleye 2004). Dans le cas d'une grandeur telle que la capturabilité, définie par un modèle, les différentes interprétations de son sens écologique par les experts sont responsables d'une incertitude supplémentaire qui se répercute dans le prior. Nous avons montré dans cet exemple qu'il est possible de dégager un consensus sur les grandes tendances des capturabilités d'engins de pêche d'un système de pêches complexes à partir d'avis d'experts. De nombreuses incertitudes sont certes mises en évidence, notamment en ce qui concerne les possibles valeurs de ces tendances. Néanmoins, les priors obtenus peuvent être qualifiés d'informatifs à faiblement informatifs et pourraient permettre d'apporter une information normalement absente des modèles d'évaluation de stocks thoniers.

**Des priors informatifs à faiblement informatifs peuvent être obtenus pour les tendances historiques des capturabilités d'engins de pêche ciblant des thonidés, à partir d'avis d'experts.**



---

## **Chapitre 4**

# **Mise en œuvre de priors informatifs dans un modèle de production de biomasse**

---

## 4.1 Introduction

Je propose dans ce chapitre d'utiliser les priors élicités précédemment dans un modèle de production de biomasse incluant des capturabilités variables dans une application au stock atlantique d'albacore.

### 4.1.1 Bilan sur les priors informatifs

Un prior faiblement informatif pour le taux de croissance ( $r$ ) de la population de thon rouge a été proposé dans le chapitre 2. Ce prior est principalement influencé par la mortalité à l'âge 0 qui avait été estimée à partir d'informations sur plusieurs espèces de thonidés tropicaux et tempérés. La faible influence des autres traits d'histoire de vie conduit à faire l'hypothèse que cette distribution *a priori* de  $r$  reste valable pour une espèce telle que l'albacore. D'autre part, nous avons vu dans le chapitre précédent que des informations supplémentaires peuvent être apportées par des experts sur des tendances à long terme des capturabilités de différents engins de pêche ( $\alpha_i$ ). Les priors sur ces hyper-paramètres des capturabilités des senneurs, palangriers et canneurs ciblant l'albacore permettent d'envisager de prendre en compte des capturabilités non constantes au cours du temps dans un modèle de production de biomasse.

### 4.1.2 Évaluation du stock Atlantique d'albacore

Le stock d'albacore de l'Atlantique est évalué par le groupe en charge des thonidés tropicaux du SCRS de l'ICCAT. Les informations qui suivent sont extraites du rapport d'évaluation du stock de 2011 (Anonymous, 2011). 28 séries temporelles de CPUE sont prises en compte pour l'évaluation de stock dont les plus anciennes débutent en 1965 (palangriers japonais). Ces indices sont utilisés, en entrée des modèles de population, ou combinés entre eux pour fournir des CPUE consolidées. Les captures totales déclarées en 2010 sont de 108 343 tonnes. Un modèle structuré en âge (ADAPT-VPA Gavaris, 1988) et 2 modèles globaux ASPIC, (Prager, 1992) et PROCEAN (Maury, 2001) sont utilisés pour calculer les points de référence et réaliser des projections. Chaque modèle est utilisé pour différents "runs" qui permettent de tester la sensibilité du diagnostic à différentes CPUE. Le modèle ASPIC est notamment utilisé, sous sa forme logistique (modèle de Schaefer), pour une analyse de sensibilité à une augmentation de la capturabilité des senneurs de 3 ou 7 % par an, à partir de 1991.

La synthèse des différents runs montre que le stock Atlantique d'albacore est actuellement sur-exploité (figure 4.1). La mortalité par pêche estimée en 2010 est supérieure à la mortalité par pêche au  $MSY$  et la biomasse du stock estimée en 2010 est inférieure à la biomasse au  $MSY$ . Ce diagnostic sur l'état actuel du stock s'avère plus pessimiste d'après les estimations fournies par la VPA que d'après les estimations du modèle ASPIC. En ce qui concerne l'état futur du stock, les projections menées avec la VPA montrent qu'un maintien des captures à 100 000 tonnes permettrait d'atteindre le  $MSY$  en 2020 avec une probabilité de 50%. Les projections fournies par le modèle ASPIC montrent également que sous un scénario de captures de 100 000 tonnes, le  $MSY$  pourrait être atteint en 2012.

### 4.1.3 Objectifs

L'introduction des priors sur  $r$  et  $\alpha_i$  dans un modèle hiérarchique de production de biomasse présente l'intérêt de confronter les distributions *a priori* et *a posteriori* pour évaluer la cohérence entre (i) les informations contenues dans les CPUE et (ii) les informations utilisées pour élucider les priors (avis d'experts).

Par ailleurs, on dispose dans ce cas d'étude d'un diagnostic de référence, produit par le SCRS de l'ICCAT, avec un modèle de production de biomasse. A la différence du

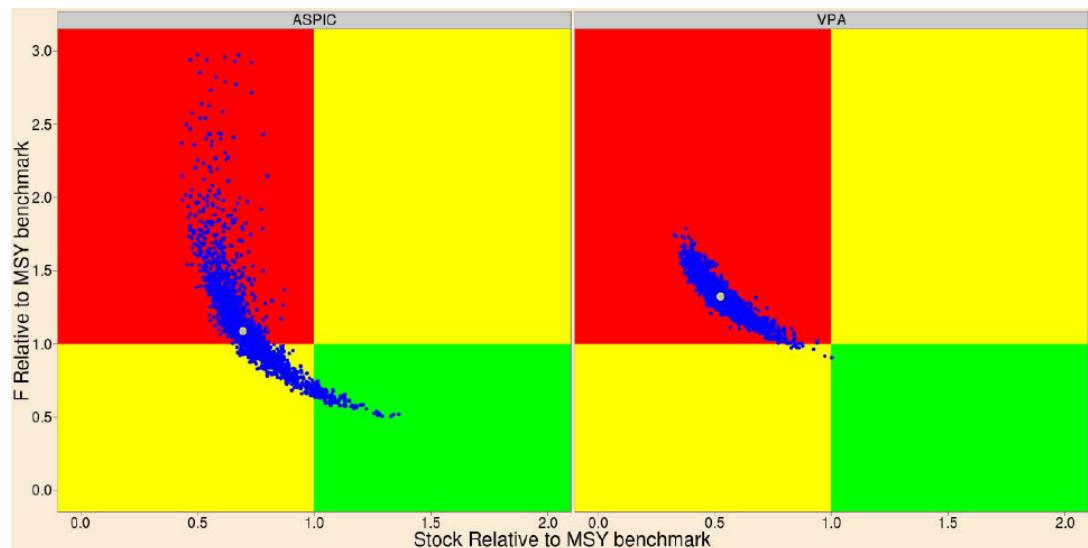


FIGURE 4.1: Diagrammes de Kobé en 2010 pour le stock Atlantique d’albacore, à gauche modèle ASPIC, à droite avec la VPA. Ces graphes sont construits à partir de l’ensemble des runs de chaque modèle. L’incertitude par rapport au modèle utilisé est estimée par bootstrap, les points gris représentant les médianes (d’après Anonymous, 2011)

groupe d’évaluation de stock, nous nous placerons dans un cadre bayésien et proposons d’utiliser un modèle d’observation avec des capturabilités présentant des tendances dans le temps, en intégrant à l’inférence des priors informatifs. La comparaison du diagnostic du SCRS avec celui produit par ce modèle avec capturabilité non-constante permettra (i) de tester l’influence des tendances dans la capturabilité sur les diagnostics et sur la perception de l’état de santé du stock d’albacore (ii) de comprendre l’intérêt de priors informatifs pour lever l’hypothèse de capturabilité constante et donc plus généralement d’évaluer dans quelle mesure des priors informatifs améliorent le diagnostic sur l’état d’un stock de thons.

Ces travaux sont présentés sous forme d’un article qui sera soumis prochainement au *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.

- Les distributions *a priori* et *a posteriori* des tendances dans les capturabilités sont-elles cohérentes ?
- Quelle est l’influence d’une hypothèse de capturabilité constante sur les diagnostics pour les stock thoniers ?
- Dans quelle mesure des priors informatifs améliorent-ils le diagnostic sur l’état d’un stock de thons ?

## 4.2 Article 2 : How critical is the status of the Atlantic yellowfin tuna stock ? A diagnosis conditioned on catchability trends over time

M. Simon<sup>1,2</sup><sup>1</sup>, D. Gaertner<sup>3</sup>, J.M. Fromentin<sup>2</sup>, S. Bonhommeau<sup>2</sup>, E. Rivot<sup>4</sup>, M.P. Etienne<sup>5</sup>.

<sup>1</sup>AgroParistech-ENGREF, Paris, France

<sup>2</sup>IFREMER UMR 212 EME (Exploited Marine Ecosystems), Sète, France

<sup>3</sup>IRD UMR 212 EME (Exploited Marine Ecosystems), Sète, France

<sup>4</sup>UMR 985 Agrocampus Ouest, Inra E.S.E., Agrocampus Ouest, Rennes, France

<sup>5</sup>UMR AgroParistech-INRA 518, Paris, France

### Abstract

In fisheries models, catchability,  $q$ , relates the CPUE (Catch Per Unit Effort) to the abundance of a stock. Although time-varying catchability has been evidenced in many situations, this point is seldom considered in stock assessment models. We investigate the influence of varying catchability on the perception of stock status of tunas and propose prior elicitation process based on expert knowledge to include additional information on catchability trends. A Bayesian state-space biomass dynamic model with catchability coefficient varying through time according to geometric rates of change was applied on Atlantic Yellowfin tuna stock (*Thunnus albacares*). Various assumptions on trends in catchability over time of the main fishing gears (longline, purse-seine, baitboat) were first tested. Secondly, expert knowledge was used to elicitate priors for catchability trends which were incorporated to the model. The sensitivity analysis showed that the perception of the stock may drastically change from fully exploited to over-exploited by taking or not into account +1% per year of increase in catchability. Expert priors for trends in catchability allowed better predictive performance of the model. Prior and posterior of trends in catchability were consistent and indicated stability or increase of all catchability, with an important yearly increase of purse-seine catchability (+5%). Accounting for these trends, we suggest that Atlantic Yellowfin tuna stock is experimenting larger fishing mortality than estimated in recent assessments.

**Keywords :** bayesian prior, catchability, CPUE, multifleet fishery, stock assessment, surplus production model, *Thunnus albacares*.

### 4.2.1 Introduction

Diagnosis on the status of tuna fisheries strongly rely on Catch Per Unit Effort (CPUE) time series, as fisheries-independent information remained difficult to acquire in the vast pelagic ecosystems. How far CPUE are representative of the abundance of a population has been intensively debated particularly for tunas and large pelagic species (Myers and Worm, 2003; Polacheck, 2006; Maunder et al., 2006b; Rouyer et al., 2008; Gaertner, 2010).

In fisheries models, catchability,  $q$ , is defined as the coefficient (or function) that relates the CPUE to the abundance of a stock.  $q$  is, however, difficult to estimate for various reasons (among which confounding effects and correlation with other coefficients), so that the hypothesis of a constant catchability is usually made. However, relationships between abundance and CPUE are known to be much more complex and  $q$  may be influenced by various mechanisms, such as the fishing strategy and efficiency (Hilborn and Walters, 1991), the behavior of the fish and its local abundance, the environmental conditions (Peterman and Steer, 1981) as well as targeting behaviour or information exchange between fishermen (Gaertner and Dreyfus, 2004) (see also Arreguin-Sánchez, 1996, for a review).

Neglecting variations in catchability may thus strongly impact our perception of stock status. Accounting for catchability fluctuations has thus become key aspects for estimating stock status in current stock assessment models. This has become a crucial issue in the case of technical progress influencing catchability of purse-seine fisheries (Fonteneau et al., 1999). In this study, we have removed the assumption of constant catchability and have proposed to model the trends in catchability. Working on a biomass dynamic model, several CPUE time series are required to distinguish between variations in catchability and variations in biomass. We have applied a multi fleet biomass dynamic model on the Atlantic Yellowfin tuna stock (*Thunnus albacares*, YFT), with varying catchability, modelling trends as geometric progression.

To account for multiple sources of uncertainty, inference is carried out in a Bayesian state-space modeling framework. Biomass dynamic models in this context require informative priors (Punt and Hilborn, 1997), especially in our context of varying catchability. Elicitation of informative priors (*i.e.* the specification a probability distribution function which formalize knowledge on a parameter, see Gelman et al., 2003) have often been conducted for parameters of the population dynamics (e.g Butterworth and Punt, 1995; Meyer and Millar, 1999; McAllister et al., 2001b, Simon et al. 2012) and seldom for parameters of the observation process. Indeed, it appears difficult to elicitate a prior on the absolute value of the catchability.  $q$  is rather a theoretical/modelling parameter, its dimension is arbitrary and this approach which would be equivalent to set a prior on the stock size. To our knowledge, prior elicitation for catchability has only been proposed in specific situations such as acoustic survey and bottom trawling for which decomposition of catchability in multiple factors is possible (see McAllister et al., 1994, McAllister 1995).

The catchability of fishing gears targeting tuna and large pelagic fish species can be affected by multiple sources that are difficult to accurately quantify (Harley et al., 2001; Ward and Hindmarsh, 2007). Empirical knowledge from tuna fisheries experts may, however, help and bring useful information on gear-specific catchability trends. We thus propose an expert prior elicitation for catchability trends associated to 3 fishing gear CPUEs series of Atlantic YFT and then used these informative priors into a bayesian state-space model. A sensitivity analysis to various assumptions on catchability trends has been conducted to illustrate and understand the influence of those assumptions on the perception of the tuna stock. Informative priors were defined to reflect expert opinions on actual

possible trends and there consequences on reference points.

#### 4.2.2 Materials and method

##### Data

We used the Japanese longliners, European purse seiners and European baitboats YFT catch per unit of effort (CPUE) from the ICCAT (International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas) YFT stock assessment report (Anonymous, 2011) (Figure 4.2). These three time series spread from 1970 to 2010. Japanese longline CPUE time series were a standardized index estimated by a GLM procedure (log-normal error structure model) with 9 effects and interactions : year, month, sub-area, gear-type, Sea Surface Temperature (SST), SST<sup>2</sup>, SST<sup>3</sup>, material of main line, material of branch line and interactions (Satoh et al., 2011). For the baitboats, time series is also a standardized CPUE time series (GLM procedure including effects of years, fishing seasons and fleets, Anonymous (2011)) based on the catch and fishing effort data of the Spanish, French and Senegalese baitboat fleets was used. The European purse seine time series is a nominal CPUE series expressed in terms of tons per fishing days (the standardization procedure of these CPUE series remaining unsatisfactory). Due to the continuous implementation of new fishing technology on board such as bird radars, larger net size, powerful winches, fish aggregation devices (FAD) equipped with radio range beacon, use of supply vessels, etc (Gaertner and Pallaress, 2002b), it is commonly admitted that the individual purse seiner fishing efficiency has undergone significant increases over the whole period (Fonteneau et al., 1999). Because purse seiners used two different fishing modes *i.e.* free schools to target large yellowfins and FADs sets to catch skipjack (*Katsuwonus pelamis*) and juveniles of yellowfin and bigeye tunas (*Thunnus obesus*), it had remained difficult to gauge separately the gain in efficiency (Bez et al., 2011). For this reason a 3% increase in catchability per year for purse-seiners targeting tropical tunas from 1980 to 2010 has been traditionally assumed during the stock assessment procedure (Anonymous, 2011). This hypothesis had conducted to artificially decrease purse-seiners CPUE by 3% per year over the concerned period. In this study, purse seine CPUE time series was re-transformed to obtain the initial nominal CPUE.

Total annual catches of YFT in East and West Atlantic during the period 1970-2010 also come from the ICCAT Task-I database (Figure 4.3). CPUE and catch data are provided in the supplemental materials section.

#### Hierarchical surplus production model

A Bayesian state-space biomass dynamic model (Punt and Hilborn, 1997; Meyer and Millar, 1999) was implemented. To investigate the consequences of variations in the catchability on the perception of the level of exploitation of a population, we have proposed to model the evolution of catchability using a geometric progression in time. This parsimonious model is coherent with the assumption from ICCAT of 3% increase per year. Among the various surplus production models (See Hilborn and Walters (1991) for a general discussion on surplus production models), this study considered Schaefer and Fox models with the aim to compare our results with the state of the YFT stock provided by the SCRS of ICCAT (Schaefer, 1954; Garrod, 1969; Fox, 1970). Fox model is generally considered as more consistent for tuna stocks, while Schaefer model has been advocated as a more conservative approach (Anonymous, 2011). Thus, it appeared essential for robust conclusions on Yellowfin tuna stock status to compared outputs from these two models.

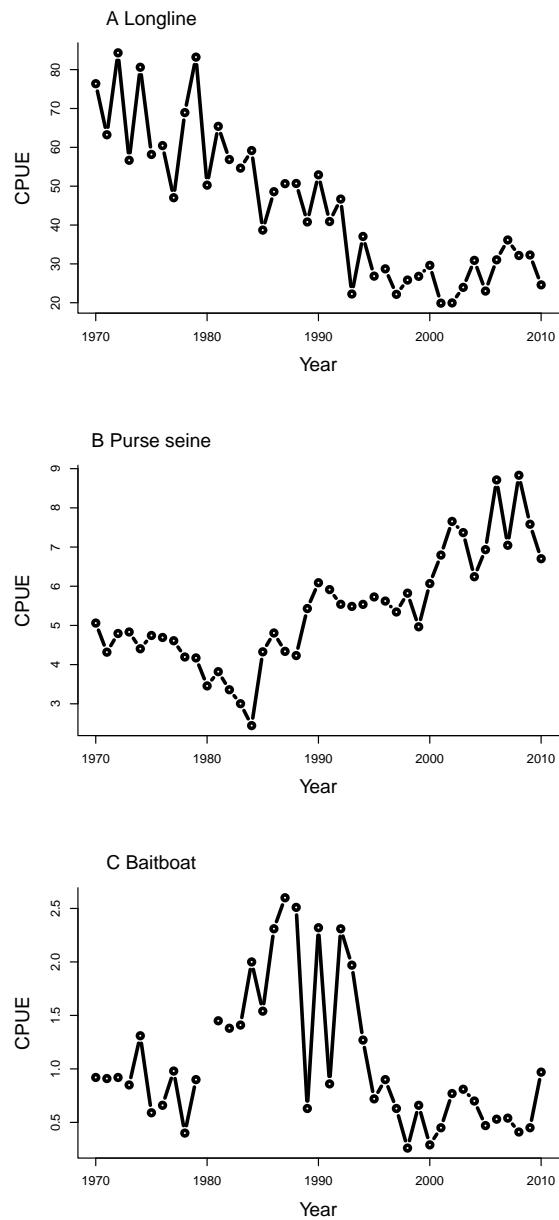


Figure 4.2: Atlantic yellowfin tuna Catch Per Unit of Effort (CPUE) from 1970 to 2010.  
(a) Standardized CPUE of the Japanese longliners fleet. (b) CPUE of European purse seiners fleet. (c) Standardized CPUE of the European baitboats fleet

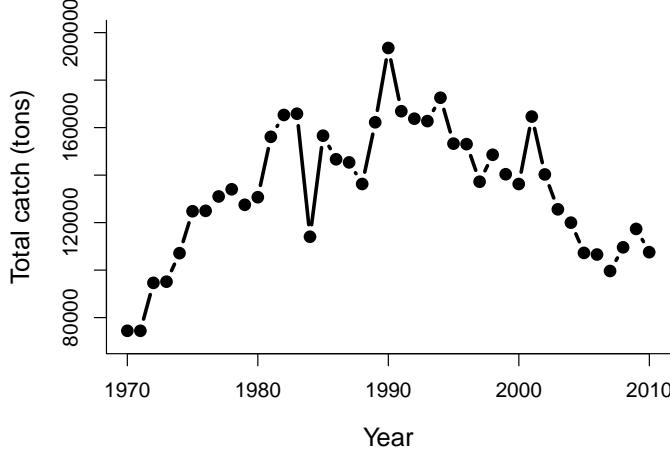


Figure 4.3: Atlantic yellowfin tuna catch (tons) from 1970 to 2010

**Process equation** Biomass dynamic was expressed in discrete annual time steps and process errors were assumed to be log-normally distributed. Biomass production for Schaefer and Fox models is described by equations 1 and 2 respectively.

$$B(t+1) = (B(t) + r.B(t)(1 - \frac{B(t)}{K} - C(t)).e^{\varepsilon(t)}) \quad \varepsilon(t) \sim N(0, \sigma_{\varepsilon}^2) \quad (4.1)$$

$$B(t+1) = (B(t) + r.B(t)(1 - \frac{\log(B(t))}{\log(K)} - C(t)).e^{\varepsilon(t)}) \quad \varepsilon(t) \sim N(0, \sigma_{\varepsilon}^2) \quad (4.2)$$

where  $B(t)$  is the stock biomass at year  $t$ ,  $r$  the intrinsic population growth rate,  $K$  the carrying capacity,  $C(t)$  the total annual catch between  $t$  and  $t+1$ ,  $\varepsilon(t)$  the process error at time  $t$  and  $\sigma_{\varepsilon}^2$  the variance of the process errors. As YFT was weakly exploited from 1950 to 1970, we considered that the initial biomass  $B(1970)$  was 90% of  $K$  (i.e.  $B(1970) = A.K$  with  $A = 0.9$ ).

**Observation equations** Variations in the three CPUEs time series were assumed to be proportional to those in abundance, but with a coefficient of proportionality (i.e. the catchability coefficient) that can vary through time according to a geometric rate of change. Observation errors were assumed to be log-normally distributed.

$$I_i^{obs}(t) = q_i(t).B(t).e^{\tau_i(t)} \quad \tau_i(t) \sim N(0, \sigma_{\tau_i}^2) \quad (4.3)$$

$$q_i(t) = q_i^0.\alpha_i^t \quad i = ll, ps, bb \quad (4.4)$$

where  $I_i^{obs}(t)$  is the CPUE index of the fleet  $i$  at time  $t$ ,  $q_i(t)$  the catchability of the fleet  $i$  at time  $t$ ,  $q_i^0$  the initial catchability coefficient of the fleet  $i$ ,  $\alpha_i$  the common ratio of fleet  $i$  catchability geometric progression,  $\tau_i(t)$  the observation errors of the fleet  $i$  and  $\sigma_{\tau_i}^2$  the variance of the observation errors for the fleet  $i$ .

**Prior distributions** Simon et al (2012) estimated a prior distribution for the population growth rate,  $r$ , of Atlantic bluefin tuna on the basis of biological information. This prior has been used for the present work as early life history and reproductive biology is

Table 4.1: Priors of the surplus production model parameters. <sup>1</sup>Sensitivity analysis runs,  
<sup>2</sup> Expert prior runs

Parameter	Prior
$r$	$N(0.6,0.4)$
$\log(K)$	$\text{Unif}(\log(950000),\log(18000000))$
$\sigma_\varepsilon^2$	$\text{Inv.Gamma}(0.01,0.01)$
$\log(q_i^0)$	$\text{Unif}(-20,0)$
$\alpha_i$	$\text{Unif}(-0.5,0.5)^1 / \Gamma(a_i, b_i)^2$
$\sigma_{\tau_i}^2$	$\text{Inv.Gamma}(0.01,0.01)$

Table 4.2: Definitions of the Maximum Sustainable Yield ( $MSY$ ), fishing mortality at MSY ( $F_{MSY}$ ) and biomass at MSY ( $B_{MSY}$ ) in Schaefer and Fox biomass production models.

Reference points	Schaefer	Fox
$MSY$	$\frac{r.K}{4}$	$\frac{r.K}{e.\log(K)}$
$F_{MSY}$	$\frac{r}{2}$	$\frac{r}{\log(K)}$
$B_{MSY}$	$\frac{K}{2}$	$\frac{K}{e}$

known to be rather similar among yellowfin and Bluefin tuna species (Simon et al. 2012) (See Table 4.1 for definitions of these quantities).  $K$  prior distribution was uniform on log scale with lower bound being approximated by the maximum cumulated catches over 5 years and upper bound chosen so that it had no influence on the *a posteriori* estimations (Walters and Ludwig, 1994; McAllister and Kirkwood, 1998). The variance of process and observation errors had inverse inverse gamma distributions whose parameters were chosen to be non informative. The priors for  $q_i^0$  were assumed to be uniformly distributed on log-scale (non informative) according to McAllister et al. (1994) and Millar (2002).  $\alpha_i$  were given non informative priors (uniform distributions) for the first part of the study (sensitivity analysis) and as a second step informative priors (gamma distributions) are elicited using expert information (See below).

**Inference** Marginal *a posteriori* distributions were sampled by Monte-Carlo Markov Chains (MCMC) with JAGS program (Plummer, 2003) ran from R 2.11.1 with rjags package (3 MCMC chains of 20000 iterations). Convergence of the MCMC chains was checked with Gelman Rubin statistics (Gelman, 1992). Fishing mortality  $F(t) = C(t)/B(t)$ , Maximum Sustainable Yield  $MSY$ , biomass at MSY  $B_{MSY}$  and fishing mortality at MSY  $F_{MSY}$  were computed and compared to stock assessment outputs (See table 4.2). Current status of the YFT stock was evaluated by the ratios  $F_{2010}/F_{MSY}$  and  $B_{2010}/B_{MSY}$ . We considered as "stock assessment reference points" the reference points estimated with AS-PIC model Prager (1992) for 17 different runs and reported in the stock assessment report (Anonymous, 2011).

### Sensitivity to catchability trends

In this full specification, the model is not practically identifiable. Regarding the observation process,  $\alpha_i$  has to be constrained either through an informative prior distribution

or by choosing an explicit value. To address this issue, we tested the sensitivity of estimated reference points to various assumptions on catchability trends (See Table 4.3). (1) we specifically explored the sensitivity of the model to the purse-seine catchability. (2) a more complete sensitivity analysis is carried out by fixing alternatively the evolution rate of the catchability of one "reference fleet". (3) an expert prior elicitation method (Kuhnert et al., 2010) was implemented to elicitate priors for  $\alpha_i$  so as to capture plausible evolution of the catchabilities.

**Sensitivity to purse-seine catchability** We tested a parametrization that reproduce the different assumptions explored by the ICCAT SCRS (Standing Committee for Research and Statistics) for purse-seine catchability. Constant catchability was assumed for the longline and the baibot CPUEs ( $\alpha_{ll} = \alpha_{bb} = 1$ ) whereas the catchability rate of change of the purse seine fleet was fixed at +3% (scenario A,  $\alpha_{ps} = 1.03$ ), +4% (scenario B,  $\alpha_{ps} = 1.04$ ) or +5% (scenario C,  $\alpha_{ps} = 1.05$ ).

**Use of a reference fleet** With the aim to gauge the relative influence of the changes over time of the catchability of each fishing gear, different scenarii have been explored. Rates of change in catchability of longliners  $\alpha_{ll}$ , purse-seiners  $\alpha_{ps}$  and bait-boats  $\alpha_{bb}$  were alternatively given as reference and fixed to a given value while the two other parameters  $\alpha$  are estimated. Different values have been tested to explore different scenarios of catchability trends. In scenarios 1a to 1f,  $\alpha_{ll}$  is fixed and its value ranges from +2% per year to -3% per year while  $\alpha_{ps}$  and  $\alpha_{bb}$  were estimated. To account for the potential important increase in purse-seine catchability as suggested in the stock assessment report,  $\alpha_{ps}$  ranged from +5% per year to -1% per year in scenarios 2a to 2g ( $\alpha_{ll}$  and  $\alpha_{bb}$  were estimated). In scenarios 3a to 3h,  $\alpha_{bb}$  ranged from +4% per year to -3% per year, with  $\alpha_{ll}$  and  $\alpha_{ps}$  being estimated.

**Informative prior elicitation** To elicitate informative priors for all  $\alpha_i$ , a survey among a board of 6 experts involved in tropical tuna assessments of the Atlantic or the Indian oceans was conducted in 3 steps: (i) the experts were independently asked to represent on a scaled graph the trends in catchability of the 3 fishing fleets (ii) a graph for each fishing fleet was produced by putting on a same scale the expert's curves (iii) these graphs were then sent back to the experts for discussion and possible corrections of their first estimations. The results from the model using expert information on catchability have not been transmitted to the experts to avoid any potential influence from the model outputs on their expert estimation.

To numerically encode  $\alpha_i$  prior distributions,  $q_i^{\min}(T)$  and  $q_i^{\max}(T)$  were defined as the minimum and maximum values given by experts for catchability of fleet  $i$  aty the end of the time series (in 2012,  $T = 40$ ). Maximum and minimum values for  $\alpha_i$  were given by

$$\alpha_i = \sqrt[T]{\frac{q_i(T)}{q_i(0)}} \quad (4.5)$$

$\alpha_i$  have Gamma distributions,  $\Gamma(a_i, b_i)$ . We hypothesised that  $\alpha_i^{\max}$  and  $\alpha_i^{\min}$  are quantiles of  $\alpha_i$  distributions. It was then possible to define various scenarios according to the degree of credibility given to  $q_i^{\min}(T)$  et  $q_i^{\max}(T)$  (values given by experts). In a first scenario, E1,  $\alpha_i^{\max}$  and  $\alpha_i^{\min}$  were 0.05 and 0.95 quantiles of  $\alpha_i$  distributions. In a second scenario, E2,  $\alpha_i^{\max}$  and  $\alpha_i^{\min}$  were 0.20 and 0.80 quantiles of  $\alpha_i$  distributions, we defined in this second case less informative priors, admitted that expert could have been less credible.

## Predictive performance of the model

In order to validate the models and to evaluate the advantages of the use of informative priors, predictive performance of the model were assessed and compared between the sensitivity analysis runs and runs E1 and E2. To do so, the last values from the CPUE series of the 3 fishing gears were removed, *i.e.* (i) data from 2008 to 2010 and (ii) data from 2004 to 2010 while the posterior predictive distributions of the CPUE  $\hat{I}_i(t)$  were sampled for those years Predictive performance of these runs were assessed by calculating Root Mean Square Deviations (RMSD) distributions per fishing fleet and by counting numbers of observed CPUE outside the 90% posterior credible interval .

### 4.2.3 Results

#### Sensitivity analysis

##### Sensitivity to purse-seine catchability

Assuming important increases in catchability (high values for  $\alpha_i$ ) resulted in a diagnosis of over-exploitation of the stock (table 4.3), while a decrease in  $q$  (low values for  $\alpha_i$ ) resulted in more optimistic diagnosis. This result is first illustrated by the scenarios A, B & C which indicated contrasted situations depending on the choice of  $\alpha_{ps}$ . Under the hypotheses of a 4% to 5% annual increase in the catchability of the purse-seine the YFT stock is perceived as over-fished (scenarios A and B) whereas the stock biomass in 2010 is perceived as close to  $B_{MSY}$  (Schaefer model) or greater than  $B_{MSY}$  (Fox model) for  $\alpha_{ps} = 1.03$  (scenario C).

For these scenarios, similar  $MSY$  around 140 000 tons were obtained, which is close to the stock assessment  $MSY$  (figure 4.4). Nevertheless, we noted an over-estimation of  $B_{MSY}$  and an under-estimation of  $F_{MSY}$  compared to ASPIC outputs which indicated a population size more important and less productive than estimated in the stock assessment (these estimates being linked by the statistical correlation between  $F_{MSY} = r/2$  and  $B_{MSY} = K/2$ ).

#### Using a reference fleet

Using the Schaefer model (see below for the results with the Fox model), the current status of YFT stock strongly differed between the 21 scenarios (figure 4.5). Various diagnosis were obtained, ranging from largely under-exploited to heavily over-exploited. Scenarios 1b and 3b were characterized by  $B_{2010}/B_{MSY} < 1$ . and  $F_{2010}F_{MSY} > 1$  indicating that the YFT stock would be overfished and under overfishing. In contrast, run 2f led to  $B_{2010}/B_{MSY} > 1$  and  $F_{2010}/F_{MSY} < 1$  *i.e.* a situation where the YFT stock would be neither overfished, nor under overfishing.

The level of increase in catchability resulting in an over-fishing diagnosis was different for each fishing fleet (table 4.3). YFT stock is perceived as over-fished for (*i*) an increase or stability of the catchability in longline fleet (1a, 1b, 1c) (*ii*) an increase equal or greater than 4% per year in the catchability of the purse-seine (2b, 2a) (*iii*) an increase equal or greater than 1% in the catchability of the baitboat fleet (3a, 3b, 3c, 3d). In the green area of the Kobe plot are found scenarios assuming : decrease in the catchability of the longline fleet greater than 1% per year (1e); increase in the catchability of the purse-seine lower or equal than 3% per year (2c,2d) or stability (2e); stability or decrease in the catchability of the baitboat fleet (3e, 3f, 3g). In other words, taking into account for changes in catchability greatly affected our perception of the stock status. Furthermore, the stock status was sensitive to both the the trend (*i.e.* upward or downward) as well as to its amplitude.

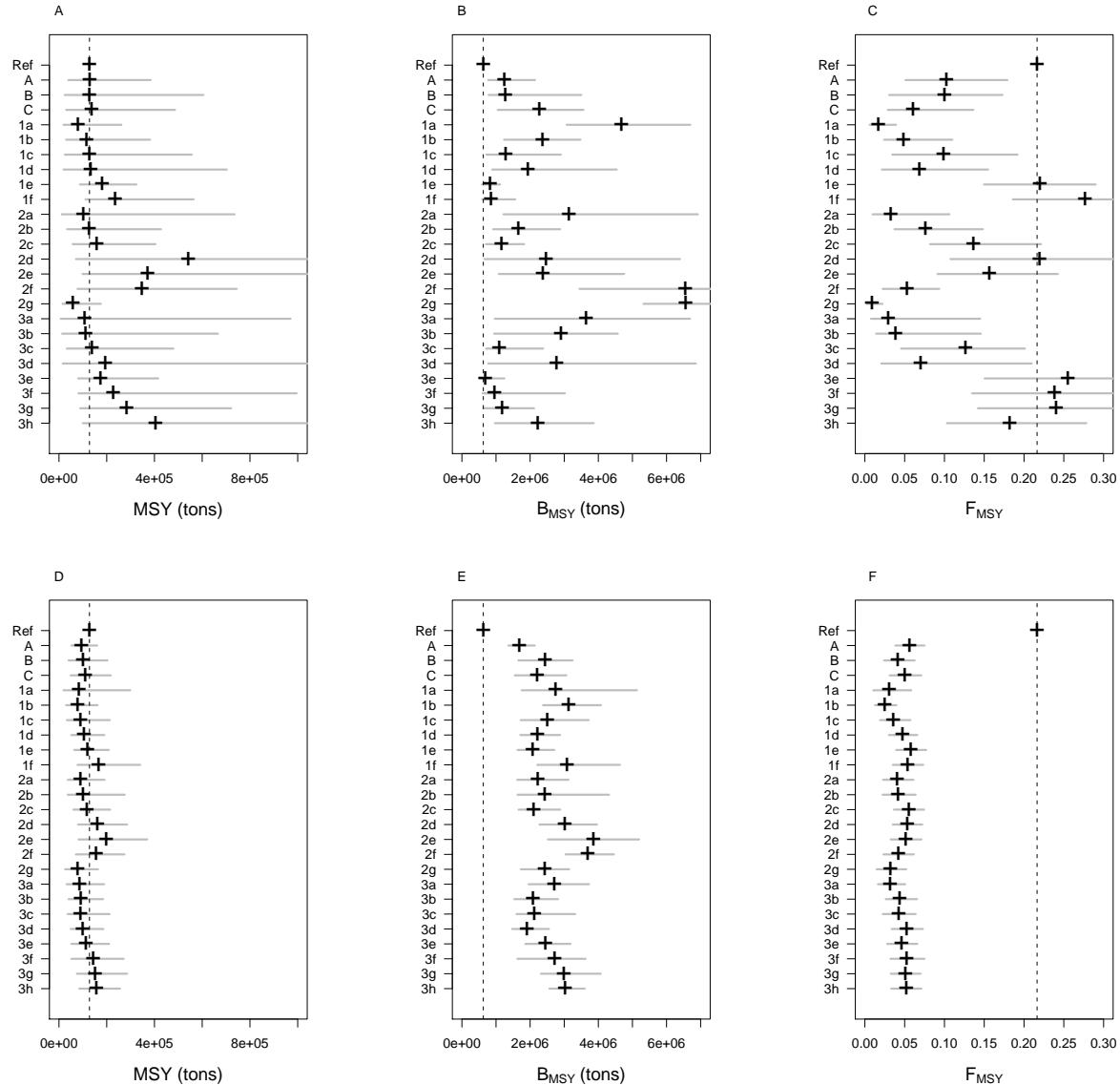


Figure 4.4: Barplots (means, 20% and 80 % quantiles) of  $MSY$ , stock biomass at  $MSY$  ( $B_{MSY}$ ) and fishing mortality at  $MSY$  ( $F_{MSY}$ ) *a posteriori* for the 24 runs of the sensitivity analysis and comparison with estimates of the SCRS YFT stock assessment ("Ref"). A, B & C for Schaefer model ; D, E & F for Fox model.

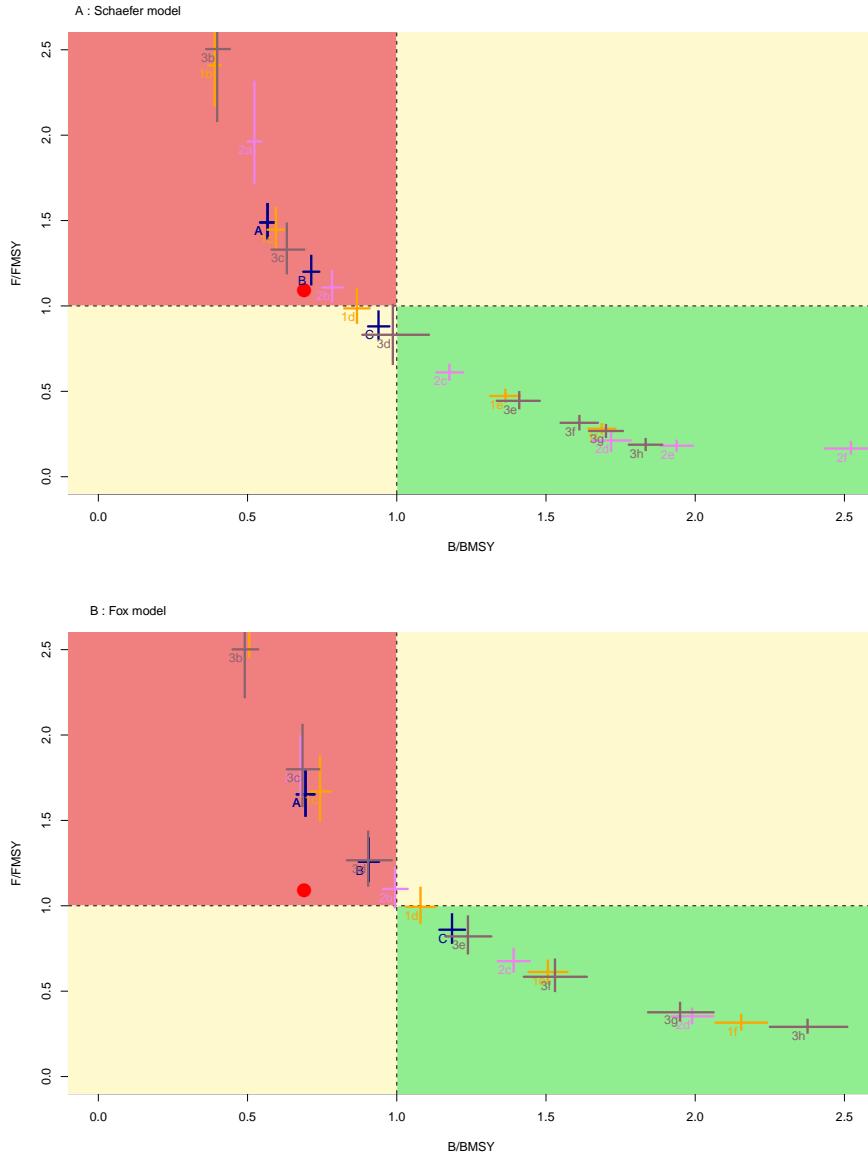


Figure 4.5: Kobe plot of the current Atlantic YFT stock status for the 24 runs of the sensitivity analysis with (A) the Schaefer model and (B) the Fox model. Red point is the situation according to the YFT stock assessment report. Horizontal and vertical lines represent quantiles 40 and 60% of  $B_{2010}/B_{MSY}$  and  $F_{2010}/F_{MSY}$  respectively.

Table 4.3: Median values of the posterior distributions of  $\alpha_{LL}$ ,  $\alpha_{PS}$  &  $\alpha_{BB}$  with Schaefer's population model. Bold types indicate when  $\alpha_i$  is given prior to the inference. Red, yellow and green cells refer to the current situation of the stock according to the Kobe plot for Schaefer's model<sup>1</sup> and Fox's model<sup>2</sup>

Reference fleet	Scenario	Sch. <sup>1</sup>	Fox <sup>2</sup>	$\alpha_{LL}$	$\alpha_{PS}$	$\alpha_{BB}$	$\frac{\alpha_{LL}}{\alpha_{PS}}$	$\frac{\alpha_{LL}}{\alpha_{BB}}$	$\frac{\alpha_{PS}}{\alpha_{BB}}$
All	A			<b>1</b>	<b>1.05</b>	<b>1</b>			
	B			<b>1</b>	<b>1.04</b>	<b>1</b>			
	C			<b>1</b>	<b>1.03</b>	<b>1</b>			
Longline	1a			<b>1.02</b>	1.07	1.03	0.96	0.99	1.04
	1b			<b>1.01</b>	1.06	1.02	0.96	0.99	1.04
	1c			<b>1.00</b>	1.05	1.01	0.96	0.99	1.04
	1d			<b>0.99</b>	1.04	1.00	0.96	0.99	1.04
	1e			<b>0.98</b>	1.03	0.99	0.96	0.99	1.04
	1f			<b>0.97</b>	1.02	0.98	0.95	0.99	1.04
Purse seine	2a			1.00	<b>1.05</b>	1.01	0.95	0.99	1.04
	2b			0.99	<b>1.04</b>	1.00	0.95	0.99	1.04
	2c			0.98	<b>1.03</b>	0.99	0.95	0.99	1.04
	2d			0.97	<b>1.02</b>	0.98	0.95	0.99	1.04
	2e			0.96	<b>1.01</b>	0.98	0.96	0.99	1.03
	2f			0.96	<b>1.00</b>	0.97	0.96	0.99	1.03
	2g			0.94	<b>0.99</b>	0.96	0.95	0.99	1.04
Baitboat	3a			1.01	1.06	<b>1.04</b>	0.95	0.97	1.02
	3b			1.00	1.05	<b>1.03</b>	0.95	0.97	1.02
	3c			0.99	1.04	<b>1.02</b>	0.95	0.97	1.02
	3d			0.98	1.03	<b>1.01</b>	0.95	0.97	1.02
	3e			0.98	1.02	<b>1.00</b>	0.95	0.98	1.02
	3f			0.97	1.02	<b>0.99</b>	0.95	0.98	1.03
	3g			0.97	1.02	<b>0.98</b>	0.95	0.99	1.04
	3h			0.97	1.02	<b>0.97</b>	0.95	1.00	1.05

$MSY$  were estimated at around 140 000 tons for most scenarios. Nevertheless,  $MSY$  were estimated above 200 000 tons in scenarios 1f ; 2d, 2e, 2f and 3f, 3g, 3h. This result confirm that the stock is perceived as more resilient by assuming stability or decrease in catchability.

The ratios  $\alpha_{LL}/\alpha_{PS}$ ,  $\alpha_{LL}/\alpha_{BB}$  and  $\alpha_{PS}/\alpha_{BB}$  were similar between runs of the sensitivity analysis (table 4.3). While these ratios did not allow to estimate absolute trends of fleets catchability, they allow to compare the catchability trends in a relative way (i.e. among fleets). CPUEs. Catchability trends of the purse-seiners fleet was 5% and 4% greater than catchability trends of the longliners and baitboats, respectively. Catchability progression associated to longliners CPUE was 1% smaller than catchability progression of baitboats. In order of increasing trends in catchability, we obtained (1) catchability associated to longliners CPUEs (2) catchability associated to baitboats CPUEs (3) catchability associated to purse-seiners CPUEs.

Similar patterns were obtained with Fox model even if as expected the overall perception of the state of the stock was more optimistic. Runs 1f and 3h were slightly different and gave  $B_{2010}/B_{MSY>1}$  and  $F_{2010}/F_{MSY} < 1$  (under-exploitation).  $MSY$ ,  $B_{MSY}$  and  $F_{MSY}$

were less variable *a posteriori* using Fox model but the same pattern of over-estimation of  $B_{MSY}$  and under-estimation of  $F_{MSY}$  were observed for both models (figure 4.4). Progression ratios  $\alpha_{LL}$ ,  $\alpha_{PS}$  and  $\alpha_{BB}$  were not influenced by the form of the surplus biomass function.

## Prior elicitation for catchability trends

According to the board of experts, all fishing gears catchability had globally increased from 1970 to 2010 (figure 4.6). The most important increase was obtained for the purse-seine fleet with a annual rate of increase of about 2%. An increase in baitboats catchability would have occurred in the eighties and since then the catchability of this fleet has been almost stable, translating in a mean increase of 1% per year from 1970 to 2010. For the longliners, a slight decrease in catchability would had occurred in the seventies and a slow increase for the period 1980-2010. This was reflected in  $\alpha_{ll}$  prior distribution which had a mean value around 1%.  $\alpha_{ll}$  had the more informative prior distribution, whereas  $\alpha_{ps}$  and  $\alpha_{bb}$  priors were less informative.

Prior and posterior distributions of  $\alpha_i$  for the runs with informative priors from the experts (runs E1 and E2) are presented in figure 4.7. Posterior distributions of  $\alpha_i$  indicated a slight increase of the longliners catchability ( $\alpha_{ll} \simeq 1.005$ ), an increase of the baitboats catchability ( $\alpha_{bb} \simeq 1.01$ ) and an important increase of the purse-seiners catchability ( $\alpha_{ps} \simeq 1.05$ ). If a less informative prior is used for  $\alpha_i$ , *i.e.* run E2 (figure 4.7BDF), estimates of  $\alpha_{ps}$  and  $\alpha_{bb}$  are slightly greater than for run E1 (figure 4.7ACE). Note that results being similar for Fox and Schaefer models.

Expert knowledge elicited in  $\alpha_i$  prior distribution appeared qualitatively in agreement with the outputs of the models (both indicate an increase of the catchability of all the fleets), but not quantitatively, as the rates of increase for the purse-seiners fleet appeared quite different. Nonetheless, prior and posterior distributions of  $\alpha_{ll}$  and  $\alpha_{bb}$  appeared rather consistent. Catchability trajectories for the purse-seiners differed between expert (from +1% to +3% per year, see figure 4.7b) while posterior distribution of  $\alpha_{ps}$  differed from the prior distribution elicited by experts. The information contains in CPUE tends to exhibit higher increase of catchability, in that sense one can argue that  $\alpha_{ps}$  had been under-estimated through the prior elicitation process.

## Predictive performance of the model

For assessing model predictive performances, we retained scenarios 1b, 1c, 1d, 2a, 2b, 3a, 3b and 3c because they assumed catchability trends similar as prior and posterior distributions of  $\alpha_i$  in runs E1 and E2. The 10 CPUE prediction runs on the 7 or 4 last years of the series displayed the same results. Runs with expert priors (E1 and E2) showed better predictive performances for Schaefer and Fox models than scenarios 1b, 1c, 2a, 2b, 3a, 3b and 3c (See table 4.4). Scenarios 3a, 3b and 3c had generally important RMSD which would indicate a difficulty to accurately predict CPUEs values when using baitboats CPUE as a reference. RMSD associated to purse-seiners and baitboats were greater than RMSD for longline for all runs, showing that purse-seiners and baitboats CPUE were hardly predictable. Scenarios E1 and E2 were particularly better than other scenarios at predicting these purse-seiners and baitboats CPUE series (lower RMSD), which showed the relevance of using informative priors on catchability progression (even "weakly informative" for runs E2) in terms of predictive performance of these models.

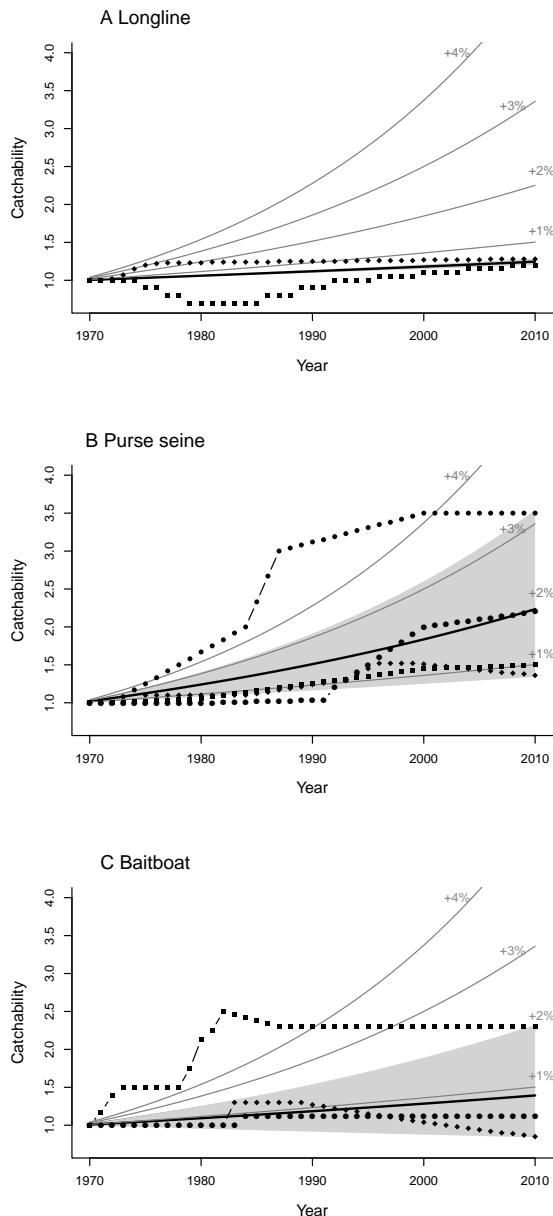


Figure 4.6: Catchability trajectories given by experts for the longline (A), purse-seine (B) and baitboat (C) fleets and superimposition with power functions (grey curves) with rates of change ranging from +1% to +5%. In grey are represented the catchability curves ([5-95]%) obtained using the gamma distribution elicited for  $\alpha_i$

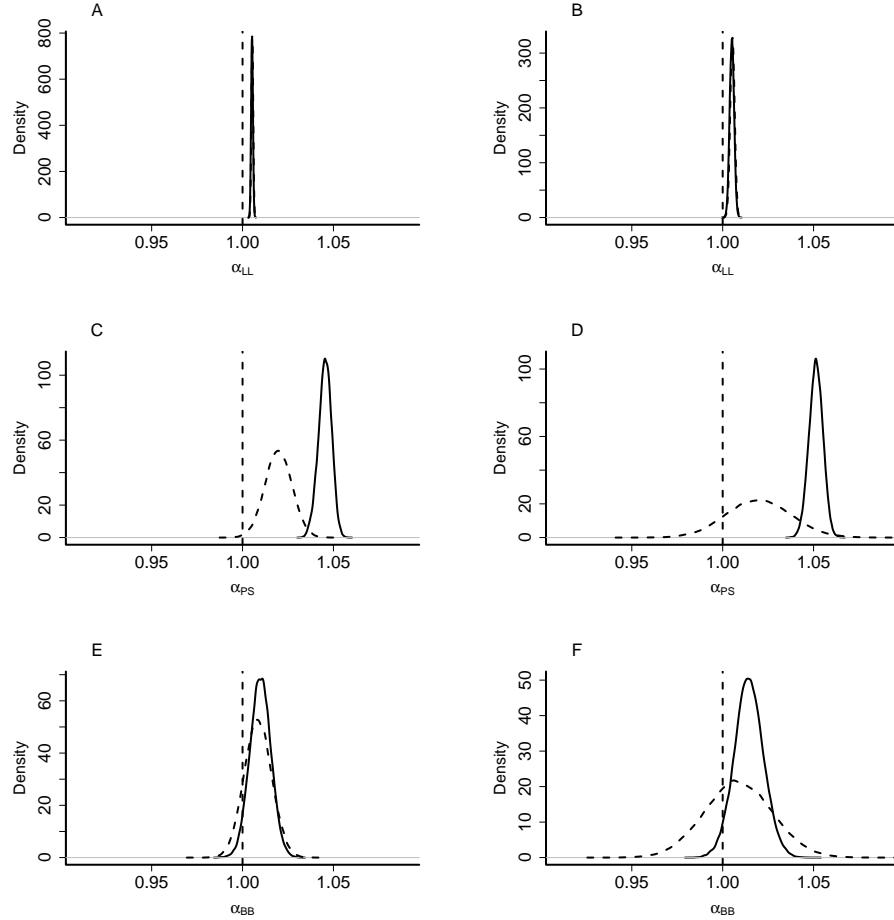


Figure 4.7: Prior (dotted lines) and posterior (solid lines) distributions of  $\alpha_{ll}$ ,  $\alpha_{ps}$  and  $\alpha_{bb}$ .  
 (a) Left panel run E1. (b) Right panel : run E2

### Diagnosis on the Atlantic Yellowfin stock when including expert knowledge

Scenarios with expert priors (*i*) gave estimates which resulted from the combination of data information and expert knowledge on catchability evolutions (figure 4.7) and (*ii*) were the more capable to predict CPUE whatever the population model (table 4.4). These facts led us to propose that these scenarios could be selected to provide a diagnosis on the stock on a Kobe plot in Schaefer and Fox model (Figure 4.8).

The outputs from runs E1 and to E2 indicated that Atlantic YFT would be overfished and under overfishing in both cases. The ratios  $F_{2010}/F_{MSY}$  and  $B_{2010}/B_{MSY}$  depend on the choice of the quantiles in  $\alpha_i$  prior elicitation. The stock was perceived as less over-fished if  $\alpha_i$  prior distributions were close to the expert opinion, *i.e.* run E1. If less confidence was given to expert knowledge (run E2) outputs were more influenced by the data, then  $\alpha_{ps}$  and  $\alpha_{bb}$  *a posteriori* were slightly shifted to the right (steeper catchability trends) and the stock was perceived as more overfished. As expected in situation of heavy or moderate overexploitation, Fox model led to a less pessimistic diagnosis than Schaefer model as  $B_{2010}/B_{MSY}$  is about 0.7 (close to 0.5 for Schaefer model).

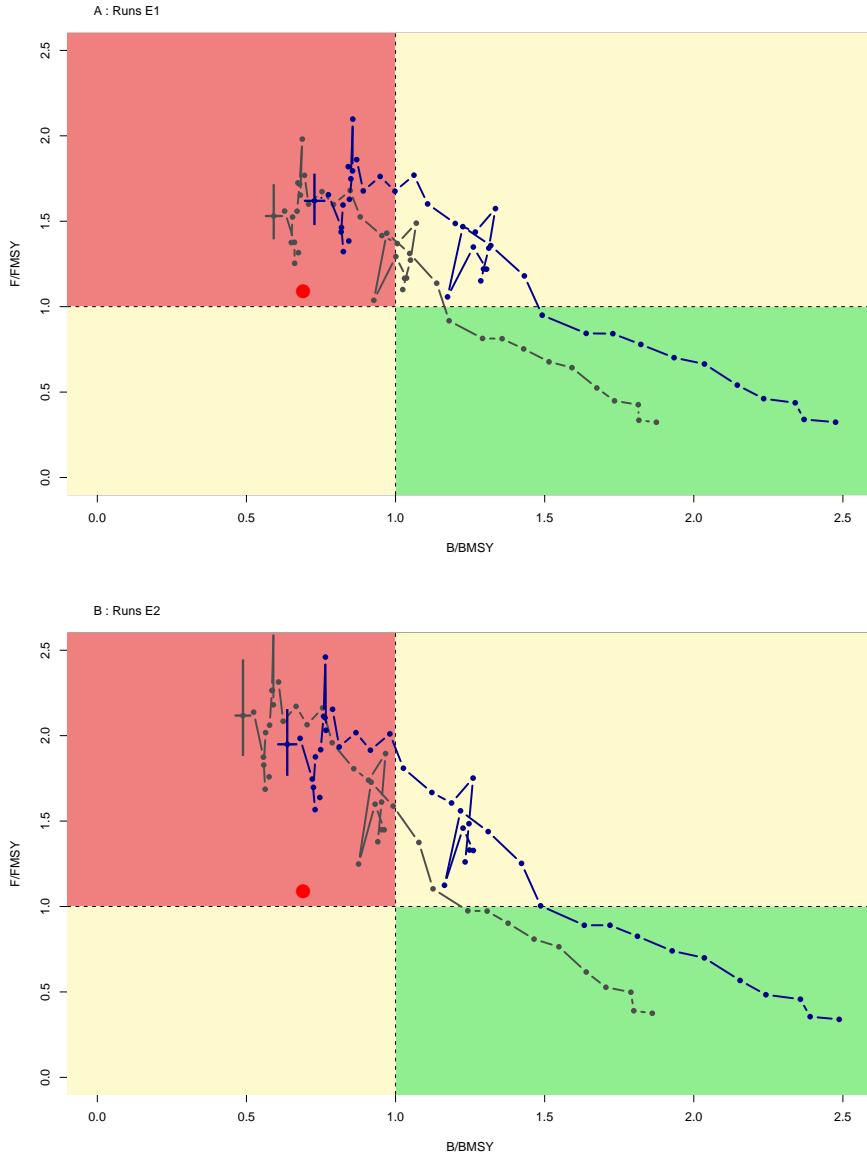


Figure 4.8: Kobe plot with trajectories of the YFT stock between 1970 and 2010 for runs E1 (A panel) and E2 (B panel) in Schaefer (grey) and Fox (blue) models. Horizontal and vertical lines represent quantiles 40 and 60 % of  $B_{2010}/B_{MSY}$  and  $F_{2010}/F_{MSY}$  respectively. Red point is the situation according to the YFT stock assessment report.

Table 4.4: Fox's model predictive capabilities while removing all CPUE from the dataset for the last 4 years. Root Mean Square Deviations (RMSD) between observations and predictions are given per fishing fleet. \*Total numbers of observed CPUE outside the range [5-95)% of the posterior predictive distributions

Scenario	Longline	Purse-seine	Baitboat	mean	out [5%;95%]*
E1	0.10	0.38	0.24	0.24	1
E2	0.13	0.48	0.27	0.29	1
2b	0.13	0.67	0.28	0.36	6
1d	0.11	0.71	0.29	0.37	4
1c	0.11	0.73	0.30	0.38	4
3c	0.13	0.67	0.34	0.38	6
1b	0.11	0.74	0.30	0.38	3
2a	0.12	0.76	0.29	0.39	5
3b	0.13	0.72	0.44	0.43	5
3a	0.13	0.72	0.57	0.47	5

#### 4.2.4 Discussion

##### Modeling issues regarding catchability trends and stock status

**Population model.** Catchability trends and stock status are consistent between Fox and Schaefer models. We conclude that these results are robust to hypothesis on the type of surplus production model and are thus comparable to the runs by the SCRS for the stock assessment which are essentially based on generalized surplus production models (Pella and Tomlinson, 1969).

**Observation model.** We have assumed a relatively simple observation model with a geometric progression to describe catchability trends of all the fleets. Although, this function is consistent with assumptions made by the ICCAT SCRS, such a simple function cannot accurately track complex changes in catchability (See figure 4.6). For instance, the introduction of deep longline for targeting BET in the mid-seventies (Gaertner and Marsac, 1999) longline catchability may have temporally decreased during this period, but continuous introduction of new technology may has progressively reversed this trend over the period analyzed (Ward and Hindmarsh, 2007). Concerning the baitboats, 2 periods are evidenced by the expert which refer to the introduction of the associated school fishing method (Fonteneau and Diouf, 1994). Other functions could have been used to model changes in catchability (e.g linear, exponential or jump detection function with 2 catchability levels for the baitboats). Wilberg et al. (2009) have demonstrated that the use of a random walk to model fishery catchability in catch-at-age analysis is the best approach when fishery-independent indices of abundance are available in addition to CPUE. Without survey data for the Atlantic YFT, we have favored a parsimonious approach and checked in subsequent analysis that choosing linear or exponential function for catchability curves have only little influence on the results.

**Data.** CPUE have not been scaled as  $q_i^0$  is the scale parameter that link each CPUE dimension to the biomass. Standardized and nominal CPUE (longline and baitboat fleets versus purse-seiners) have been equally considered ; rate of changes in catchability have thus to be interpreted while referring to the different factors retained or not in the standardization procedure (see below for a discussion on the interpretation of  $\alpha_i$ ). Our esti-

mates are importantly driven by longline CPUE because longline is the fishing gear for which we obtained the less uncertain trends in catchability.  $\alpha_{ps}$  and  $\alpha_{bb}$  are more uncertain than  $\alpha_{ll}$  and as a consequence purse-seiners and baibots CPUE series have less influence on dynamics of the estimated biomass.

### Expert prior elicitation of catchability

**Interests and recommendations.** Informative prior elicitation allows to include additional information while considering attached uncertainties (Gelman et al., 2003). In this study, we used expert knowledge, so that we limited the range of changes in catchability, which has improved the diagnosis on the Atlantic YFT stock. Influence of experts informative prior on posteriors and thus on the perception of the stock status have also been assessed by encoding 2 different priors from expert opinion.

A clear separation between elicitation process and running the model is of particular interest. We recommend this partition to prevent any trade-off between *a priori* catchability trends (coming from expert knowledge) and *ad hoc* diagnosis on the population status from model outputs (and thus posterior distribution). The experts did not give the same magnitude in the increase of the catchability of purse-seiners - *i.e.* situation with no information on models outputs - and in the stock assessment report where expert knowledge on the plausible status of the stock may have influence choice of a trend for purse-seiners catchability. We have chosen to favor independent viewpoints of experts, more cooperative approach with sharing of feedbacks among the group of expert - e.g. *Delphi* method, Delbecq et al. (1975) - could also have been investigated.

**Limits.** In expert priors, a clear distinction have to be made between the direction of the trend (upward/downward) and the magnitude of this trend. Although the experts gave a coherent qualitative estimation of catchability trends that was in agreement with the posteriors, they were not able to give an accurate quantitative estimation of the increase of both the purse-seine and bait-boat catchabilities. This difficulty had been noted in direct prior elicitation of a relative measure (see Kuhnert et al., 2010; Choy et al., 2009).

Experts must be given clear definition of the quantity of interest when eliciting priors (Choy et al., 2009). Although our request to the experts was clearly identified and that this notion is well known of fisheries scientists involved in stock assessment, the complicated interpretation of this parameter have probably interfere with the elicitation process. From a modelling viewpoint, catchability links together catch rates and stock biomass, but its biological and ecological interpretations refer principally to (i) fish vulnerability and (ii) technical fishing issues (Arreguin-Sánchez, 1996). By drawing catchability trends experts may have incorporated their knowledge indifferently on technical evolutions of fishing gears and on environmental influence on tuna vulnerability, without any means to quantify the relative importance of these factors.

### Importance of catchability in the diagnosis on Atlantic Yellowfin stock

**Interpreting catchability trends.** This study provides estimates of trends in the catchability of the 3 major fleets targeting YFT in the tropical Atlantic.  $\alpha_i$  summarize catchability trends that are influenced by 3 categories of factors (i) environmentally-driven changes in fish behavior and vulnerability; (ii) changes in fishing efficiency and strategy; (iii) standardization procedure applied on the CPUE series which aims at taking into the points (i) and (ii) (Maunder and Punt, 2004). Relative effects of all factors affecting the dynamics of catchability are hardly accessible. Relative effects of these different factors that affect the catchability are specific to each fishing gear and to areas and their rela-

tive importance have probably changed through time. Nonetheless, we attempt a careful interpretation of the fleet by fleet trends in catchability.

- For long-liners, advances in technology (line material, shortening of deployment time) and changes in targeting did occur over the period 1970-2010 (Bach et al., 2009; Ward and Hindmarsh, 2007). Nevertheless, we note a stability or a slight increase in the catchability associated to the CPUE of this fleet. It is likely that the standardization procedure applied to this CPUE series and/or technical progress in the fishing gear had an effect and have finally removed the major changes in the catchability.
- Our results tend to display an important increase (+5% per year) of the catchability associated to the European purse-seiners CPUE series. Technical progress of this fishing fleet is known to be responsible for a steep increase in catchability of tropical tunas particularly from 1985 to 2000 but this trend remains difficult to quantify (Gaertner and Pallares, 2002a). This series being a nominal CPUE (*i.e.* no standardization), changes in vulnerability (use of FAD), fishing efficiency (new fishing technology, such bird radar, echo-soundar and sonar) are likely to have influenced the catchability of this fleet and so explain this important increase.
- Catchability associated to baitboats CPUE displayed an increase about +1% per year but this trend is more uncertain than for the other 2 fishing fleets. Development of the associated school fishing method and new fishing technology may not be properly taken into account in the standardization of this CPUE series and explain this increasing trend.

**Catchability and stock status** This study confirms that trends in catchability greatly influence the scientific diagnosis and thus our perception of the stock status. CPUE are catch rates and not index of abundance because, among other things, the vulnerability the fishing gear is not equal and fishing effort and fish are not randomly distributed (Richards and Schnute, 1986). As illustrated in this YFT case study, the perception of the population may drastically change from fully exploited to over-exploited by taking or not into account +1% per year of increase in catchability.

The common approach of standardization of CPUE data, which aim to take into account changes in fishing techniques, effort and strategies cannot, however, guarantee that the catchability remains constant (Maunder et al., 2006b; Maunder and Punt, 2012). However, from a pragmatic viewpoint, CPUE are the most common inputs for tuna fisheries stock assessments and are often assimilated as indices of abundance because fisheries-independent indices are hardly available for large pelagic fish. We therefore recommend that (i) tuna stock assessment procedures should integrate a sensitivity analysis of models outputs to catchability-related parameters; (ii) informative priors should be developed as much as possible for key parameters to restrict parameters range, using different sources of information, such as tagging experiment, expert knowledge or aerial and sea surveys when available.

### Atlantic yellowfin tuna stock status

The average decline of tuna and relatives species populations has been recently evaluated around 60% (Juan-Jordá et al., 2011). Although, the use of catch rates implies high uncertainties on the level of decline of tuna populations (Hampton et al., 2005), the current diagnosis indicate that these species are fished to near *MSY* levels and that the three bluefin populations have been submitted to steep declines (Collette et al., 2011; Juan-Jordá et al., 2011). Temperate tunas have been first affected by severe fishing overcapacity (Fromentin and Powers, 2005), but some tropical tuna stocks are also concerned by high exploitation levels (e.g. bigeye tuna and Indian Ocean yellowfin tuna Juan-Jordá

et al., 2011). Our study support the idea that Atlantic Yellowfin tuna stock is experimenting larger fishing mortality than estimated in recent assessments which consequently might jeopardize its long term sustainability.

## 4.3 Conclusions

### Cohérence entre priors et posteriors pour les taux de progression des capturabilités

Les priors et les posteriors des tendances associées aux capturabilités des 3 engins de pêche sont qualitativement cohérents, indiquant une stabilité de la capturabilité ou une tendance à la hausse. Pour la pêche à la senne, nous notons un décalage entre prior et posterior, l'augmentation de capturabilité donnée par les experts est autour de 2% par an tandis que les estimations *a posteriori* indiquent une augmentation annuelle de +5% (figure 4.7). Cette sous-estimation au moment de l'élicitation des priors confirme la difficulté pour les experts de quantifier précisément les tendances dans les capturabilités. Nous concluons que cette élicitation de priors nous a permis d'apporter au modèle une information sur le sens des tendances mais que les valeurs absolues données par les experts doivent être considérées avec précaution.

### Importance cruciale des hypothèses sur la capturabilité

Nous confirmons ici que les évolutions de capturabilité biaisen notre perception de l'état d'un stock. Les scénarios testés dans cette étude ont montré que différentes hypothèses sur les tendances à long terme des capturabilités peuvent conduire à des diagnostics aussi différents que "sur-exploitation" ou "sous-exploitation". La prise en compte d'une capturabilité variable dans le temps dans un modèle stochastique d'observation ne semble possible qu'avec l'apport d'informations complémentaires via des priors informatifs sur des hyper-paramètres de  $q(t)$ . Comme cela avait été remarqué au chapitre 3, dans les études de Fournier et al. (1998); Porch (1999); Lewy and Nielsen (2003); Butterworth et al. (2003); Wilberg et al. (2009), la modélisation d'une capturabilité non constante fait nécessairement appel à des contraintes. Notre approche dans un cadre bayésien permet de formaliser les hypothèses posées sur des paramètres tels que le taux de progression géométrique et de faire appel à des informations supplémentaires et indépendantes des CPUE. Néanmoins, il faut noter l'influence des priors informatifs associé à la capturabilité sur l'estimation des biomasses et points de référence. Dans cette démarche, l'élicitation de ces priors apparaît alors d'autant plus comme une étape sensible et cruciale qui doit être précisément décrite et formalisée.

### Rôle des priors informatifs pour un diagnostic sur l'état d'un stock de thons

L'utilisation de priors informatifs a permis de réduire le champs des possibles pour des paramètres supplémentaires et par conséquent de préciser le diagnostic sur l'état du stock atlantique d'albacore. Le diagnostic que nous faisons avec cette étude est celui d'un stock sur-exploité à des niveaux plus importants que ceux estimés par le SCRS de l'ICCAT. Le rapport  $B_{2010}/B_{MSY}$  présente le même ordre de grandeur, en revanche  $F_{2010}/F_{MSY}$  est beaucoup plus élevé (de 1.5 à 2), ce qui plaide pour une diminution rapide et importante de l'effort de pêche.

- Les capturabilités des palangriers, senneurs et canneurs ont été stables ou en augmentation depuis 1970
- La perception de l'état d'un stock de thon change radicalement selon les hypothèses sur la capturabilité.
- Le stock atlantique d'albacore est en situation de sur-exploitation plus prononcé que le diagnostic émis par le SCRS de l'ICCAT.



---

## **Chapitre 5**

# **Discussion générale**

---

## 5.1 Principales contributions

Afin de répondre aux problèmes posés dans les évaluations de stocks thoniers, d'une part par l'ajustement contraint de la relation SR et d'autre part par l'hypothèse de proportionnalité entre les CPUE et l'abondance des stocks, deux méthodes d'élicitation de priors, utilisant des sources d'information différentes (traits d'histoire de vie et expertise), ont été mises en œuvre. Des priors, de niveaux informatifs différents, ont été proposés pour des paramètres de modèles stochastiques de processus - steepness de la relation SR et taux de croissance d'une population - ainsi que pour des paramètres de modèles stochastiques d'observations - taux de progression géométrique de la capturabilité -. Enfin, j'ai examiné les apports de ces priors dans les diagnostics sur l'état des populations de thons par l'étude d'un modèle hiérarchique de production de biomasse. Ces travaux apportent des contributions liées à 3 thèmes.

### La relation Stock-Recrutement chez les thonidés

La relation SR est devenue l'un des problèmes fondamentaux de l'halieutique. L'effondrement de plusieurs stocks halieutiques (*e.g.* hareng *Clupea harengus*, sardine de Californie *Sardinops sagax*) a été provoqué par une sur-pêche des biomasses fécondes ayant entraînée des baisses de recrutement (Hilborn and Walters, 1991). Cependant, la recherche d'une relation empirique entre stock et recrutement reste problématique, du fait d'erreurs d'observation importantes de ces deux quantités (ou même d'absence d'observations) et d'un manque de mesures de recrutement pour des faibles biomasses fécondes (pente à l'origine de la relation SR). L'introduction du paramètre "steepness" permet des hypothèses subjectives sur la forme de la relation SR pour les faibles biomasses fécondes. Chez les thonidés, les études de Myers et al. (1999) puis de Mangel et al. (2010) avaient conclu respectivement à des steepness de la relation SR entre 0.42 (thon rouge du Sud) et 0.70 (albacore), puis de 0.85 (thon rouge du Pacifique). L'étude de Myers et al. (1999) se basait sur une méta-analyse de séries temporelles SR issues de modèles structurés en âge, tandis que l'étude de Mangel et al. (2010) estimait la steepness à partir des seuls traits d'histoire de vie.

En étudiant les traits d'histoire de vie des thonidés, et plus précisément les stades larvaires, nos travaux montrent que la valeur la plus probable de la distribution *a priori* de la steepness est très proche de 1. La grande variabilité naturelle intrinsèque aux mortalités des premiers stades (larves) explique ce résultat. L'influence de la biomasse féconde sur le recrutement est donc très faible chez les thonidés. Il apparaît alors que l'abondance et la fécondité d'une population de thon ne permet pas d'en prédire le recrutement. L'emploi d'un modèle SR pour le calcul des points de référence pour des stocks de thonidés doit donc être remis en question.

### L'hypothèse de capturabilité constante

Bien que de nombreuses études remettent en cause la proportionnalité entre CPUE et abondance (*e.g.* Harley et al., 2001), la très grande majorité des modèles d'observation pour les modèles globaux et structurés en âge reposent sur cette hypothèse. Ces travaux confirment que des différences apparaissent dans la perception de l'état des stocks thoniers lorsque des tendances temporelles dans les capturabilités sont prises en compte. Dans le cas du stock d'albacore, le diagnostic de sur-exploitation est confirmé et amplifié par notre étude. En effet, il ressort du travail d'élicitation de priors par expertise que les capturabilités associées aux CPUE sont stables ou en augmentation (voire forte augmentation pour les senneurs). La prise en compte de ces phénomènes conduit à penser que l'état du stock Atlantique d'albacore est plus critique qu'attendu. L'hypothèse de proportionnalité entre

CPUE et biomasse doit donc être systématiquement remise en question dans les évaluations de stocks thoniers, *a minima* par des études de sensibilité.

Par ailleurs, nous montrons que cette hypothèse ne peut être levée qu'à condition de considérer des sources d'informations complémentaires. La méthode proposée dans cette thèse - *i.e.* modéliser la forme de la tendance des capturabilités et éliciter des priors informatifs pour les paramètres décrivant cette tendance - apparaît plus complète qu'une analyse de sensibilité. En effet, des informations complémentaires sont ainsi directement intégrées à l'inférence, dans un modèle susceptible de considérer différents modèles mécanistes ou descriptifs pour la capturabilité (*Cf.* Wilberg and Bence, 2006).

### L'élicitation de priors informatifs pour la modélisation des systèmes halieutiques

Plus généralement, la démarche d'élicitation de priors présente un fort intérêt pour prendre en compte des informations supplémentaires et extérieures aux CPUE, dans les modèles pour l'évaluation des stock thoniers. Dans le cadre de cette thèse, l'approche bayésienne et les priors informatifs ont permis (i) d'améliorer notre connaissance du lien entre biomasse féconde et recrutement chez les thonidés (ii) d'étudier l'influence d'une capturabilité non-constante sur le diagnostic de l'état du stock Atlantique d'albacore. On peut conclure que les travaux présentés dans cette thèse apportent des avancées significatives dans l'élicitation et l'utilisation des priors informatifs pour les modèles d'évaluation de stock.

Nous avons montré que l'expertise et les traits d'histoire de vie sont deux sources d'information particulièrement intéressantes pour l'élicitation de priors informatifs pour les paramètres des modèles globaux et SR. Pour les avis d'experts, l'élicitation de priors a formalisé des opinions qui interviennent habituellement à différents niveaux de la procédure de diagnostic. Les connaissances empiriques concernant des grandes tendances des capturabilités associées à trois séries temporelles de CPUE (palangriers, senneurs et canneurs) peuvent, à présent, être directement intégrées dans l'évaluation du stock Atlantique d'albacore.

Pour les traits d'histoire de vie, l'élicitation de priors informatifs permet de valoriser des informations biologiques existantes dans la littérature. Cette démarche renforce l'intégration de la biologie des organismes marins dans les procédures d'évaluation de stocks. Cependant, pour le cas des thonidés, nous montrons qu'il est abusif d'établir un prior informatif pour le taux d'une croissance de ces populations. L'étude approfondie des incertitudes attachées à l'ensemble du cycle de vie du thon rouge a montré que ce prior ne peut être que faiblement informatif (CV proche de 1).

## 5.2 Perspectives

### 5.2.1 Quelles sources d'information pour l'évaluation des stocks thoniers ?

J'ai examiné dans ces travaux 3 sources d'informations principales pour l'évaluation des stocks thoniers : CPUE, avis d'expert et traits d'histoire de vie. A la lumière des travaux présentés, on peut s'interroger, pour chaque source de données, sur son importance actuelle dans l'évaluation des stocks thoniers, sur son degré d'information réelle concernant l'abondance des stocks et finalement sur les perspectives de recherche à y consacrer dans le futur.

#### Le paradoxe des CPUE

Comprendre les fluctuations dans les séries temporelles de captures et de CPUE pour juger des changements d'abondance des stocks est le problème fondateur de la science halieutique (Smith, 1994), comme en témoignent les travaux de Sars (1879a,b), Hjort (1914) ou Baranov (1918). Il existe une abondante littérature traitant du lien entre mesures relatives d'abondance et abondance des populations marines (e.g. Ricker, 1940; Paloheimo and Dickie, 1964; Laurec, 1977; Gavaris, 1980, ...), ayant globalement pour objectif de transformer un rapport entre une capture et un effort de pêche en un indice d'abondance, autrement dit de prendre en considération l'ensemble des effets n'étant pas lié à des fluctuations de biomasse et de corriger en conséquence les CPUE. Les techniques de standardisation des CPUE (Robson, 1966; Maund and Punt, 2004) se sont considérablement développées et permettent d'isoler les effets d'un grand nombre de facteurs. Cependant, les études récentes montrent à quel point les CPUE reflètent faiblement les changements d'abondance des thons et espèces apparentées (Harley et al., 2001; Hampton et al., 2005; Ahrens and Walters, 2005). En effet, d'après Rouyer et al. (2008) les fluctuations des CPUE sont structurées dans l'espace, et à une échelle locale principalement dépendantes de l'engin de pêche. De même, les travaux menés au cours de cette thèse montrent les différences en terme de perception d'un stock thonier selon la prise en compte ou non d'un lien plus complexe entre CPUE et abondance.

Paradoxalement, les CPUE restent la source d'information principale pour alimenter les modèles dans les commissions thonières. 28 séries temporelles de CPUE sont utilisées pour l'évaluation du stock Atlantique d'albacore, 10 pour l'évaluation du thon rouge Atlantique par analyse des cohortes (VPA). Notons que ce nombre important de CPUE indique un suivi performant des pêcheries par la plupart des états membres des ORGP thonières. De manière réaliste et pragmatique, l'utilisation des CPUE dans les modèles d'évaluation de stocks peut difficilement être remise en cause. Cependant leur utilisation doit être soumise à davantage de précaution et par la remise en question systématique de l'hypothèse selon laquelle ces indices sont proportionnels à l'abondance. Cette thèse a contribué à montrer que ce problème ne peut se résoudre qu'avec le concours de sources de données complémentaires et n'est pas uniquement un problème de choix de modèle tel que présenté, par exemple, par Wilberg and Bence (2006). Par ailleurs, un effort de recherche important doit être consacré à des indices d'abondance indépendants des pêcheries. Les survols aériens pour déterminer des indices d'abondance semi-quantitatifs pour le thon rouge en méditerranée ouvrent des perspectives de recherche qui doivent être soutenues (Fromentin et al., 2003; Bonhommeau et al., 2010).

#### L'avis des experts : omniprésent mais à formaliser

Il s'agit d'une source d'information, omniprésente dans les évaluations de stock sans pour autant être formalisée en tant que telle, ni même explicitée. L'avis des experts inter-

vient notamment de manière importante dans le choix des CPUE à prendre en compte. En effet, les scientifiques intervenant dans les groupes de travail ont une connaissance des pêcheries et des systèmes de collecte des données leur permettant d'évaluer la crédibilité des données recueillies et éventuellement de proposer des corrections. Ainsi, comme décrit dans le chapitre 4, l'expertise sur les CPUE des senneurs a conduit à faire des hypothèses sur l'augmentation de leur capturabilité et à recorriger le lien entre biomasse et CPUE en conséquence. Le choix des paramètres biologiques (croissance, mortalités naturelles) et l'interprétation des sorties de modèle sont également 2 aspects de l'évaluation des stocks sur lesquels l'expertise occupe une place importante.

Nous avons choisi dans ce travail de considérer l'avis des experts comme une source d'information à part entière. Après analyse, celle-ci pourrait être qualifiée de faiblement informative. Néanmoins, dans le cadre formel bayésien, les avis des experts ont permis d'orienter un diagnostic sur l'état d'un stock. La connaissance des experts ne doit pas se substituer à l'information issue d'observations de terrain (Walters and Ludwig, 1994). De plus, le caractère très subjectif des avis recueillis incite à mettre en place des procédures bien définies d'élicitation de priors. Cependant, nous pensons que l'élicitation de priors à partir d'avis d'experts permettra, en explicitant clairement les hypothèses, de rendre plus objectifs les choix de modélisation faits par les groupes de travail en charge de l'évaluation des stocks. On pourrait ainsi proposer d'éliciter des degrés de crédibilité de certaines séries de CPUE, ce qui pourrait amener à décrire des choix jusqu'ici arbitraires. Le développement de la modélisation bayésienne dans les comités scientifiques des ORGP thonières est donc certainement un moyen de formaliser cette expertise disponible.

### Traits d'histoire de vie et biologie

Ces informations biologiques sont essentielles dans les évaluations de stock, particulièrement dans les modèles structurés en âge pour fixer les maturités, taux de mortalité naturelle et les paramètres de croissance. Par ailleurs, nous avons montré que ces informations permettent de faire avancer nos connaissances de la relation SR pour les thons et d'éliciter un prior faiblement informatif pour le taux de croissance d'une population dans un modèle global. De nombreux aspects de la biologie des thons restent mal connus, notamment au niveau de la reproduction et des schémas migratoires. Nous avons ainsi pointé au chapitre 2, certains manques dans la connaissance de la fécondité annuelle du thon rouge Atlantique (nombre de pontes, fréquence de reproduction).

La recherche sur la biologie et l'écologie des thonières doit rester une priorité face à des questions de modélisation qui tendent à occuper l'espace scientifique dans les commissions thonières (Rose, 1997; Hilborn, 2007). Les campagnes de marquage conventionnels et électroniques doivent être poursuivies et associées à des études sur la sélection de marqueurs génétiques afin de fournir une meilleure compréhension de la structuration des populations de grands pélagiques. Par ailleurs, les études sur la domestication de différentes espèces de thons (e.g. Lioka et al., 2000; Sabate et al., 2010) devraient permettre de faire progresser les connaissances de la physiologie et de la biologie reproductive de ces espèces.

#### 5.2.2 Développer l'approche bayésienne pour les évaluations de stocks thonières

L'approche bayésienne a montré dans ces travaux son intérêt pour faire progresser nos connaissances du fonctionnement des systèmes halieutiques. Ce cadre d'analyse est pertinent pour l'évaluation et la gestion des stocks de thons, il offre des perspectives particulièrement intéressantes pour prendre en compte des sources de données multiples, intégrer les incertitudes aux diagnostics, et développer des modèles hiérarchiques simples.

### **Un cadre d'inférence pour intégrer des sources d'information multiples**

L'évaluation des stocks halieutiques intègrent désormais l'ensemble des sources d'informations disponibles (Hilborn, 2007). Il existe généralement des informations *a priori* qui peuvent être prises en compte dans un modèle d'évaluation de stock, le cadre bayésien permet de formaliser ces informations dans des priors informatifs et les méthodes d'élicitation de priors se sont développées pour répondre à ce besoin (McAllister et al., 2001b; Millar, 2002; Mangel et al., 2010). Kuhnert et al. (2010) voient dans cette tendance à la fois le résultat des grandes incertitudes inhérentes aux modèles complexes en écologie ainsi que le besoin de rassembler le maximum d'information dans un domaine où l'acquisition de données peut-être difficile à mettre en œuvre. En effet, les modèles analytiques pour l'évaluation des stocks ont considérablement augmenté en complexité tandis que la quantité d'information contenue dans les CPUE a peu augmenté, ce qui a rendu inévitable des hypothèses arbitraires sur de plus en plus de paramètres (Kelly and Codling, 2006).

Dans ce contexte, les priors bayésiens pourraient permettre (1) de considérer toute l'incertitude autour de ces hypothèses et (2) de mieux justifier des hypothèses testées via la description de méthodes d'élicitation de prior. Cette démarche apparaît essentielle pour faire progresser la crédibilité des diagnostics sur l'état des populations marines. L'étude de techniques d'élicitation des priors informatifs pour la modélisation des populations marines doit donc être poursuivie. De la même manière que des priors non-informatifs de références peuvent être définis pour différents paramètres de modèles halieutiques (Millar, 2002), des techniques standardisées d'élicitation de priors informatifs, différentes selon les sources d'informations disponibles, pourraient permettre de mettre plus aisément en œuvre l'approche bayésienne dans les évaluations de stocks thoniers.

### **Un cadre d'inférence cohérent pour l'incertitude et la prise de décision**

La prise en compte des incertitudes est devenue un enjeu très important dans les évaluations de stocks halieutiques (Patterson et al., 2001). Exprimer les incertitudes dans les évaluations de stocks peut se faire par de l'analyse de sensibilité, du bootstrap ou de l'inférence bayésienne (Patterson et al., 2001; Hilborn, 2007). Les méthodes de bootstrap (Efron and Tibshirani, 1994) sont largement utilisées pour produire des distributions des points de références dans les évaluations de stocks actuelles (e.g. Anonymous, 2009a, 2010, 2011). Les propriétés statistiques de l'approche bayésienne permettent d'obtenir des distributions de probabilité qui reflètent l'incertitude des connaissances sur les points de références et les projections de l'état d'un stock (Patterson et al., 2001; Parent et al., 2007). Ainsi, une approche bayésienne d'un modèle global permet d'obtenir, pour des projections dans le temps de l'abondance d'une population, des distributions de probabilité d'atteindre le *MSY*. L'analyse de risque à but décisionnel peut-être directement connectée à ces distributions de probabilité et faciliter les choix en matière de gestion du système modélisé (Parent et al., 2007). Ainsi de nombreuses études (Punt et al., 1994; Patterson et al., 2001; Rivot, 2003; Cotter et al., 2004; Hilborn, 2007) conviennent que l'approche bayésienne pour les pêcheries présente le grand intérêt d'inclure une grande partie de l'incertitude dans les calculs des projections et points de références. Il s'agit, par conséquent, de la meilleure approche disponible pour ne pas perdre de vue la grande incertitude inhérente aux recommandations pour la gestion des populations marines exploitées.

### **Un cadre d'inférence statistique pour les modèles hiérarchiques**

La modélisation bayésienne constitue un cadre souple et pertinent pour mettre en œuvre des modèles stochastiques à états cachés. Ainsi, des modèles structurés en âge ont été étudiés et proposés pour différents stocks (e.g. Rivot et al., 2004; Rochette, 2011). Nous nous sommes limités dans cette thèse à l'étude de modèles globaux mais les modèles

structurés en âge restent les plus utilisés pour formuler les diagnostics. En pratique, l'augmentation de la puissance de calcul des ordinateurs et le développement de logiciels tels que WinBUGS ou JAGS a rendu plus accessible des méthodes de calcul intensifs (algorithmes de Gibbs, de Metropolis-Hastings). L'approche bayésienne pour les évaluations de stocks thoniers pourraient donc assez facilement s'étendre aux modèles structurés en âge. Cependant, les difficultés soulevées par cette thèse sur l'aspect peu informatif des CPUE incite à une grande prudence pour ce qui est du développement de modèles bayésiens plus complexes pour l'évaluation des stocks thoniers.

### 5.3 Conclusion

Les bases des modèles utilisés pour l'évaluation des stocks halieutiques ont été posées dans les années 1950, par les travaux de Schaefer (1954) et de Beverton and Holt (1957). Cette formalisation du modèle global, d'un modèle structuré en âge et de la relation stock-recrutement s'appuyaient sur des travaux plus anciens sur la structuration en âge des population des poissons et sur l'idée d'un prélèvement "optimum" par la pêche (Hjort et al., 1933; Graham, 1935).

Ces modèles analytiques sont devenus plus élaborés, intégrant notamment des erreurs d'observations et de processus. On est arrivé à une situation, décrite par plusieurs auteurs (Hilborn, 2002; Cotter et al., 2004; Kelly and Codling, 2006), dans laquelle la complexité des modèles est trop importante face à la qualité des données disponibles. D'après Cotter et al. (2004), le principe de parcimonie n'est pas respecté par les méthodes de VPA actuellement utilisées. Malgré les avancées technologiques des moyens de suivi des milieux océaniques, on peut se demander si l'évaluation des stocks ne s'est pas plutôt appuyée sur des développements conséquents dans le domaine de la modélisation statistique que sur le développement de ces moyens d'observation. Sur ce point, le cas des thons et grands pélagiques apparaît critique étant donné les difficultés d'observation de ces populations. Pour ces espèces, cette thèse s'est inscrite dans une démarche de rassembler le maximum d'informations directement utilisables par les procédures d'évaluations de stocks. Nous avons pu noter au cours de ces travaux que certaines informations, avis d'experts et traits d'histoire de vie, peuvent être valorisées par de l'élicitation de prior et venir appuyer les CPUE pour l'élaboration de diagnostics. En revanche, des limites à l'utilisation de priors informatifs pour l'évaluation des stocks thoniers ont également été mises en évidence.

Plus généralement et quelque soit le contexte statistique (bayésien ou fréquentiste), l'approche consistant à estimer la taille absolue d'un stock halieutique et à en projeter les états futurs selon différents scénarios présentent des limites (Rose, 1997; Schnute and Richards, 2001; Hilborn, 2002; Cotter et al., 2004). Une réflexion doit être engagée vers des approches consistant à suivre l'état relatif des systèmes halieutiques, plutôt qu'à essayer d'en prévoir leur état absolu Kelly and Codling (2006).

La citation de John Shepherd, "*counting fish is like counting trees, except that they are invisible and they keep moving*", résume la contradiction actuelle à baser uniquement la gestion des pêcheries sur la modélisation mécaniste des systèmes halieutiques. En effet, malgré une différence évidente pour l'accès à l'observation et à l'expérimentation dans les écosystèmes forestiers et marins, la gestion et la modélisation des forêts et des stocks halieutiques reposent sur les même principes, et notamment l'hypothèse selon laquelle il est possible de prévoir le recrutement (ou la régénération) et donc d'estimer un prélèvement optimum de la ressource.

Des méthodes empiriques, basées sur des indicateurs de l'état des populations, communautés et écosystèmes, permettent d'établir des règles de gestion simples (e.g. Rochet et al., 2005; Butterworth, 2007; Punt and Donovan, 2007). Ces indicateurs peuvent être, par exemple, la surface d'une aire de répartition, la taille moyenne des individus, ou encore des indices d'abondances issus de campagnes scientifiques. Ces quantités, utilisées seules ou combinées entre-elles, peuvent s'avérer très pertinentes pour la prise de décision, ainsi que plus compréhensibles par l'ensemble des parties prenantes (pêcheurs, ONG, médias). Ces approches doivent maintenant être associées à la modélisation des stocks dans le but de contribuer aux diagnostics sur l'état des populations marines exploitées.

---

# Bibliographie

---

Ahrens, R. and Walters, C. (2005). Why are there still large pelagic predators in the oceans ? evidence of severe hyper-depletion in longline catch-per-effort. In 1st Meeting of the Scientific Committee of the Western and Central Pacific Fisheries Commission, Noumea, New Caldonia.

Alemany, F., Quintanilla, L., Velez-Belchí, P., García, A., Cortés, D., Rodríguez, J., Fernández de Puelles, M., González-Pola, C., and López-Jurado, J. (2010). Characterization of the spawning habitat of atlantic bluefin tuna and related species in the balearic sea (western mediterranean). Progress In Oceanography, 86(1–2) :21–38.

Allain, G., Petitgas, P., Lazure, P., and Grellier, P. (2007). Biophysical modelling of larval drift, growth and survival for the prediction of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the bay of biscay (NE atlantic). Fisheries Oceanography, 16(6) :489–505.

Alvarez-Buylla, E. R. and Slatkin, M. (1994). Finding confidence limits on population growth rates : Three real examples revised. Ecology, 75(1) :255–260.

Anonymous (1996). Report of the final meeting of the ICCAT albacore research program. ICCAT Col. Vol. Sci. Pap, 43 :1–140.

Anonymous (1999). 1998 detailed report on bluefin. report of the iccat scrs bluefin tuna stock assessment session. Technical Report 49 (2), ICCAT.

Anonymous (2009a). Extension of the 2009 SCRS meeting to consider the status of atlantic bluefin tuna populations with respect to CITES biological listing criteria. Technical Report PA2-604, ICCAT SCRS, Madrid.

Anonymous (2009b). Rapport de la deuxième réunion conjointe des organisations régionales de gestion des pêches de thonidés (ORGP). Technical report.

Anonymous (2010). Report of the 2010 atlantic bluefin tuna stock assessment session. Technical report, ICCAT.

Anonymous (2011). Report of the 2011 ICCAT yellowfin tuna stock assessment session. Technical report, ICCAT.

Anonymous (2012). ISSF STOCK STATUS RATINGS – 2012 status of the world fisheries for tuna. Technical Report 2012-04A.

Arocha, F., Lee, D. W., Marcano, L. A., and Marcano, J. S. (2001). Update information on the spawning of yellowfin tuna, *thunnus albacares*, in the western central atlantic. Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 52(1) :167–176.

- Arreguin-Sánchez, F. (1996). Catchability a key parameter for fish stock assessment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 6(2) :221–242.
- Bach, P., Gaertner, D., Menkes, C., Romanov, E., and Travassos, P. (2009). Effects of the gear deployment strategy and current shear on pelagic longline shoaling. *Fisheries Research*, 95(1) :55–64.
- Baglin, R. E. (1976). A preliminary study of the gonadal development and fecundity of the western atlantic bluefin tuna. *ICCAT Col. Vol. Sci. Pap*, 5 :279–289.
- Bailey, K. M. and Spring, S. M. (1992). Comparison of larval, age-0 juvenile and age-2 recruit abundance indices of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in the western gulf of alaska. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 49(3) :297–304.
- Bakun, A. (1996). Patterns in the ocean : ocean processes and marine population dynamics.
- Baranov, F. I. (1918). *On the question of the biological basis of fisheries*.
- Bernardo, J. M. and Smith, A. (2000). *Bayesian Theory*. John Wiley & Sons Ltd., Chichester.
- Beverton, R. J. H. and Holt, S. J. (1957). On the dynamics of exploited fish populations. *UK min. agric. Fish., Fish. Invest.(Ser. 2)*, 19 :533.
- Bez, N., Walker, E., Gaertner, D., Rivoirard, J., and Gaspar, P. (2011). Fishing activity of tuna purse seiners estimated from vessel monitoring system (VMS) data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68(11) :1998–2010.
- Bjørnstad, O. N., Fromentin, J.-M., Stenseth, N. C., and Gjøsæter, J. (1999). Cycles and trends in cod populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(9) :5066–5071.
- Bogstad, B., Mehl, G., Palsson, O., and Stefansson, G. (1994). Cannibalism and year-class strength in atlantic cod (*Codus morhua* l.) in arcto-boreal ecosystems (Barents sea.-iceland, and eastern newfoundland). In *ICES marine science symposia*, volume 198, page 576–599.
- Bonhommeau, S., Farrugio, H., Poisson, F., and Fromentin, J. M. (2010). Aerial surveys of bluefin tuna in the western mediterranean sea : Retrospective, prospective, perspective. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 65(3) :801–811.
- Borsuk, M. E. (2004). Predictive assessment of fish health and fish kills in the neuse river estuary using elicited expert judgment. *Human and Ecological Risk Assessment : An International Journal*, 10(2) :415–434.
- Box, G. E. and Tiao, G. C. (1992). Front matter. In *Bayesian Inference in Statistical Analysis*, page i–xviii. John Wiley & Sons, Inc.
- Brandon, J. R., Breiwick, J. M., Punt, A. E., and Wade, P. R. (2007). Constructing a coherent joint prior while respecting biological realism : application to marine mammal stock assessments. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 64(6) :1085–1100.
- Brothers, E. B., Prince, E. D., and Lee, D. W. (1983). Age and growth of young-of-the-year bluefin tuna, *thunnus thynnus*, from otolith microstructure. *NOAA Tech. Rep. NMFS*, 8 :49–59.

- Butterworth, D. S. (2007). Why a management procedure approach? some positives and negatives. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 64(4) :613 –617.
- Butterworth, D. S., Ianelli, J. N., and Hilborn, R. (2003). A statistical model for stock assessment of southern bluefin tuna with temporal changes in selectivity. *African Journal of Marine Science*, 25(1) :331–361.
- Butterworth, D. S. and Punt, A. E. (1995). On the bayesian approach suggested for the assessment of the bering-chukchi-beaufort seas stock of bowhead whales. *Rep. int. Whal. Commn*, 45 :303–11.
- Butterworth, D. S. and Punt, A. E. (1999). Experiences in the evaluation and implementation of management procedures. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 56(6) :985 –998.
- Caddy, J. F. and Mahon, R. (1995). *Reference points for fisheries management*, volume 374. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Caley, M., Carr, M., Hixon, M., Hughes, T., Jones, G., and Menge, B. (1996). Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, page 477–500.
- Carlsson, J., McDowell, J., Diaz-Jaimes, P., Carlsson, J., Boles, S., Gold, J., and Graves, J. (2004). Microsatellite and mitochondrial DNA analyses of atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus*) population structure in the mediterranean sea. *Molecular Ecology*, 13(11) :3345–3356.
- Carruthers, T. and McAllister, M. K. (2010). Computing prior probability distributions for the intrinsic rate of increase for atlantic tuna and billfish using demographic methods. *ICCAT SCRS*, (056).
- Carruthers, T. R., McAllister, M. K., and Ahrens, R. N. (2010). Simulating spatial dynamics to evaluate methods of deriving abundance indices for tropical tunas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(9) :1409–1427.
- Caswell, H. (2000). *Matrix Population Models : Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates, 2nd edition.
- Chaloupka, M. and Balazs, G. (2007). Using bayesian state-space modelling to assess the recovery and harvest potential of the hawaiian green sea turtle stock. *Ecological Modelling*, 205(1-2) :93–109.
- Chase, B. C. (2002). Differences in diet of atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) at five seasonal feeding grounds on the new england continental shelf. *FISHERY BULLETIN-NATIONAL OCEANIC AND ATMOSPHERIC ADMINISTRATION*, 100(2) :168–180.
- Chen, K.-S., Crone, P., and Hsu, C.-C. (2006). Reproductive biology of female pacific bluefin tuna *thunnus orientalis* from south-western north pacific ocean. *Fisheries Science*, 72(5) :985–994.
- Choy, S. L., O'Leary, R., and Mengersen, K. (2009). Elicitation by design in ecology : using expert opinion to inform priors for bayesian statistical models. *Ecology*, 90(1) :265–277.
- Cochrane, K. L., Butterworth, D. S., De Oliveira, J. A., and Roel, B. A. (1998). Management procedures in a fishery based on highly variable stocks and with conflicting objectives : experiences in the south african pelagic fishery. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 8(2) :177–214.

- Collette, B. B., Carpenter, K. E., Polidoro, B. A., Juan-Jordá, M. J., Boustany, A., Die, D. J., Elfes, C., Fox, W., Graves, J., Harrison, L. R., McManus, R., Minte-Vera, C. V., Nelson, R., Restrepo, V., Schratwieser, J., Sun, C.-L., Amorim, A., Brick Peres, M., Canales, C., Cardenas, G., Chang, S.-K., Chiang, W.-C., de Oliveira Leite, N., Harwell, H., Lessa, R., Fredou, F. L., Oxenford, H. A., Serra, R., Shao, K.-T., Sumaila, R., Wang, S.-P., Watson, R., and Yáñez, E. (2011). High value and long Life—Double jeopardy for tunas and billfishes. *Science*, 333(6040) :291–292.
- Conn, P. B., Williams, E. H., and Shertzer, K. W. (2010). When can we reliably estimate the productivity of fish stocks? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(3) :511–523.
- Cook, R. M. and Armstrong, D. W. (1985). Changes in catchability of cod, haddock, and whiting associated with the scottish seine-net fleet. *Journal du Conseil*, 42(2) :171–178.
- Corriero, A., Karakulak, S., Santamaria, N., Deflorio, M., Spedicato, D., Addis, P., De Santis, S., Cirillo, F., Fenech-Farrugia, A., Vassallo-Agius, R., Serna, J. M., Oray, Y., Cau, A., Megalofonou, P., and Metrio, G. (2005). Size and age at sexual maturity of female bluefin tuna (*Thunnus thynnus* l. 1758) from the mediterranean sea. *Journal of Applied Ichthyology*, 21(6) :483–486.
- Cort, J. L. (1991). Age and growth of the bluefin tuna *thunnus thynnus* (L.) of the northeast atlantic. *Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 35(2) :213–230.
- Cortés, E. (2002). Incorporating uncertainty into demographic modeling : Application to shark populations and their conservation. *Conservation Biology*, 16(4) :1048–1062.
- Cotter, A. J. R., Burt, L., Paxton, C. G. M., Fernandez, C., Buckland, S. T., and Pan, J.-X. (2004). Are stock assessment methods too complicated ? *Fish and Fisheries*, 5(3) :235–254.
- Cury, P. and Roy, C. (1989). Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46(4) :670–680.
- Cushing, D. (1995). *Population production and regulation in the sea : a fisheries perspective*. Cambridge Univ Pr.
- Davis, T. L. O., Lyne, V., and Jenkins, G. P. (1991). Advection, dispersion and mortality of a patch of southern bluefin tuna larvae *thunnus maccoyii* in the east indian ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 73 :33–45.
- Delbecq, A. L., Van de Ven, A. H., and Gustafson, D. H. (1975). *Group techniques for program planning : A guide to nominal group and Delphi processes*. Scott, Foresman Glenview, IL.
- Denham, R. and Mengersen, K. (2007). Geographically assisted elicitation of expert opinion for regression models. *Bayesian Analysis*, 2(1) :99–136.
- Dorn, M. W. (2002). Advice on west coast rockfish harvest rates from bayesian meta-analysis of Stock-Recruit relationships. *North American Journal of Fisheries Management*, 22(1) :280–300.
- Efron, B. and Tibshirani, R. J. (1994). *An introduction to the bootstrap*, volume 57. Chapman & Hall/CRC.

- Erisman, B., Allen, L., Claisse, J., Pondella, D., Miller, E., Murray, J., and Walters, C. (2011). The illusion of plenty : hyperstability masks collapses in two recreational fisheries that target fish spawning aggregations. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 68(10) :1705–1716.
- Farley, J. H. and Davis, T. L. (1998). Reproductive dynamics of southern bluefin tuna, *thunnus maccoyii*. Fishery Bulletin, 96(2) :223–236.
- Farley, J. H., Davis, T. L., Gunn, J. S., Clear, N. P., and Preece, A. L. (2007). Demographic patterns of southern bluefin tuna, *thunnus maccoyii*, as inferred from direct age data. Fisheries Research, 83(2-3) :151–161.
- Fonteneau, A. and Diouf, T. (1994). An efficient way of bait-fishing for tunas recently developed in senegal. Aquatic Living Resources, 7 :139–139.
- Fonteneau, A., Gaertner, D., and Nordstrom, V. (1999). An overview of problems in the catch per unit of effort and abundance relationship for the tropical purse seine fisheries. Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 49(3) :258–278.
- Forrest, R. E., McAllister, M. K., Dorn, M. W., Martell, S. J., and Stanley, R. D. (2010). Hierarchical bayesian estimation of recruitment parameters and reference points for pacific rockfishes (*Sebastodes spp.*) under alternative assumptions about the stock-recruit function. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 67(10) :1611–1634.
- Fortier, L., Ponton, D., and Gilbert, M. (1995). The match/mismatch hypothesis and the feeding success of fish larvae in ice-covered southeastern hudson bay. Marine ecology progress series. Oldendorf, 120(1) :11–27.
- Fournier, D. and Archibald, C. P. (1982). A general theory for analyzing catch at age data. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 39(8) :1195–1207.
- Fournier, D. A., Hampton, J., and Sibert, J. R. (1998). MULTIFANCL a length-based, age-structured model for fisheries stock assessment, with application to south pacific albacore, *thunnus alalunga*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 55(9) :2105–2116.
- Fox, W. W. (1970). An exponential surplus-yield model for optimizing exploited fish populations. Transactions of the American Fisheries Society, 99(1) :80–88.
- Fromentin, J. M. (2010). The fate of atlantic bluefin tuna. Science, 327(5971) :1325.
- Fromentin, J. M., Bonhommeau, S., Kell, L., and Restrepo, V. (2010). Estimating the productivity of atlantic bluefin tuna from validated scientific data. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 65(3) :1052–1057.
- Fromentin, J. M., Farrugio, H., Deflorio, M., and De Metrio, G. (2003). Preliminary results of aerial surveys of bluefin tuna in the western mediterranean sea. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 55(3) :1019–1027.
- Fromentin, J.-M. and Fonteneau, A. (2001). Fishing effects and life history traits : a case study comparing tropical versus temperate tunas. Fisheries Research, 53(2) :133–150.
- Fromentin, J.-M., Gjøsæter, J., Bjørnstad, O. N., and Stenseth, N. C. (2000). Biological processes and environmental factors regulating the dynamics of the norwegian skagerrak cod populations since 1919. ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil, 57(2) :330 –338.

- Fromentin, J.-M. and Kell, L. T. (2007). Consequences of variations in carrying capacity or migration for the perception of atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) population dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64(5) :827–836.
- Fromentin, J.-M., Myers, R. A., Bjørnstad, O. N., Stenseth, N. C., Gjøsaeter, J., and Christie, H. (2001). EFFECTS OF DENSITY-DEPENDENT AND STOCHASTIC PROCESSES ON THE REGULATION OF COD POPULATIONS. *Ecology*, 82 :567–579.
- Fromentin, J.-M. and Powers, J. E. (2005). Atlantic bluefin tuna : population dynamics, ecology, fisheries and management. *Fish and Fisheries*, 6(4) :281–306.
- Gaertner, D. (2010). Common trends model in catch per unit of effort for the tropical tunas. *Collective Volume of Scientific Papers ICCAT*, 65(2) :417–429.
- Gaertner, D. and Dreyfus, M. (2004). Analysis of non-linear relationships between catch per unit effort and abundance in a tuna purse-seine fishery simulated with artificial neural networks. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 61(5) :812–820.
- Gaertner, D. and Marsac, F. (1999). Comparative analysis of the exploitation of bigeye tuna in the indian and eastern atlantic oceans with emphasis on purse seine fisheries. In IOTC proceedings, number 2 in IOTC Proceedings, pages 158–171. CTOI, Victoria.
- Gaertner, D. and Pallares, P. (2002a). The european union research project, efficiency of tuna purse-seiners and effective effort (ESTHER) : scientific report of project. Technical Report SCTB15-FTWG-3.
- Gaertner, D. and Pallares, P. (2002b). The european union research project "efficiency of tuna purse-seiners and effective Effort"(ESTHER). english translation of selected sections of the scientific report. FTWG-3. In 15th Meeting of the Standing Committee on Tuna and Billfish, page 12.
- Galuardi, B., Royer, F., Golet, W., Logan, J., Neilson, J., and Lutcavage, M. (2010). Complex migration routes of atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) question current population structure paradigm. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(6) :966–976.
- Garcia, A., Cortés, D., Ramirez, T., Fehri-Bedoui, R., Alemany, F., Rodriguez, J. M., Carpena, Á., and Alvarez, J. P. (2006). First data on growth and nucleic acid and protein content of field-captured mediterranean bluefin (*Thunnus thynnus*) and albacore (*Thunnus alalunga*) tuna larvae : a comparative study. *Scientia Marina*, 70(S2).
- Garcia, S. and Le Reste, L. (1981). Life cycles, dynamics, exploitation and management of coastal penaeid shrimp stocks. *Documents Techniques FAO sur les Peches*, no. 203 :224.
- Garrod, D. (1969). Empirical assessments of catch/effort relationships in north atlantic cod stocks. *Res. Bull. ICNAF*, 6.
- Gavaris, S. (1980). Use of a multiplicative model to estimate catch rate and effort from commercial data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37(12) :2272–2275.
- Gavaris, S. (1988). An adaptive framework for the estimation of population size, volume 88/29. Canadian Atlantic Fisheries Scientific Advisory Committee.
- Gelman, A. (1992). Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Statistical Science*, 7(4) :457–472.

- Gelman, A., Carlin, J. B., Stern, H. S., and Rubin, D. B. (2003). *Bayesian Data Analysis, Second Edition*. Chapman and Hall/CRC, 2 edition.
- Gislason, H., Pope, J. G., Rice, J. C., and Daan, N. (2008). Coexistence in north sea fish communities : implications for growth and natural mortality. *ICES J. Mar. Sci.*, 65(4) :514–530.
- Goodyear, C. P. (1977). Assessing the impact of power plant mortality on the compensatory reserve of fish populations.
- Gotceitas, V., Puvanendran, V., Leader, L., and Brown, J. (1996). An experimental investigation of the 'match/mismatch' hypothesis using larval atlantic cod. *Marine ecology progress series*. Oldendorf, 130(1) :29–37.
- Graham, M. (1935). Modern theory of exploiting a fishery, and application to north sea trawling. *Journal du Conseil*, 10(3) :264–274.
- Griffiths, S. P., Kuhnert, P. M., Venables, W. N., and Blaber, S. J. (2007). Estimating abundance of pelagic fishes using gillnet catch data in data-limited fisheries : a bayesian approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64(7) :1019–1033.
- Gulland, J. A. (1955). On the estimation of population parameters from marked members. *Biometrika*, 42(1-2) :269.
- Gunn, J., Block, B., Block, B., and Stevens, E. (2001). Advances in acoustic, archival, and satellite tagging of tunas. In *Tuna : Physiology, Ecology, and Evolution*, volume Volume 19, pages 167–224. Academic Press.
- Hammond, T. R. and Ellis, J. R. (2005). Bayesian assessment of northeast atlantic spurdog using a stock production model, with prior for intrinsic population growth rate set by demographic methods. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 35(299.308).
- Hammond, T. R., Swartzman, G. L., and Richardson, T. S. (2001). Bayesian estimation of fish school cluster composition applied to a bering sea acoustic survey. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 58(6) :1133–1149.
- Hampton, J., Sibert, J. R., Kleiber, P., Maunder, M. N., and Harley, S. J. (2005). Decline of pacific tuna populations exaggerated ? *Nature*, 434(7037) :E1–E2.
- Harley, S. J., Myers, R. A., and Dunn, A. (2001). Is catch-per-unit-effort proportional to abundance ? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(9) :1760–1772.
- Hilborn, R. (2002). The dark side of reference points. *Bulletin of marine science*, 70(2) :403–408.
- Hilborn, R. (2007). The state of the art in stock assessment : where we are and where we are going. *Scientia Marina*, 67(S1).
- Hilborn, R. and Liermann, M. (1998). Standing on the shoulders of giants : Learning from experience in fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 8(3) :273–283.
- Hilborn, R. and Walters, C. (1991). *Quantitative Fisheries Stock Assessment - Choice, Dynamics and Uncertainty*. Springer, 1 edition.
- Hinton, M. and Nakano, H. (1996). Standardizing catch and effort statistics using physiological, ecological or environmental constraints and environmental data, with an application to blue marlin (*Makaira nigricans*) catch and effort data from the japanese longline fisheries in the pacific. *Bulletin of the Inter-American Tropical Tuna Commission*, 21 :171–200.

- Hjort, J. (1914). Fluctuations in the great fisheries of northern europe viewed in the light of biological research. Rapports Et Proces-Verbaux Des Reunions, Conseil International Pour l'Exploration De La Mer, 20 :1–228.
- Hjort, J. (1926). Fluctuations in the year classes of important food fishes. ICES Journal of Marine Science, 1(1) :5.
- Hjort, J., Jahn, G., and Ottestad, P. (1933). The optimum catch. I kommisjon hos J. Dybwad.
- Hobbs, N. T. and Hilborn, R. (2006). Alternatives to statistical hypothesis testing in ecology : a guide to self teaching. Ecological Applications, 16(1) :5–19.
- Houde, E. D. (1989). Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae : Temperature and implied latitudinal effects. Fishery Bulletin, 87(3) :471–495.
- ICES (2010). Report of the workshop on understanding and quantifying mortality in fish early-life stages : experiments, observations, and models (WKMOR). Technical Report ICES CM 2010/SSGEF :13, Aberdeen, United Kingdom.
- Itano, D. G. (2000). The reproductive biology of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in hawaiian waters and the western tropical pacific ocean : project summary. SOEST 00-01 JIMAR Contribution 00-328. Pelagic Fisheries Research Program, JIMAR, University of Hawaii.
- Itoh, T., Shiina, Y., Tsuji, S., Endo, F., and Tezuka, N. (2000). Otolith daily increment formation in laboratory reared larval and juvenile bluefin tuna *thunnus thynnus*. Fisheries Science, 66(5) :834–839.
- Jeffreys, t. l. H. (1998). Theory of Probability. Oxford University Press.
- Jenkins, G., Young, J., and Davis, T. (1991). Density dependence of larval growth of a marine fish, the southern bluefin tuna, *thunnus maccoyii*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 48(8) :1358–1363.
- Jenkins, G. P. and Davis, T. L. O. (1990). Age, growth rate, and growth trajectory determined from otolith microstructure of southern bluefin tuna *thunnus maccoyii* larvae. Marine ecology progress series. Oldendorf, 63(1) :93–104.
- Johnson, C. J., Drew, C. A., and Perera, A. H. (2012). Elicitation and use of expert knowledge in landscape ecological applications : A synthesis. In Perera, A. H., Drew, C. A., and Johnson, C. J., editors, Expert Knowledge and Its Application in Landscape Ecology, pages 279–299. Springer New York.
- Juan-Jordá, M. J., Mosqueira, I., Cooper, A. B., Freire, J., and Dulvy, N. K. (2011). Global population trajectories of tunas and their relatives. Proceedings of the National Academy of Sciences.
- Jusup, M., Klanjscek, T., Matsuda, H., and Kooijman, S. A. L. M. (2011). A full lifecycle bioenergetic model for bluefin tuna. PLoS ONE, 6(7) :e21903.
- Kaji, T., Oka, M., Takeuchi, H., Hirokawa, J., and Tanaka, M. (1999). Development of growth hormone cells of laboratory reared yellowfin tuna *thunnus albacares* larvae and early juveniles. Fisheries Science - Tokyo, 65 :583–587.

- Kaji, T., Tanaka, M., Takahashi, Y., Oka, M., and Ishibashi, N. (1996). Preliminary observations on development of pacific bluefin tuna thunnus thynnus (Scombridae) larvae reared in the laboratory, with special reference to the digestive system. Mar. Freshwater Res., 47(2) :261–269.
- Kashiwai, M. (1995). History of carrying capacity concept as an index of ecosystem productivity (Review). Bulletin of the Hokkaido National Fisheries Research Institute, 59 :81–101.
- Kawakami, Y., Nozaki, J., Seoka, M., Kumai, H., and Ohta, H. (2008). Characterization of thyroid hormones and thyroid hormone receptors during the early development of pacific bluefin tuna (Thunnus orientalis). General and Comparative Endocrinology, 155(3) :597–606.
- Kell, L. T., Die, D. J., Restrepo, V. R., Fromentin, J.-M., Ortiz de Zarate, V., and Pallares, P. (2003). An evaluation of management strategies for atlantic tuna stocks. Scientia Marina (Barcelona), 2003.
- Kell, L. T. and Fromentin, J.-M. (2007). Evaluation of the robustness of maximum sustainable yield based management strategies to variations in carrying capacity or migration pattern of atlantic bluefin tuna (Thunnus thynnus). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 64(5) :837–847.
- Kelly, C. J. and Codling, E. A. (2006). 'Cheap and dirty' fisheries science and management in the north atlantic. Fisheries Research, 79(3) :233–238.
- Kimura, D. K. (1988). Stock-recruitment curves as used in the stock-reduction analysis model. Journal du Conseil : ICES Journal of Marine Science, 44(3) :253 –258.
- Knell, R. (1998). Generation cycles. Trends in Ecology & Evolution, 13(5) :186–190.
- Kuhnert, P. M., Martin, T. G., and Griffiths, S. P. (2010). A guide to eliciting and using expert knowledge in bayesian ecological models. Ecology Letters, 13(7) :900–914.
- Kurota, H., McAllister, M. K., Lawson, G. L., Nogueira, J. I., Teo, S. L. H., and Block, B. A. (2009). A sequential bayesian methodology to estimate movement and exploitation rates using electronic and conventional tag data : application to atlantic bluefin tuna (Thunnus thynnus). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 66(2) :321–342.
- La Mesa, M., Sinopoli, M., and Andaloro, F. (2005). Age and growth rate of juvenile bluefin tuna thunnus thynnus from the mediterranean sea (Sicily, italy). Scientia Marina, 69(2).
- Lang, K. L., Grimes, C. B., and Shaw, R. F. (1994). Variations in the age and growth of yellowfin tuna larvae, Thunnus albacares, collected about the mississippi river plume. Environmental Biology of Fishes, 39(3) :259–270.
- Lasker, R. (1975). Field criteria for survival of anchovy larvae : the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. Fish. Bull., 73(3) :453–462.
- Lasker, R. (1981). The role of a stable ocean in larval fish survival and subsequent recruitment. University of Washington Press, Seattle, WA.
- Laurec, A. (1977). Analyse et estimation des puissances de pêche. Journal du Conseil, 37(2) :173–185.

- Lee, H., Piner, K., Hsu, C., and Conser, R. (2008). Estimation of population size for pacific bluefin tuna using bayesian production models. volume ISC/08/PBF-2/03, , Ishigaki, Okinawa, Japan. International Scientific Committee for Tuna and Tuna-Like Species in the North Pacific Ocean (ISC).
- Leslie, P. H. (1945). On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33(3) :183–212.
- Lewy, P. and Nielsen, A. (2003). Modelling stochastic fish stock dynamics using markov chain monte carlo. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 60(4) :743–752.
- Lioka, C., Kani, K., and Nhhala, H. (2000). Present status and prospects of technical development of tuna sea-farming. 47 :275–285.
- Lo, N. C., Smith, P. E., and Butler, J. L. (1995). Population growth of northern anchovy and pacific sardine using stage-specific matrix models. *Marine ecology progress series*. Oldendorf, 127(1) :15–26.
- Lorenzen, K. (1996). The relationship between body weight and natural mortality in juvenile and adult fish : a comparison of natural ecosystems and aquaculture. *Journal of Fish Biology*, 49(4) :627–647.
- Ludwig, D. (1996). Uncertainty and the assessment of extinction probabilities. *Ecological Applications*, page 1067–1076.
- Lutcavage, M. E., Brill, R. W., Skomal, G. B., Chase, B. C., and Howey, P. W. (1999). Results of pop-up satellite tagging of spawning size class fish in the gulf of maine : do north atlantic bluefin tuna spawn in the mid-atlantic ? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(2) :173–177.
- Mace, P. M., Doonan, I. J., and Fisheries, M. A. F. (1988). *A generalised bioeconomic simulation model for fish population dynamics*. MAFFish, NZ Ministry of Agriculture and Fisheries.
- Mangel, M., Brodziak, J., and DiNardo, G. (2010). Reproductive ecology and scientific inference of steepness : a fundamental metric of population dynamics and strategic fisheries management. *Fish and Fisheries*, 11(1) :89–104.
- Margulies, D., Suter, J. M., Hunt, S. L., Olson, R. J., Scholey, V. P., Wexler, J. B., and Nakazawa, A. (2007). Spawning and early development of captive yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *Fishery Bulletin-National Oceanic and Atmospheric Administration*, 105(2) :249.
- Martin, T. G., Kuhnert, P. M., Mengersen, K., and Possingham, H. P. (2005). The power of expert opinion in ecological models using bayesian methods : impact of grazing on birds. *Ecological Applications*, 15(1) :266–280.
- Mather, F. J., Mason, J. M., and Jones, A. C. (1995). *Historical document : life history and fisheries of Atlantic bluefin tuna*. US Dept. of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service Southeast Fisheries Science Center.
- Matsukawa, Y. (2006). Carrying capacity and survival strategy for the pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis*, in the western pacific. *Fisheries Oceanography*, 15(2) :104–112.

- Maunder, M. N., Hinton, M. G., Bigelow, K. A., and Langley, A. D. (2006a). Developing indices of abundance using habitat data in a statistical framework. *Bulletin of Marine Science*, 79 :545–559.
- Maunder, M. N. and Punt, A. E. (2004). Standardizing catch and effort data : a review of recent approaches. *Fisheries Research*, 70(2–3) :141–159.
- Maunder, M. N. and Punt, A. E. (2012). A review of integrated analysis in fisheries stock assessment. *Fisheries Research*.
- Maunder, M. N., Sibert, J. R., Fonteneau, A., Hampton, J., Kleiber, P., and Harley, S. J. (2006b). Interpreting catch per unit effort data to assess the status of individual stocks and communities. *ICES J. Mar. Sci.*, 63(8) :1373–1385.
- Maury, O. (2001). Procean a production catch/effort analysis framework to estimate catchability trends and fishery dynamics in a bayesian context. *IOTC Working Party on Method, Sète*, page 23–27.
- May, R. C. (1974). Larval mortality in marine fishes and the critical period concept. *The Early Life History of Fish*, 1.
- McAllister, M., Pikitch, E. K., Punt, A. E., and Hilborn, R. (1994). A bayesian approach to stock assessment and harvest decisions using the Sampling/Importance resampling algorithm. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51(12) :2673–2687.
- McAllister, M. K., Babcock, E. A., and Pikitch, E. K. (2001a). Using bayesian methods and decision analysis as a rational basis to dealing with conflicting stock assessment results while providing management advice on stock rebuilding. *Collected Volume of Scientific Papers ICCAT*, 52(5) :1706–1728.
- McAllister, M. K. and Kirchner, C. H. (2001). Development of bayesian stock assessment methods for namibian orange roughy hoplostethus atlanticus. *South African Journal of Marine Science*, 23(1) :241–264.
- McAllister, M. K. and Kirkwood, G. P. (1998). Bayesian stock assessment : a review and example application using the logistic model. *ICES J. Mar. Sci.*, 55(6) :1031–1060.
- McAllister, M. K., Pikitch, E. K., and Babcock, E. A. (2001b). Using demographic methods to construct bayesian priors for the intrinsic rate of increase in the schaefer model and implications for stock rebuilding. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(9) :1871–1890.
- McCoy, M. W. and Gillooly, J. F. (2008). Predicting natural mortality rates of plants and animals. *Ecology Letters*, 11(7) :710–716.
- McGurk, M. D. (1986). Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae : role of spatial patchiness. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 34(3) :227–242.
- Medina, A., Abascal, F. J., Aragn, L., Mourente, G., Aranda, G., Galaz, T., Belmonte, A., Serna, J. M. d. l., and Garca, S. (2007). Influence of sampling gear in assessment of reproductive parameters for bluefin tuna in the western mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 337 :221–230.
- Medina, A., Abascal, F. J., Megina, C., and García, A. (2002). Stereological assessment of the reproductive status of female atlantic northern bluefin tuna during migration to mediterranean spawning grounds through the strait of gibraltar. *Journal of Fish Biology*, 60(1) :203–217.

- Mertz, G. and Myers, R. A. (1994). Match/mismatch predictions of spawning duration versus recruitment variability. *Fisheries Oceanography*, 3(4) :236–245.
- Meyer, R. and Millar, R. B. (1999). BUGS in bayesian stock assessments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(6) :1078–1087.
- Michielsens, C. G. J., McAllister, M. K., Kuikka, S., Mäntyniemi, S., Romakkaniemi, A., Pakarinen, T., Karlsson, L., and Uusitalo, L. (2008). Combining multiple bayesian data analyses in a sequential framework for quantitative fisheries stock assessment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65(5) :962–974.
- Millar, R. B. (2002). Reference priors for bayesian fisheries models. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(9) :1492–1502.
- Millar, R. B. (2004). Sensitivity of bayes estimators to hyper-parameters with an application to maximum yield from fisheries. *Biometrics*, 60(2) :536–542.
- Millar, R. B. and Meyer, R. (2000a). Bayesian state-space modeling of age-structured data : fitting a model is just the beginning. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(1) :43–50.
- Millar, R. B. and Meyer, R. (2000b). Non-linear state space modelling of fisheries biomass dynamics by using metropolis-hastings within-gibbs sampling. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)*, 49(3) :327–342. ArticleType : primary\_article / Full publication date : 2000 / Copyright © 2000 Royal Statistical Society.
- Miyashita, S. (2002). Studies on the seedling production of the pacific bluefin tuna, thunnus thynnus orientalis. *Bulletin of the Fisheries Laboratory of Kinki University*, (8) :171.
- Miyashita, S., Sawada, Y., Okada, T., Murata, O., and Kumai, H. (2001). Morphological development and growth of laboratory-reared larval and juvenile thunnus thynnus (Pisces : scombridae). *Fishery Bulletin*.
- Morgan, M. J. (2008). Integrating reproductive biology into scientific advice for fisheries management. *Journal of Northwest Atlantic Fisheries Science*, 41 :37–51.
- Myers, R. and Cadigan, N. (1993). Is juvenile natural mortality in marine demersal fish variable? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(8) :1591–1598.
- Myers, R. A. (1998). When do environment-recruitment correlations work? *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 8(3) :285–305.
- Myers, R. A., Bowen, K. G., and Barrowman, N. J. (1999). Maximum reproductive rate of fish at low population sizes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(12) :2404–2419.
- Myers, R. A., MacKenzie, B. R., Bowen, K. G., and Barrowman, N. J. (2001). What is the carrying capacity for fish in the ocean ? a meta-analysis of population dynamics of north atlantic cod. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(7) :1464–1476.
- Myers, R. A., Mertz, G., and Fowlow, P. S. (1997). Maximum population growth rates and recovery times for atlantic cod, gadus morhua. *Fishery Bulletin*, 95(4) :762–772.
- Myers, R. A. and Worm, B. (2003). Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*, 423(6937) :280–283.

- O'Hagan, A., Buck, C. E., Daneshkhah, A., Eiser, J. R., Garthwaite, P. H., Jenkinson, D. J., Oakley, J. E., and Rakow, T. (2006). Uncertain judgements : eliciting experts' probabilities, volume 2. Wiley Chichester.
- O'Leary, R. A., Choy, S. L., Murray, J. V., Kynn, M., Denham, R., Martin, T. G., and Mengersen, K. (2009). Comparison of three expert elicitation methods for logistic regression on predicting the presence of the threatened brush-tailed rock-wallaby petrogale penicillata. Environmetrics, 20(4) :379–398.
- Paloheimo, J. E. and Dickie, L. M. (1964). Abundance and fishing success. Rapports et Proces-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 155.
- Paradis, A. R., Pepin, P., and Brown, J. A. (1996). Vulnerability of fish eggs and larvae to predation : review of the influence of the relative size of prey and predator. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 53(6) :1226–1235.
- Parent, E., Parent, É., and Bernier, J. (2007). Le raisonnement bayésien : modélisation et inférence. Springer France Editions.
- Patterson, K., Cook, R., Darby, C., Gavaris, S., Kell, L., Lewy, P., Mesnil, B., Punt, A., Restrepo, V., Skagen, D. W., and Stefánsson, G. (2001). Estimating uncertainty in fish stock assessment and forecasting. Fish and Fisheries, 2(2) :125–157.
- Pearce, J., Cherry, K., M., D., S., F., and Whish, G. (2001). Incorporating expert opinion and fine-scale vegetation mapping into statistical models of faunal distribution. Journal of Applied Ecology, 38(2) :412–424.
- Pella, J. J. and Tomlinson, P. K. (1969). A generalized stock production model. Inter-American Tropical Tuna Commission.
- Pépin, P. (1991). Effect of temperature and size on development, mortality, and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 48(3) :503–518.
- Pépin, P. and Myers, R. A. (1991). Significance of egg and larval size to recruitment variability of temperate marine fish. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 48(10) :1820–1828.
- Perry, R. I. and Schweigert, J. F. (2008). Primary productivity and the carrying capacity for herring in NE pacific marine ecosystems. Progress In Oceanography, 77(2-3) :241–251.
- Pertierra, J. P., Lleonart, J., and Lo, N. C. (1997). Application of a stage-specific matrix model and length-cohort based analysis to assess the anchovy fishery in catalan coastal waters (NW mediterranean sea). Fisheries Research, 30(1-2) :127–137.
- Peterman, R., Bradford, M., Lo, N., and Methot, R. (1988). Contribution of early life stages to interannual variability in recruitment of northern anchovy (*Engraulis mordax*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 45(1) :8–16.
- Peterman, R. M. and Steer, G. J. (1981). Relation between sport-fishing catchability coefficients and salmon abundance. Transactions of the American Fisheries Society, 110(5) :585–593.

- Petersen, C. W., Warner, R. R., Cohen, S., Hess, H. C., and Sewell, A. T. (1992). Variable pelagic fertilization success : Implications for mate choice and spatial patterns of mating. *Ecology*, 73(2) :391–401.
- Picard, N., Chagneau, P., Mortier, F., and Bar-Hen, A. (2009). Finding confidence limits on population growth rates : Bootstrap and analytic methods. *Mathematical Biosciences*, 219(1) :23–31.
- Plummer, M. (2003). JAGS a program for analysis of bayesian graphical models using gibbs sampling.
- Polacheck, T. (2006). Tuna longline catch rates in the indian ocean : Did industrial fishing result in a 90% rapid decline in the abundance of large predatory species ? *Marine Policy*, 30(5) :470–482.
- Porch, C. E. (1999). A bayesian VPA with randomly walking parameters. *Int. Comm. Conserv. Atl. Tunas. Col. Vol Sci. Pap*, 49(2) :314–326.
- Porch, C. E. (2003). VPA-2BOX : user's guide (Version 3.01). *Sustainable Fisheries Division Contribution SFD-01/02-151*, Southeast Fisheries Science Center, 75.
- Prager, M. H. (1992). ASPIC-A surplus-production model incorporating covariates. *Coll. Vol. Sci. Pap., Int. Comm. Conserv. Atl. Tunas (ICCAT)*, 28 :218–229.
- Punt, A. and Hilborn, R. (1997). Fisheries stock assessment and decision analysis : the bayesian approach. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7(1) :35–63.
- Punt, A. E., Campbell, R. A., and Smith, A. D. M. (2001). Evaluating empirical indicators and reference points for fisheries management : application to the broadbill swordfish fishery off eastern australia. *Mar. Freshwater Res.*, 52(6) :819–832.
- Punt, A. E. and Donovan, G. P. (2007). Developing management procedures that are robust to uncertainty : lessons from the international whaling commission. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 64(4) :603 –612.
- Punt, A. E., McAllister, M. K., Pikitch, E. K., and Hilborn, R. (1994). Stock assessment and decision analysis for hoki (*Macruronus novaezelandiae*) for 1994. *New Zealand Fish. Assess. Res. Doc*, 94 :13–47.
- Punt, A. E., Smith, D. C., and Koopman, M. T. (2005). Using information for 'data-rich' species to inform assessments of 'data-poor' species through Bayesian stock assessment methods. Primary Industries Research.
- Rakitin, A., Ferguson, M. M., and Trippel, E. A. (1999). Sperm competition and fertilization success in atlantic cod (*Gadus morhua*) : effect of size and condition factor on gamete quality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(12) :2315–2323.
- Ravier, C. and Fromentin, J. (2001). Long-term fluctuations in the eastern atlantic and mediterranean bluefin tuna population. *ICES Journal of Marine Science*, 58 :1299–1317.
- Regan, H., Colyvan, M., and Burgman, M. (2002). A taxonomy and treatment of uncertainty for ecology and conservation biology. *Ecological applications*, 12(2) :618–628.
- Restrepo, V. R., Diaz, G. A., Walter, J., Neilson, J., Campana, S., Secor, D., and Wingate, L. (2009). Updated estimate of the growth curve of western atlantic bluefin tuna. *ICCAT SCRS*, (160).

- Richards, L. J. and Schnute, J. T. (1986). An experimental and statistical approach to the question : is CPUE an index of abundance ? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43(6) :1214–1227.
- Ricker, W. E. (1940). Relation of " catch per unit effort" to abundance and rate of exploitation. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 5(1) :43–70.
- Ricker, W. E. (1954). Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 11(5) :559–623.
- Rivot, E. (2003). *Investigations bayésiennes de la dynamique des populations de saumon atlantique (Salmo salar L.) : des observations de terrain à la construction du modèle statistique pour apprendre et gérer*. Thèse de doctorat/PhD, École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, Rennes, France.
- Rivot, E., Prévost, E., Parent, E., and Baglinière, J. L. (2004). A bayesian state-space modelling framework for fitting a salmon stage-structured population dynamic model to multiple time series of field data. *Ecological Modelling*, 179(4) :463–485.
- Robson, D. S. (1966). Estimation of the relative fishing power of individual ships. *Res. Bull. Int. Comm. NW Atl. Fish*, 3 :5–14.
- Rochet, M.-J., Trenkel, V., Bellail, R., Coppin, F., Le Pape, O., Mahé, J.-C., Morin, J., Poulard, J.-C., Schlaich, I., Souplet, A., Vérin, Y., and Bertrand, J. (2005). Combining indicator trends to assess ongoing changes in exploited fish communities : diagnostic of communities off the coasts of france. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 62(8) :1647 –1664.
- Rochette, S. (2011). *Effet des perturbations anthropiques sur la survie des juvéniles de poissons marins dans les nourriceries et conséquences sur le renouvellement des populations. Application au stock de sole commune (solea solea) en Manche Est*. PhD thesis, Agrocampus Ouest, Rennes, France.
- Rodriguez-Roda, J. (1967). Fecundidad del atun, thunnus thynnus (L.), de la costa sudatlantica de espana. *Investigacion pesquera*, 31 :35–52.
- Rooker, J. R., Bremer, J. R. A., Block, B. A., Dewar, H., de Metrio, G., Corriero, A., Kraus, R. T., Prince, E. D., Rodriguez-Marin, E., and Secor, D. H. (2007). Life history and stock structure of atlantic bluefin Tuna(*Thunnus thynnus*). *Reviews in Fisheries Science*, 15(4) :265–310.
- Rose, G. (1997). The trouble with fisheries science ! *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7(3) :365–370.
- Rouyer, T., Fromentin, J.-M., Ménard, F., Cazelles, B., Briand, K., Pianet, R., Planque, B., and Stenseth, N. C. (2008). Complex interplays among population dynamics, environmental forcing, and exploitation in fisheries. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(14) :5420 –5425.
- Sabate, F. d. l. S., Sakakura, Y., Tanaka, Y., Kumon, K., Nikaido, H., Eba, T., Nishi, A., Shiozawa, S., Hagiwara, A., and Masuma, S. (2010). Onset and development of cannibalistic and schooling behavior in the early life stages of pacific bluefin tuna *thunnus orientalis*. *Aquaculture*, 301(1-4) :16–21.
- Sars, G. (1879a). Report of practical and scientific investigations of the cod fisheries near lofoden islands, made during the years 1864-1869. *Report of the United States Fish Commission*, 5, Appendix :565–611.

- Sars, G. (1879b). Report of practical and scientific investigations of the cod fisheries near lofoden islands, made during the years 1870-1873. Report of the United States Fish Commission, 5, Appendix :612–61.
- Satoh, K., Okamoto, H., and Ijima, H. (2011). Japanese longline CPUE for yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the atlantic ocean using GLM up to 2010. ICCAT SCRS, (128).
- Satoh, K., Tanaka, Y., and Iwahashi, M. (2008). Variations in the instantaneous mortality rate between larval patches of pacific bluefin tuna *thunnus orientalis* in the northwestern pacific ocean. Fisheries Research, 89(3) :248–256.
- Sawada, Y., Okada, T., Miyashita, S., Murata, O., and Kumai, H. (2005). Completion of the pacific bluefin tuna *thunnus orientalis* (Temminck et schlegel) life cycle. Aquaculture Research, 36(5) :413–421.
- Schaefer, K. (1998). Reproductive biology of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the eastern pacific ocean. Bulletin. 21 (5). 205-272.
- Schaefer, K. M., Block, B., and Stevens, E. (2001). Reproductive biology of tunas. In Tuna : Physiology, Ecology, and Evolution, volume Volume 19, pages 225–270. Academic Press.
- Schaefer, K. M., Fuller, D. W., and Miyabe, N. (2005). Reproductive biology of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the eastern and central pacific ocean. Inter-American Tropical tuna Commission Bulletin, 23(1) :1–31.
- Schaefer, M. B. (1954). Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. Bulletin of the Inter-American tropical tuna commission, 1(2) :27–56.
- Schnute, J. T. and Richards, L. J. (2001). Use and abuse of fishery models. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 58(1) :10–17.
- Scott, G. P., Turner, S. C., Churchill, G. B., Richards, W. J., and Brothers, E. B. (1993). Indices of larval bluefin tuna, *thunnus thynnus*, abundance in the gulf of mexico ; modelling variability in growth, mortality, and gear selectivity. Bulletin of Marine Science, 53 :912–929.
- Shapiro, D. Y. and Giraldeau, L.-A. (1996). Mating tactics in external fertilizers when sperm is limited. Behavioral Ecology, 7(1) :19 –23.
- Sharpe, F. R. and Lotka, A. J. (1911). A problem in age-distribution. Philosophical Magazine, 21(43) :5.
- Shepherd, J. G. (1982). A family of general production curves for exploited populations. Mathematical Biosciences, 59(1) :77–93.
- Sibert, J. R., Musyl, M. K. ., and Brill, R. W. . (2003). Horizontal movements of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) near hawaii determined by kalman filter analysis of archival tagging data. Fisheries Oceanography, 12 :141–151.
- Smith, T. D. (1994). Scaling Fisheries : The Science of Measuring the Effects of Fishing, 1855-1955. Cambridge University Press.
- Stobberup, K. A. and Erzini, K. (2006). Assessing mackerel scad, *decapterus macarellus*, in cape verde : Using a bayesian approach to biomass dynamic modelling in a data-limited situation. Fisheries Research, 82(1-3) :194–203.

- Su, N., Sun, C., Punt, A. E., Yeh, S., and DiNardo, G. (2011). Evaluation of a spatially sex-specific assessment method incorporating a habitat preference model for blue marlin (*Makaira nigricans*) in the pacific ocean. *Fisheries Oceanography*.
- Teo, S. L. H., Boustany, A., Dewar, H., Stokesbury, M. J. W., Weng, K. C., Beemer, S., Seitz, A. C., Farwell, C. J., Prince, E. D., and Block, B. A. (2006). Annual migrations, diving behavior, and thermal biology of atlantic bluefin tuna, *thunnus thynnus*, on their gulf of mexico breeding grounds. *Marine Biology*, 151(1) :1–18.
- Ulrich, C., Pascoe, S., Sparre, P., Wilde, J.-W., and Marchal, P. (2002). Influence of trends in fishing power on bioeconomics in the north sea flatfish fishery regulated by catches or by effort quotas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(5) :829–843.
- Verhulst, P. (1838). Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondance Mathématique et Physique*, 10 :113–117.
- Walli, A., Teo, S. L. H., Boustany, A., Farwell, C. J., Williams, T., and Lusseau, D. (2009). Seasonal movements. *Aggregations and Diving Behavior of Atlantic Bluefin Tuna*.
- Walters, C. and Ludwig, D. (1994). Calculation of bayes posterior probability distributions for key population parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51(3) :713–722.
- Walters, C. and Maguire, J.-J. (1996). Lessons for stock assessment from the northern cod collapse. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 6(2) :125–137.
- Ward, P. and Hindmarsh, S. (2007). An overview of historical changes in the fishing gear and practices of pelagic longliners, with particular reference to japan's pacific fleet. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 17(4) :501–516.
- Ware, D. M. and Lambert, T. C. (1985). Early life history of atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) in the southern gulf of st. lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42(3) :577–592.
- Wilberg, M. J. and Bence, J. R. (2006). Performance of time-varying catchability estimators in statistical catch-at-age analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63(10) :2275–2285.
- Wilberg, M. J., Thorson, J. T., Linton, B. C., and Berkson, J. (2009). Incorporating time-varying catchability into population dynamic stock assessment models. *Reviews in Fisheries Science*, 18(1) :7–24.
- Wootton, R. (1998). *Ecology of teleost fishes*, volume 24. Springer Us.
- Zerbini, A., Clapham, P., and Wade, P. (2010). Assessing plausible rates of population growth in humpback whales from life-history data. *Marine Biology*, 157(6) :1225–1236.
- Zhang, Z. and Ian Perry, R. (2005). Use of state-space modeling with a bayesian approach to estimate target reference points for green sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*) stocks in the queen charlotte strait region, british columbia, canada. *Fisheries Research*, 74(1-3) :253–264.



---

## **Annexe A**

## **Codes R et JAGS**

---

## A.1 Elicitation de priors pour $M_0$ , $r$ et $h$

Ces codes pour le logiciel R (<http://www.r-project.org/>) permettent, à partir des traits d'histoire de vie, d'obtenir les distributions du taux de croissance de la population de thon rouge Atlantique et de la steepness de la relation Stock-Recrutement ( Cf. chapitre 2).

```
#####
# ATLANTIC BLUEFIN TUNA LIFE HISTORY PARAMETERS
#####

#####
# Mortality rate post-recruitment parameters

#Terminal age
A<-30

#post-recruit annual mortality
MSBT<-c(0.49,0.24,0.24,0.24,0.20,0.175,0.125,0.1,0.1,0.1,0.1,0.1,0.1,0.1,0.1,0.1,0.1,0.1)
muM<-c(MSBT,rep(0.1,A-length(MSBT)))

#####
# Mortality at age 0 parameters

#Mortality from laying to hatching
meanfh<-0.5
sdfh<-0.1*meanfh

#McGurk's relationships parameters
alpha<-2.2e-4
beta<--0.85
sigma<-0.80
alphaprime<-5.26e-3
betaprime<-0.25
sigmaprime<-0.86

#Egg dry weight Margulies et al
eggdryweight<-0.0000428

#Dry weight first exogenous feeding Margulies et al/Garcia et al
meanwef<-21.7e-6
sdwef<-4e-6

#Days from fertilization to hatching
minhatch<-0.77
maxhatch<-2

#Days from hatching to first exogenous feeding
mintef<-2
maxtef<-4

#Power growth factor from 0 to 20 days
k1<-1.851

#Juvenile fork length
Jfl<-function(x){11.20+2.37*x}

#Mean juvenile weight
Mjw<-function(x){(1.92e-6)*x^3.39}

#Juvenile hydratation factot
hf<-0.85

#####
# Fecundity and growth parameters

#Sex-ratio
sr<-0.5

#Maturity rate
#0<-c(0,0,0,0.5,rep(1,(A-4))) #maturité 50%=4ans
#0<-c(0,0,0,0,0,0,0.5,rep(1,(A-4))) #maturité 50%=9ans

#batch fec
meanbf<-61.44
sdBF<-48.33

#nbbatch
nbbatchmin<-2
nbbatchmax<-10

#spawning periodicity
Spemin<-1
Spemax<-4
```

```

#Length at age
Linf<-318.85
t0<--0.97
k<-0.093
growthFUN<-function(x){ Linf*(1-exp(-k*(x-t0))) }

#Length-Weight
C<-1.96e-5
B<-3.0092


#####
# M0 empirical distribution
#####

#####
# Daily mortality rates and cumulative mortality rate (60 to 180 days)

Ljuv<-Jfl(60:180)
Wjuv<-Mjw(Ljuv) #Mean weight
Wdjuv<-Wjuv*(1-hf) #Mean dry weight

Wdjuvmat<-matrix(NA,nrow=nbZ,ncol=length(Wdjuv)) #Variability in dry weight
for(i in 1:121) { Wdjuvmat[,i]<-rnorm(nbZ,Wdjuv[i],0.1*Wdjuv[i]) }

logMjuvmean<- log(alphaprim)+betaprime*log(Wdjuvmat) #McGurk relationship on log(Wdjuvmat)

logMjuv<-matrix(NA,ncol=length(Wdjuv),nrow=nbZ) #Noise around McGurk relationships
for (i in 1:length(Wdjuv)) { logMjuv[,i]<- rnorm(nbZ,logMjuvmean[,i],sigmaprim) }

Mjuv<-exp(logMjuv) #Cumulative mortality rate vector 60 to 180 days (NbZ drawings)
Mjuvtot<-apply(Mjuv,1,sum)

#####
# Daily mortality rates and cumulative mortality rate : 0 to 60 days

wef<-rnorm(nbZ, meanwef, sdwef) #Dry weight at first exogenous feeding
wegg<-rep(eggdryweight,nbZ) #Egg dry weight
thatch<-runif(nbZ,minthatch,maxthatch) #Time from fertilization to hatching
tef<-runif(nbZ,minfef,maxfef) #From hatching to first exogenous feeding
ta<-thatch+tef #From fertilization to first exogenous feeding

#Growth 0 to 20 days, dry weight matrix, wd020 (nrow=NbZ,ncol=20days)
wd020<-matrix(NA,nbZ,20)
ind<-function(x) ifelse(x>0,1,0)
  for ( i in 1:ncol(wd020) ) {
    wdaEF<- (wef*(i-ta+1)^k1) *ind(i-ta) #dry weights after first exogenous feeding
    wdaEF[which(is.na(wdaEF))]<-0
    wd020[,i]<-wegg*ind(thatch-i) + #before hatching
    (wegg-(i-thatch)*(wegg-wef)/tef )*ind(i-thatch)*ind(ta-i)+ #from hatching to first exogenous feeding
    wdaEF } #after first exogenous feeding

#Growth 20 to 60 days, dry weight matrix, wd2160 (nrow=NbZ,ncol=39days)
wd60<-Wdjuvmat[,1] #dry weights vector at 60 days
wd20<-wd020[,20] #dry weights vector at 20 days
g<-(log(wd60)-log(wd20))/39 #exponential growth coefficients vector
wd2160<-matrix(NA,nrow=nbZ,ncol=39)
for (i in 1:39) { wd2160[,i]<-wd20*exp(g*i) }

#Dry weight matrix 1 to 60 days, wd060
wd060<-cbind(wd020,wd2160)

#McGurk relationships on log(wd060)
logMd<-matrix(NA,nrow=nrow(wd060),ncol=ncol(wd060))
for (i in 1:nrow(wd060)) { #boucle sur les lignes
  logMd[i,]<-c(log(alpha)+beta*log(wd060[i,])[which(wd060[i,]<0.00504)], #dry weight<0.00504
  log(alphaprim)+betaprime*log(wd060[i,])[which(wd060[i,]>0.00504)]) #dry weight>0.00504

#Noise around McGurk relationships
ind2<-function(x) ifelse(x>0.00504,1,0)
ind3<-function(x) ifelse(x<0.00504,1,0)
logM<-matrix(NA,nrow=nrow(wd060),ncol=ncol(wd060))
for (i in 1:ncol(wd060)) {
  logM[,i]<-rnorm(nbZ,logMd[,i],sigma)*ind2(logMd[,i]) + #dry weight<0.00504
  rnorm(nbZ,logMd[,i],sigmaprim)*ind3(logMd[,i]) } #dry weight>0.00504

#Cumulative mortality rate vector 1 to 60 days (NbZ drawings)
Mdaily<-exp(logM)
Mlarv<-apply(Mdaily,1,sum)

#####
# Mortality from laying to hatching
fh<-rnorm(nbZ,meanfh,sdfh)

```

```

Mfh<-log(fh)

#####
# MO cumulative mortality 0 to 180 days
MO<-Mfh+Mlarv+Mjuvtot

#####
# POPULATION GROTH RATE PRIOR DISTRIBUTION
#####

#Number of random drawing
nbZ<-10000

#####
# Length and weight at age

Lengthmean<-growthFUN(0:A)
LengthSdev<-Lengthmean*0.1 #CV Length 10%
L<-matrix(NA,nbZ,A) ; W<-matrix(NA,nbZ,A)
for (j in 1:A){ L[,j]<-rnorm(nbZ,Lengthmean[j],LengthSdev[j]) } #Random drawings for lenght
W<-C*L^B #Length-weight

#####
# YOY mortality rate

source(paste(path,"/MO.R",sep=""))
S0<-exp(-MO)

#####
# Post recruitment mortality rates

M<-matrix(NA,nbZ,A)
for (k in 2:A ){ M[,k]<-rnorm(nbZ,muM[k-1],0.2*muM[k-1]) }
M[,1]<-MO
S<-exp(-M) #Survival at age

#####
# Fecundities at age

bf<-matrix(rnorm(nbZ*A,meanbf,sdbf),ncol=A,nrow=nbZ) #Random drawings for the batch fecundity
nts<-length(which(bf<0)) #Suppress batch fecundity negative values
while(nte>0) {
  bf[which(bf<0)]<-rnorm(nte,meanbf,sdbf)
  nte<-length(which(bf<0)) }
nbatch<-runif(nbZ,nbatchmin,nbatchmax) #Random drawings for the number of batch per year
Spe<-round(runif(nbZ,Spemin,Spemax)) #Random drawings for the spawning periodicity

fA<-bf*W*1000*nbatch/Spec #Annual fecundity
F<-matrix(NA,nbZ,A) #Mean contribution to spawning
for (j in 1:A ){ F[,j]<- sr*0[j]*fA[,j]}

#####
# Leslie matrix

leslie<-list()
ei<-rep(NA,nbZ)
for (z in 1:nbZ){
  leslie[[z]]<-rbind(F[z,],
  cbind(diag(S[z,1:(A-1)]),A-1,A-1),rep(0,A-1)))
  ei[z]<-eigen(leslie[[z]],only.values=T)$value[1]
  lambda<-Re(ei)
  rleslie <- log(lambda)

#save(rleslie,file="rleslie.RData")

#####
# STEEPNESS PRIOR DISTRIBUTION (B-H MODEL)
#####

#Number of random drawing
N<-100
K<-5000

#####
# YOY mortality rate

nbZ<-K
source(paste(path,"/MO.R",sep=""))
S0<-exp(-MO)

#####
# Length and weight at age

```

```

Lengthmean<-growthFUN(0:A)
LengthSdev<-Lengthmean*0.1 #CV Length 10%
L<-matrix(NA,K,A) ; W<-matrix(NA,K,A)
for (j in 1:A ){ L[,j]<-rnorm(K,Lengthmean[j],LengthSdev[j]) } #Random drawings for lenght
W<-C*L^B #Length-weight

#####
# Post recruitment mortality rates

M<-matrix(NA,K,A)
for (k in 2:A ){ M[,k]<-rnorm(K,muM[k-1],0.1*muM[k-1]) } #Random drawings for annual mortality rate (age1->A)
M[,1]<-MO
S<-exp(-M) #Survival at age

#####
# Wbar (spawning biomass unit per recruit)

lprim<-matrix(NA,K,(A-2)) #Survival from age 1 to age i
lprim[,1]<-exp(-M[,2])
for (i in 3:(A-1)) {lprim[,i-1]<- exp(-apply(M[,2:i],1,FUN=sum)) }
temp<-lprim*W[,3:ncol(W)]*matrix(0[3:length(0)],nrow=nrow(lprim),ncol=ncol(lprim),byrow=T)
Wbar<-apply(temp,1,FUN=sum)

#####
# Age-structured population simulation

Matpop<-matrix(NA,N,K)
for(j in 1:K) { #K population
  for(n in 1:N) { #N individuals whithin each population

    Mortality<-M[j,2:A] #Mortality vector
    Survival<-exp(-cumsum(Mortality)) #Cumulative survival for a given mortality vector
    rsurv<-runif(1,0,1) #drawing of random survival in uniform(0,1)

    agejplus<-which(Survival<rsurv)[1] #corresponding age for the drawn survival : agej < age < agejplus
    if( is.na(agejplus) ) { agejplus<-length(Mortality) }
    agej<-agejplus-1

    if (agejplus==1) { age<-1 #linear interpolation
      } else { age<-agej+(rsurv-Survival[agej])/ (Survival[agejplus]-Survival[agej]) }
    Matpop[n,j]<-age
  }}
}

#####
# Alpha (recruits per spawning biomass)

Poplength<-matrix(rnorm(N*K,growthFUN(Matpop),growthFUN(Matpop)*0.1),N,K) #Matrix of the individual lengths
Popweight<-C*Poplength^B #Matrix of the individual weights
Popmat<-matrix(0[round(Matpop)],ncol=K) # Matrix of the maturity rates
Popmat[is.na(Popmat)]<-1
Batchfecmat<-matrix(rnorm(N*K,meanbf,sdbf),nrow=N,ncol=K,byrow=T) # Matrix of the batch fecundities
Popfec<-Batchfecmat*Popmat*Popweight*1000 #Matrix of the absolute fecundities per batch

S0<-exp(-MO[1:K]) #Survival end of age 0
nbatch<-runif(K,nbatchmin,nbatchmax) #Random drawings for the number of batch per year
Spe<-round(runif(K,Spemin,Spemax)) # Random drawings for the spawning periodicity

Fsim<-apply(Popfec,2,FUN=sum)*(nbatch/Spec) #Total fecundity of the K simulated populations
weightPopsimu<-apply(Popweight,2,FUN=sum) #Total population biomass of the K simulated populations
Bsim<-apply(Popweight*Popmat,2,FUN=sum) #Spawning biomass of the K simulated populations
alpha<-S0*Fsim/Bsim #alpha

#####
# h steepness

h<-(alpha*sr*Wbar)/(4+alpha*sr*Wbar)

#save(hBFT,file="rleslie.RData")

```

## A.2 Modèle de production de biomasse avec progression géométrique de la capturabilité

Ce programme pour le logiciel JAGS (<http://mcmc-jags.sourceforge.net/>) permet de mettre en œuvre le modèle de production de biomasse incluant des progressions géométriques des capturabilités dans les équations d'observations (Cf. chapitre 4).

```
## Dynamic surplus production models
## 3 index of abundance and geometric progression of fleets catchability

model{

#-----#
# Priors #
#-----#

#r growth rate
r~dnorm(0.6,1/(0.4*0.4))T(0,)
rp~dnorm(0.6,1/(0.4*0.4))T(0,)

#K intrinsic carrying capacity
logK~ dunif(log(950000),log(18000000))
K<-exp(logK)
logKp~ dunif(log(950000),log(18000000))
Kp<-exp(logKp)

# sigma2 Process error variance
sigma2 <- 1/isigma2 ;
isigma2 ~ dgamma(0.01,0.01) ;

#Fleet a
#tau2a Measurement error variance
tau2a <- 1/itau2a ;
itau2a ~ dgamma(0.01,0.01) ;

#qa catchability
logqa ~ dunif(-30,0)
qa<-exp(logqa)

#alpha a geometric progression rate
alpha ~ dgamma(par_a[1],par_a[2])
alphap ~ dgamma(par_a[1],par_a[2])

#Fleet b
#tau2b Measurement error variance
tau2b <- 1/itau2b ;
itau2b ~ dgamma(0.01,0.01)

#qb catchability
logqb ~ dunif(-20,0)
qb<-exp(logqb)

#alpha b geometric progression rate
alpb ~ dgamma(par_b[1],par_b[2])
alphbp ~ dgamma(par_b[1],par_b[2])

#Fleet c
#tau2c Measurement error variance
tau2c <- 1/itau2c ;
itau2c ~ dgamma(0.01,0.01)

#qc catchability 0.00001<q<0.01 log(0.00001)<log(q)<log(0.01)
logqc ~ dunif(-20,0)
qc<-exp(logqc)

#alpha c geometric progression rate
alphc ~ dgamma(par_c[1],par_c[2])
alphcp ~ dgamma(par_c[1],par_c[2])

#-----#
# Dynamic process #
#-----#

#Initialisation
Btruem[1] <- Binit*K
logBtruem[1] <- log(Btruem[1])

#Dynamic process on the latent variable
for (t in 1:(n-1))
{
## Generalised surplus production model (Pella-Tomlinson) :
Btruem[t+1] <- max(Btrue[t] - Cobs[t] + r*Btrue[t]*(1-(Btrue[t]/K)^(m-1)), 0.000001 )
}
```

```

## For Fox -Garrod model, process equation is :
## Btruem[t+1] <- max(Btrue[t] - Cobs[t] + r*Btrue[t]*(1-( log(Btrue[t])/log(K) ) , 0.000001 )
logBtruem[t+1] <- log(Btruem[t+1])
}

for (t in 1:n)
{
Btrue[t] ~ dlnorm(logBtruem[t],isigma2)
}

#-----
# Observation equations #
#-----

#fleet a
for (t in 1:n)
{
logIma[t] <- log( max( Btrue[t]*qa*alpha^t, 0.000001 ) )
Iobsa[t] ~ dlnorm(logIma[t],itaue2a) }

#fleet b
for (t in 1:n)
{
logImb[t] <- log( max( Btrue[t]*qb*alpb^t, 0.000001 ) )
Iobsb[t] ~ dlnorm(logImb[t],itaue2b) }

#fleet c
for (t in 1:n)
{
logImc[t] <- log( max( Btrue[t]*qc*alphc^t, 0.000001 ) )
Iobsc[t] ~ dlnorm(logImc[t],itaue2c)
}

#-----
# Biological reference points #
#-----


#Fishing mortality and fishing effort
for (t in 1:n) { F[t] <- Cobs[t]/Btrue[t] }
#MSY
CMSY <- r * K * (m - 1) / ( m^(m/(m-1)) )
#Fishing mortality at MSY
FMSY <- r * (m - 1) / m
#Biomass at maximum surplus production
BMSY <- CMSY/FMSY

## For Fox-Garrod model MSY and FMSY are :
## CMSY <- r * K / (exp(1)*log(K))
## FMSY <- r / log(K)

} #end model

```



---

## **Annexe B**

# **Contributions à des colloques et groupes de travail**

---

## B.1 Investigating the population growth rate from biological information

Ce poster a été présenté au colloque Ecologie 2010 à Montpellier en septembre 2010.

### Investigating the population growth rate from biological information

#### The case of the Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*)

Simon M.<sup>a</sup>, Fromentin JM.<sup>a</sup>, Bonhommeau S.<sup>a</sup>, Gaertner D.<sup>b</sup>, Etienne MP.<sup>c</sup>

<sup>a</sup> IFREMER UMR 212 EME (Exploited Marine Ecosystems), Centre de Recherche Halieutique Méditerranée et Tropicale, Avenue Jean Monnet, BP 272, 34203 Sète cedex, France  
<sup>b</sup> IRD UMR 212 EME (Exploited Marine Ecosystems), Centre de Recherche Halieutique Méditerranée et Tropicale, Avenue Jean Monnet, BP 272, 34203 Sète cedex, France  
<sup>c</sup> UMR AgroParisTech-INRA MIA 518, 16 rue Claude Bernard, 75231 Paris Cedex 05, France



maximilien.simon@ifremer.fr



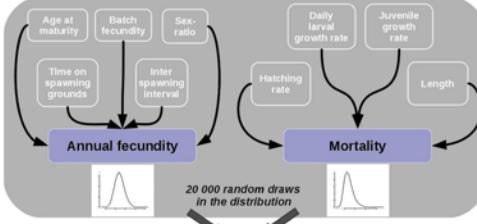
#### Objectives

- Estimate the population growth rate ( $r$ ) for the Atlantic bluefin tuna.  $r$  is a basic measure for population studies and critical for stock assessment models
- Break off with other statistical methods that do not account for biology nor ecology to estimate  $r$
- Combine the current knowledge about the BFT biology and ecology in a Bayesian framework to account for uncertainties

#### Method

Inferring  $r$  from the reproductive biology and life histories traits using Leslie population matrix (steady-state hypothesis)<sup>1</sup>

**Step 1: Literature review & empirical relationships**



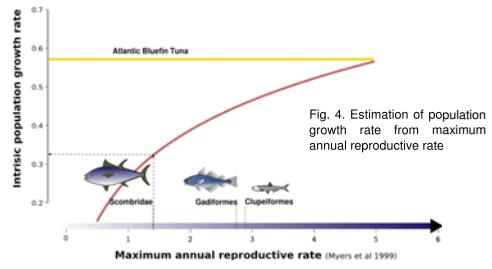
**Step 2: Combining the info in a population dynamic model**

**Step 3: Estimate  $r$  and its probability distribution**

**Discussion**

- A biological approach and an original method to estimate  $r$
- Present estimates from the current knowledge about BFT biology and ecology are likely overestimating  $r$  and have a large uncertainty
- These discrepancies illustrate the difficulty to provide models of population dynamics with accurate estimates of  $r$
- $r$  is often derived from statistical analyses or meta-analyses stemming from stock assessment models<sup>2</sup> (Fig. 4) that have strong hypotheses about the life history traits. It may have a strong impact and preclude to elicit the actual  $r$

**Fig. 4. Estimation of population growth rate from maximum annual reproductive rate**



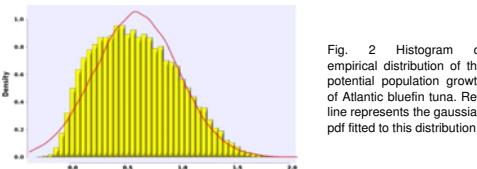
$r$  is strongly related to mortalities during early life stages and annual fecundity

This method is particularly relevant in the determination of  $r$  since it enables the combination of the different sources of information while accounting for uncertainties

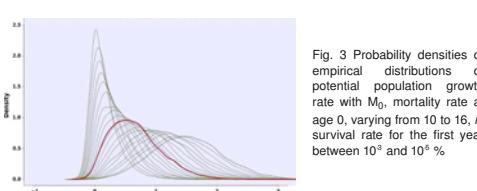
#### Results

- Median value 0.59 (sd=0.38; Fig. 2)
- Gaussian distribution with mean 0.61 and 62% CV

**Fig. 2 Histogram of empirical distribution of the potential population growth of Atlantic bluefin tuna. Red line represents the gaussian pdf fitted to this distribution**



**Fig. 3 Probability densities of empirical distributions of potential population growth rate with  $M_0$ , mortality rate at age 0, varying from 10 to 16, i.e survival rate for the first year between  $10^3$  and  $10^5$  %**



$r$  highly sensitive to mortality rate of young of the year (Fig. 3)

- Median value of  $r$  increases to 0.66 and 0.78 considering spawning every 2 years or every year respectively

**Conclusion & Future work**

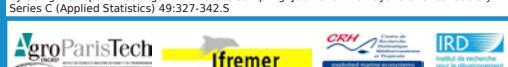
- The present analysis illustrates the crucial need for a better knowledge about the biology and the ecology of the earliest life stages and reproductive traits of BFT
- $r$  is a crucial parameter as it is used to determine the capacity of the population to support fisheries activities
- Management options are based on the population productivity (e.g. one of the criteria used by CITES to include a species in the list of endangered species) which is directly related to  $r$
- The value of  $r$  commonly used in simulations or modelling approaches (~0.3) is highly debatable as soon as we look in depth to its biological meaning
- Determine the predominant parameters that affect  $r$
- Use this distribution of  $r$  as a prior for a surplus biomass production model<sup>4</sup>

<sup>1</sup> McAllister MK, Pitcher EK, Babcock EA (2001) Using demographic methods to construct Bayesian prior for the intrinsic rate of increase in the Schaefer model: implications for stock rebuilding. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58:1871-1880.

<sup>2</sup> Mongel M, Brodziak J, DiNardo C (2009) Reproductive ecology and scientific inference of steepness: a fundamental metric of population dynamics and strategic fisheries management. Fish and Fisheries 999.

<sup>3</sup> Myers RA, Bowen KG, Barrowman NJ (1999) Maximum reproductive rate of fish at low population sizes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56:2404-2419.

<sup>4</sup> Milar RB, Meyer R (2000) Non-Linear State Space Modelling of Fisheries Biomass Dynamics by Using Metropolis-Hastings within-Gibbs Sampling. Journal of the Royal Statistical Society Series C (Applied Statistics) 49:327-342.



## B.2 Investigating the performances of a Bayesian biomass dynamic model with informative priors on Atlantic Bluefin tuna

Ces travaux ont été présentés au groupe de travail sur l'évaluation du stock de thon rouge Atlantique (ICCAT 2010). Ils constituent une réflexion préliminaire sur l'élicitation d'un prior informatif pour le taux de croissance de la population de thon rouge atlantique et présentent sa mise en œuvre dans un modèle globale appliqué au thon rouge de l'Atlantique.

# INVESTIGATING THE PERFORMANCES OF A BAYESIAN BIOMASS DYNAMIC MODEL WITH INFORMATIVE PRIORS ON ATLANTIC BLUEFIN TUNA

Simon M.<sup>1,2</sup>, Fromentin JM.<sup>2</sup>, Bonhommeau S.<sup>2</sup>, Gaertner D.<sup>3</sup>, Etienne MP.<sup>4</sup>

## SUMMARY

We examined the possibility of eliciting informative priors for the parameters of a biomass production model with emphasis on the intrinsic population growth rate of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*). We reviewed the literature to propose probability distribution functions for the vital rates and used a matrix population model structured by age (*Leslie*) to compute the population growth rate. A generalized biomass production model is applied on 2 CPUE and catch datasets (1976-1996 and 1976-2006) using informative priors. The population growth rate prior has a diffuse distribution and is very sensitive to young of the year mortality rate. Thus, we compared the performances of this prior with a commonly used prior for tunas population growth rate. We noticed satisfactory predicted CPUE for both series and priors. Therefore, the choice of relevant prior distributions for the biomass production model seems debatable for tunas.

---

<sup>1</sup> AgroParistech-ENGREF, 19 Avenue du Maine - 75732 PARIS CEDEX 15, France

<sup>2</sup> IFREMER UMR 212 EME (Exploited Marine Ecosystems), Centre de Recherche Halieutique Méditerranéenne et Tropical, Avenue Jean Monnet, BP 171, 34203 Sète cedex, France

<sup>3</sup> IRD UMR 212 EME (Exploited Marine Ecosystems), Centre de Recherche Halieutique Méditerranéenne et Tropical, Avenue Jean Monnet, BP 171, 34203 Sète cedex, France

<sup>4</sup> UMR AgroParistech-INRA 518 16 rue Claude Bernard, 75231 Paris Cedex 05, France

## INTRODUCTION

Bayesian state-space modelling framework has been widely applied for ecological studies and is now developing in a functional way for fisheries stock assessment. These models perform powerful inferences in particular because they account for both observation errors and process errors (Punt et Hilborn 1997). Estimations made in this context can be relatively imprecise and the use of informative priors can be a way to improve inference (McAllister et al. 2001). Besides, informative prior specification allows the incorporation of fisheries-independent information or fisheries information that is not used in standard stock assessment,. We present here an application of a generalized biomass dynamic model on the East Atlantic and Mediterranean bluefin tuna stock with peculiar attention on the prior specification of the parameter of the intrinsic population growth rate,  $r$ . Importantly, in Bayesian biomass dynamic models, informative prior distributions could be a way to circumvent standard problems, such as the correlation between parameters (especially  $r$  and  $K$ ), the “one-way-trip” (i.e. the fact that the CPUE do not display contrast) or the non-stability of catchability coefficients (due to hyper-depletion / hyper-stability).

Our objectives are thus: (*i*) to carry out a deep investigation in the literature to propose an informative prior for the population growth rate of the East Atlantic and Mediterranean bluefin tuna stock, and to explore the possibilities of using this prior in a biomass (*ii*) to evaluate the performances of a biomass dynamic model, within a Bayesian state-space framework, to assess this stock.

## MATERIAL AND METHODS

### Data series

Because biomass dynamics model cannot reflect of recruitment or juveniles stages, we used two sets of abundance index :

- Standardized CPUE index combined for the Spanish and Moroccan traps from 1981 to 2006.
- Standardized CPUE index for the Japanese longline fleet from 1976 to 2006.  
(SCRS/2008/103)

These CPUE have been calculated from nominals CPUE expressed in number of fish. As standardized CPUE index in biomass are not available, we chose to use these data, as a first approximation, assuming that trend in number of fish and biomass remain similar. However, this assumption will have to be relaxed in future applications.

Initially the model is fitted on inflated total catch for East Atlantic bluefin tuna (1976-2006). Considering the uncertainties in the catches and to verify the consistency of the model, we also applied the model on a shorter time series of catch and CPUE (i.e. 1976-1996) to avoid the last decade during most of the uncertainties took place (ICCAT 2005; 2009).

## Bayesian state-space model

We applied a generalized biomass dynamic model (Pella & Tomlinson) formulated as a state-space model in a Bayesian framework (Meyer et Millar 1999)

### *Process equation*

$$B(t+1) = (B(t) + r \cdot B(t) \left(1 - \left(\frac{B(t)}{K}\right)^{m-1} - C(t)\right) e^{\varepsilon(t)}) \quad \varepsilon(t) \sim N(0, \sigma_\varepsilon^2) \quad [1]$$

$r$  is the intrinsic population growth rate,  $K$  the carrying capacity and  $m$  the shape parameter.  $\varepsilon(t)$ , process error at time  $t$ , is due to demographic variability. We assumed that errors are multiplicative, independent and identically distributed.

### *Initialization*

The initial state of the stock is proportional to carrying capacity . Assuming contrasting stock status in 1976, we tested 2 values for  $\alpha$  : whether initial biomass is 90% or 50% of carrying capacity.

### *Observation equation*

The observation process connects the state process [1] to CPUE. We assumed CPUE of fleet  $i$  at time  $t$ ,  $I_i^{obs}(t)$ , is proportional to the biomass.

$$I_i^{obs}(t) = q_i \cdot B(t) \cdot e^{\tau_i(t)} \quad \tau_i(t) \sim N(0, \sigma_{\tau,i}^2) \quad [2]$$

$q_i$  is the catchability for fleet  $i$ .  $\tau_i(t)$  is the observation error at time  $t$  (due to measurement errors or change in fish catchability).  $\sigma_{\tau,i}^2$  is variance of observation error for fleet  $i$

The Bayesian inference was achieved using JAGS 2.1.0 software; which implement the Gibbs algorithm to obtain samples of the posterior distributions of variables of interest (<http://www-fis.iarc.fr/~martyn/software/jags/>). Monte-Carlo Markov chains were analysed with R and rjags package and convergence diagnostics were realized using Gelman-Rubin diagram (<http://cran.r-project.org/web/packages/rjags/index.html>).

## Prior distributions

### Non-informative priors

Because of lack of information and data, non-informative priors were used for catchability coefficients, observation error variance and process error variance. Following Meyer and Millar (1999), we used inverse gamma prior for  $\sigma^2_\tau$  and  $\sigma^2_\epsilon$  and a uniform prior on  $\log(q_i)$ . Priors are reported in **Table 1**

Parameters	prior
r	Normal(0.60; 0.37)
	Lognormal(-1.38,0.51)
K	Normal (347815.98, 104344)
m	Uniform (1.1 , 3.5)
$\sigma^2_\epsilon$	InverseGamma( 0.01 , 0.01 )
$q_i$	$\log(q_i) \sim \text{Uniform}(\log(10^{-6}), \log(10^{-1}))$
$\sigma^2_{\tau,i}$	InverseGamma( 0.01 , 0.01 )

**Table 1** : Priors distribution

### Shape parameter

We used for  $m$  a uniform prior with 1.1 as lower bound and 3.5 upper bound. Because,  $m > 2$  makes little (unclear) sense, we also constrained this parameter to be equal to :  $m=1.1$  ,  $m=1.5$  and  $m=2$  within 3 scenarios.

### Carrying capacity

Prior distribution for carrying capacity was simply assumed to follow a Gaussian distribution with mean equal to the maximum biomass estimated by VPA with 30% of CV. This correspond to the estimated biomass in 1958 of 347816 tons (with a SSB of 323776 tons).

### Intrinsic population growth rate

To build an informative prior of  $r$ , we used a demographic approach proposed by Mc Allister et al (2001). We chose to work with Leslie matrix model. This model is based on two equations

- The survival equation  $N_{i+1,t+1} = N_{i,t} \cdot S_i$   $N_i$ ,  $t$  is the number of age  $i$  individuals at time

t, and  $S_i$  the survival rate from age i to age i+1.

- The reproduction equation  $N_{0,t+1} = \sum_{i=0}^A N_{i,t} \cdot m_i$  the number of age 0 individuals depends on  $m_i$  : average number of age zero individuals produced by an individual of age i.

As matrix form, the model is written  $[N_i]_{t+1} = L \cdot [N_i]_t$  with  $[N_i]$ , is the vector of numbers of individuals in age group i at time t and L is the Leslie matrix of the form:

$$\begin{bmatrix} m_0 & m_i & m_A & 0 \\ S_0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & S_i & .. & 0 \\ 0 & 0 & S_A & 0 \end{bmatrix}$$

This matrix is constant over time, we can write  $[N_i]_{t+n} = L^n \cdot [N_i]_t$ . The matrix coefficients are all positive, it can be shown that the contribution of each age group in total population stabilize and that the rate of population growth is  $r = \ln(\lambda)$  with  $\lambda$  first eigen value of matrix L. From the first eigen value computed for 20000 Leslie population matrices, we obtained an empirical distribution of the intrinsic growth rate of the population and a probability density function is fitted.

To do so, available information in the literature on various parameters of reproductive biology and life history traits of bluefin tuna was collected to perform the probability distribution functions (pdf) of each parameter of interest, taking into account knowledge and uncertainties on their distributions (Table 2). 20000 vectors were randomly drawn to calculate the different components of Leslie population matrices, i.e., **annual survival rate at age i**  $S_i$  (age 1 to age 35), **survival of age 0**  $S_0$  (young-of the year), and **expected number of female produced per spawner**  $m_i$ , respectively.

SCRS/2010/105

Sr	sex-ratio	$Sr=0.5$
$f_x$	Annual fecundity at age x (oocytes)	$f_x = bf \cdot \frac{T}{F} \cdot W_x$
$W_x$	Weight at age x (g)	$W_x = 2.95 \cdot 10^{-5} \cdot L_x^{2.8989}$
$L_x$	Fork length at age x (cm)	$L_x \sim N(\mu_{Lx}, \sigma_{Lx})$
$bf$	Batch fecundity (oocytes.g <sup>-1</sup> )	$bf \sim N(\mu_{bf}, \sigma_{bf}) \quad \mu_{bf}=61.44 \quad \sigma_{bf}=48$
$F$	Interspawning interval (day)	$F=1.2$
$T$	Time on spawning ground (day)	$T \sim N(\mu_T, \sigma_T) \quad \mu_T=14 \quad \sigma_T=4$
$O_x$	Maturity rate at age x	$O_x = [0, 0, 0, 0.5, 1, 1, 1, \dots, 1, 1]$
$M_0$	Mortality rate at age 0 (year <sup>-1</sup> )	$M_0 = M_{Hr} + M_y$
$M_{Hr}$	Mortality at hatching rate	$M_{Hr} = \log(100/Hr) \quad Hr \sim N(\mu_{Hr}, \sigma_{Hr}) \quad \mu_{Hr}=47.65 \quad \sigma_{Hr}=4.765$
$M_{larv}$	Accumulated mortality from hatching to 180 days after hatching	$M_y = \sum_{j=0}^{180} Md_j$
$Md_j$	Daily mortality rate from 0 to 180 days after hatching (day <sup>-1</sup> )	<p>if <math>w_d(j) &lt; 0.00504</math> <math>\log(Md_j) = \alpha + \beta \cdot \log(w_d(j)) + Z_\sigma</math> with <math>Z_\sigma \sim N(0, \sigma)</math> <math>\alpha=\log(2.2 \cdot 10^{-4})</math> <math>\beta=-0.85</math> <math>\sigma=0.800429</math></p> <p>if <math>w_d(j) &lt; 0.00504</math> <math>\log(Md_j) = \alpha' + \beta' \cdot \log(w_d(j)) + Z_{\sigma'}</math> with <math>Z_{\sigma'} \sim N(0, \sigma')</math> <math>\alpha'=\log(5.26 \cdot 10^{-3})</math> <math>\beta'=-0.25</math> <math>\sigma'=</math></p>
$w_d(j)$	Individual dry weight j days after hatching (g)	$j=0 \text{ et } j=1 \quad w_d(j) = 22 \cdot 10^{-6}$ $2 < j < 20 \quad w_d(j) = 0.0126 * j^{1.851}$ $20 < j < 60 \quad w_d(j) = w_d(20) \cdot e^{(k_1 * j)}$ $61 < j < 180 \quad w_d(j) = W_{juv}(j) \cdot (1 - h_f)$
$k$	Exponential growth scaling factor	$k=0.2085992$
$h_f$	Hydratation factor for juveniles	$h_f=0.85$
$W_{juv}(j)$	Juvenile wet weight j days after hatching (g)	$W_{juv}(j) \sim N(w_{juv}(j), 0.1 w_{juv}(j))$ $w_{juv}(j) = 1.92 \cdot 10^{-6} \cdot fl(j)^{3.39}$
$fl(j)$	Juvenile fork length j days after hatching (mm)	$fl(j) = 41.20 + 2.37 \cdot j$
$M_x$	Natural mortality rate at from age 1 to A (year <sup>-1</sup> )	$M_x = M_u \cdot W_x^b$
$M_u$	Mortality rate at unit weight (an <sup>-1</sup> )	$M_u \sim N(\mu_{Mu}, \sigma_{Mu}) \quad \mu_{Mu}=3.13 \quad \sigma_{Mu}=0.2$
$b$	Allometric scaling factor	$b \sim N(\mu_b, \sigma_b) \quad \mu_b=-0.309 \quad \sigma_b=0.027$

**Table 2 :** Parameters and pdf used for intrinsic population growth rate informative prior

### Expected number of female produced per spawner

$m_x$  is the mean number of age 0 female (eggs) produced per a age-x female. It is the product of the **sex-ratio sr**, the **annual fecundity  $f_x$** , and the **rate of mature female at age x  $O_x$** .

$$m_x = sr \cdot f_x \cdot O_x$$

#### Sex-ratio

We considered  $sr = 0.5$

#### Annual fecundity

$f_x$  is the annual fecundity in number of oocytes per year

$$f_x = N_b \cdot bf \cdot W_x = \frac{T}{Ii} \cdot bf \cdot W_x$$

$N_b$  is the number of batches per year which is deduced from the time spent on a spawning ground  $T$  and the time interval between 2 batch  $Ii$ .  $bf$  is the relative batch fecundity (i.e. the number of oocytes expelled per grammes of body).  $W_x$  is the mean weight of an age-x female during spawning.

**Spawning periodicity :** Archival tagging reveals various migratory patterns, with matures individuals absent of spawning ground during reproductive events (Galuardi et al. 2010; Fromentin et Powers 2005). In addition to that, non stimulated spawning can not be obtained in captivity Lioka et al. (2000) We test 3 hypothesis for spawning periodicity : every year, every 2 years and every 3 years by divided the total fecundity by 2 or 3.

**Relative batch fecundity :** We examined previous studies and data on the fecundity of bluefin and other tunas : (Rodriguez-Roda 1967) (Baglin 1976) (Schaefer 2001) (Farley et Davis 1998), (Schaefer et al. 2005) (Medina et al. 2002) (Itano 2000) (Medina et al. 2007). After interactions with fish biologists, we finally retained the most recent works of Medina et al 2002 and 2007. We used values of batch fecundity given in these studies for 2 samples ( $n=24$  and  $n=48$ ). A Gaussian distribution  $N(\mu_{bf}, \sigma_{bf})$  is fitted, we obtained  $\mu_{bf}=61.44$  and  $\sigma_{bf}=48$

**Spawning frequency :** Spawning frequency is generally estimated from the observation of post-ovulatory follicles. Despite uncertainties on the length of the regression period, one can deduced the inter-spawning interval from the number of mature females presenting this type of follicles. **Table 2** provides estimation of inter-spawning interval for 6 species of tunas. For bluefin this period is probably around 1.2 (Medina et al 2007).

<i>Species</i>	<i>Number of days</i>
<i>Katsuwonis pelamis</i>	1.18
<i>Thunnus albacares</i>	1.52
<i>Thunnus maccoyii</i>	1.1
<i>Thunnus obsesus</i>	1.09
<i>Thunnus orientalis</i>	3.3
<i>Thunnus thynnus</i>	1.2

**Table 3 :** Average interval between spawning for various tuna (Tiews 1963) (Schaefer et al 2005)

**Duration of spawning process :** Direct observations throw archival tagging tend to reveal that a spawner may stay for 2 weeks on a spawning ground (Block et Stevens 2001). We then considered a reasonable value of 14 days with 90% of probability that this value stays between 7 and 21. This correspond approximately to a normal probability function  $N(\mu_T, \sigma_T)$  with  $\mu_T = 14$  et  $\sigma_T = 4$

#### *Length growth and length-weight conversion factors*

Because the growth curve proposed by Restrepo et al (2009) is very close to this of Cort (1991) and because we wanted weight-at-age for fish > 20 yrs, we used the mean length at age and standard deviation predicted by Restrepo et al. (2009) .. Values drawn from those distributions are converted in weight with the conversion factors used for East Atlantic bluefin.

$$W_x = 2.95 \cdot 10^{-5} \cdot L_x^{2.8989} \quad \& \quad L_x \sim N(\mu_x, \sigma_x)$$

#### *Maturity rate*

Histological observation of ovaries associated with the count of translucent zones on the ray of the first dorsal fin showed that median sexual maturity is reached at 103.6 cm FL. (see Corriero et al. 2003 based on a sample of 501 BFT females from the western and central Mediterranean). We considered for our study that half of the females are mature at 4 years-old and that there are all spawner after.

### **Survival rates and natural mortalities**

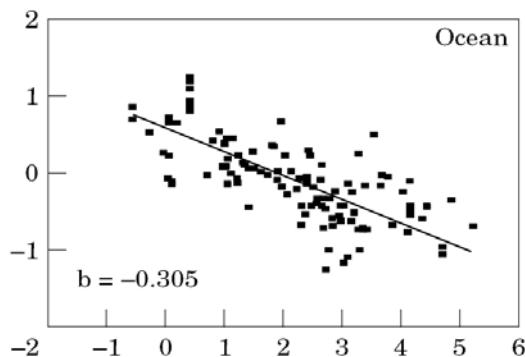
#### *Natural mortalities after the first year*

Various works investigated some empirical relationships between natural mortalities of adults/ juveniles and growth in length/weight (see McGurk 1986) (Lorenzen 1996),

(Andersen et Beyer 2006) (McCoy et Gillooly 2008) (Gislason et al. 2008). We choose to refer to the simple relationship proposed by Lorenzen et al (1996).

$$M_w = M_u W^b$$

$M_w$  is the natural mortality rate at weight  $W$ ,  $M_u$  is the natural mortality per unit of weight et  $b$  is the allometric scaling factor. This relationship has been adjusted to data concerning 269 fish populations (adults et juveniles) frequenting temperate ecosystems.



**Fig 1 :** Data and empirical relationship between  $\log(M)$  y-axis &  $\log(W)$  x-axis in Lorenzen et al 1996

#### *Natural mortality during the first year*

Mortality process operating from fecundation to the end of the first year is known to be very high and to mostly determine the recruitment success of a given cohort (e.g. Hjort 1926). We worked specifically on a distribution for mortality/survival rate of young-of the year. We considered that the age 0 corresponds to the first six months of live (from birth to end of December). The mortality rate  $M_0$  is the sum of two terms :  $M_{Hr}$ , mortality rate due to hatching rate and  $M_y$ , mortality of the early stages (larvae and then juveniles)

$$M_0 = M_{Hr} + M_y$$

Hatching rate : For *Thunnus thynnus*, (Lioka et al. 2000) indicate hatching rates of 83.3% and 88.2%, with respectively 57% and 38.3% qualified as “normal hatching”. (Margulies et al. 2007) observed a mean hatching rate of 83% (standard deviation 14.7%) on *Thunnus albacares* but did not give information about larvae viability. We retained Lioka et al. results and proposed to considerer that  $Hr$  have a Gaussian distribution with mean  $\mu_{Hr} = 47.65$  and a coefficient of variation of 10%.  $M_{Hr}$  is given by :

$$M_{Hr} = \log\left(\frac{100}{Hr}\right) \quad \text{with} \quad Hr \sim N(\mu_{Hr}, 0.1\mu_{Hr})$$

Daily mortality rate of larvae : Total mortality between hatching and the end of age 0 is split into daily mortality rate  $Md_x$ . In the same way as the mortality rate of adult, an empirical relationship was established between the daily mortality rate of larvae and their dry weight  $w_d$  (Peterson et Wroblewski 1984) (McGurk 1986) :

$$Md = 2.2 \cdot 10^{-4} w_d^{-0.85} \quad 5 \cdot 10^{-5} \text{ g} < w_d < 7 \cdot 10^{-3} \text{ g}$$

$$Md = 5.26 \cdot 10^{-3} w_d^{-0.25} \quad 1.9 \text{ g} < w_d < 1.4 \cdot 10^{14} \text{ g}$$

We used these relationships to predict an "average" daily mortality of the larvae and juveniles from hatching until 180 days after hatching. To estimate the variance around the average mortality rate, we applied (Mangel et al. 2009) relationships on McGurk's data, i.e

$$\log(Md_x) = \alpha + \beta \cdot \log(w_d(x)) + Z_{\sigma} \quad \text{with } Z_{\sigma} \sim N(0, \sigma) \quad \text{for } w_d < 0.00504 \text{ g}$$

$$\log(Md_x) = \alpha' + \beta' \cdot \log(w_d(x)) + Z_{\sigma'} \quad \text{with } Z_{\sigma'} \sim N(0, \sigma') \quad \text{for } w_d > 0.00504 \text{ g}$$

The cumulated mortality upon this period is :  $M_y = \sum_{x=0}^{180} Md_x$

Moreover, several observation of mortality/survival rates have been achieved in the field and during larval rearing. Compilation of the values found in the literature are presented in **Table 4**.

Reference	Species	Age in days	Mortality ( $\text{day}^{-1}$ )
Scott et al 1993	T. thynnus	de 3 à 10	0,2
Lang et al 1994	T. albacares	de 3 à 14	0,16 (July) 0,41 (September)
Davies et al 1991	T. maccoyii	11	0,68
		12	0,97
Satoh et al 2008	T. orientalis	5	1,66
		6	2,41
		7	2,75
		8	0,06
		9	1,74
		10	NA
		11	1,52
		12	1,52

**Table 4** : Different Daily mortality rates observed in the field.

To finalise this estimations, we however need to know the daily growth in weight from 0 to 180 days. For *Thunnus albacares*, the duration of the yolk sac stage (immediately after hatching) is 56 to 65 hours, the dry weight of larvae at this moment was at 22. 10-6 g (Margulies et al. 2007). We used a growth curve in weight determined for BFT larvae aged 2-20 days from a sample of 157 individuals collected in the wild (Balearic Islands) (Garcia et al. 2006). We assumed that growth in weight is exponential until 60 days after hatching.

$$\begin{aligned} j=0 \text{ et } j=1 & \quad w_d(j) = 22 \cdot 10^{-6} \\ 2 < j < 20 & \quad w_d(j) = 0.0126 * j^{1.851} \\ 20 < j < 60 & \quad w_d(j) = w_d(20) \cdot e^{(k_1 * j)} \end{aligned}$$

$k_1$  is calculated as  $w_d(60)$  reaches a dry weight determined from the growth curve used for juveniles with a hydration coefficient of 85%. (Mangel et al. 2009)

$$60 < j < 180 \quad w_d(j) = W_{juv}(j) \cdot (1 - h_f)$$

Between 60 and 180 days after hatching, length growth and the average weights of individuals were calculated using a relationship derived from otolith readings on individuals between 600 and 1000 grams (La Mesa et al. 2005) on bluefin tuna. The variability between individuals was taken into account by assuming that the weight is distributed according to a normal with a coefficient of variation of 0.1.

$$\begin{aligned} W_{juv}(j) &\sim N(w_{juv}(j), 0.1 w_{juv}(j)) \\ \text{with } w_{juv}(j) &= 1.92 \cdot 10^{-6} \cdot fl(j)^{3.39} \quad \& \quad fl(j) = 41.20 + 2.37 \cdot j \end{aligned}$$

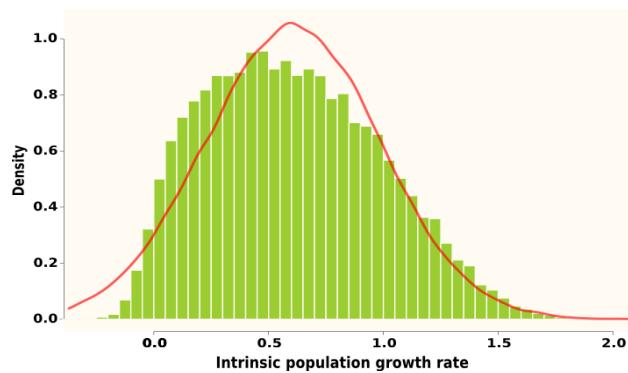
$W_{juv}$  weight of a juvenile (g)  
 $fl(y)$  fork length y days after hatching (mm)  
 $j$  age in days

Because this demographic approach that induced an extensive literature survey led to unexpected outputs (see Results section), we also used another prior of  $r$  based on the outputs of a meta-analysis of the maximum reproductive rate of scombrids species (or tuna???) performed by Myers et al (1999). In this case, the prior is a lognormal distribution function with a mean of -1.38 and a standard deviation of 0.51 on a log scale. This correspond to 0.13 and 0.48 as 10 and 90% quantiles and a mean of 0.29.

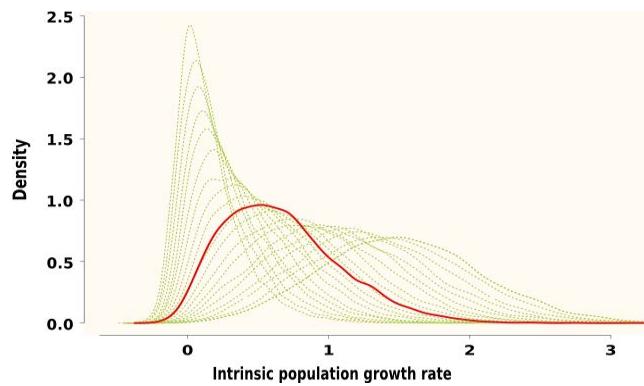
## RESULTS

### **Prior distribution for population growth rate**

Assuming a reproductive event every 3 years, the median of the population growth rate was 0.59 (0.38 for standard deviation), i.e. a fitted density function of a Gaussian distribution with a mean at 0.61 and a 62% CV (**Fig. 2**).



**Fig. 2.** Histogram of empirical distribution of the potential population growth of Atlantic bluefin tuna. red line represents the gaussian pdf fitted to this distribution



**Fig. 3.** Probability densities of empirical distributions of potential population growth rate with  $M_0$ , mortality rate at age 0, varying from 10 to 16, *i.e.* survival rate for the first year between  $10^{-3}$  and  $10^{-5}\%$ .

The median of the population growth rate increased respectively to 0.66 and 0.78 when considering spawning every 2 year or every year. According to previous studies on

scombrids and expert knowledge, the median of this distribution is high, but the distribution of  $r$  was also highly sensitive to mortality rate of one-year old fish (*ie.*  $M_0$ , see **Fig. 3**). Nevertheless, we considered the distribution shown in Figure 2 as a prior distribution for the population growth rate of ABFT. The objective is to realize the compatibility of such a prior with the abundance indices and catch observed.

### ***Convergence***

For runs on long time series (1976-2006), we first tested 2 priors for  $r$  i.e.  $r \sim \text{Normal}(0.60, 0.37)$  &  $r \sim \text{Lognormal}(-1.38, 0.51)$  (Millar & Meyer's prior). MCMC chains achieve stationary distribution after 80000 iterations except for  $\alpha=0.5$  and  $m = 1.1$ .

	Model II $r \sim \text{Normal}(0.60, 0.37)$		Model I $r \sim \text{Lognormal}(-1.38, 0.51)$	
	$\alpha=0.9$	$\alpha=0.5$	$\alpha=0.9$	$\alpha=0.5$
$m \sim \text{Uniform}(1.1, 3.5)$				
$m = 2$				
$m = 1.5$				
$m = 1.1$				

**Table 5** : Convergence diagnostics after 80000 iterations for runs on long time series (1976-2006). Shaded cells indicate runs for which chains stationary distribution is not achieved

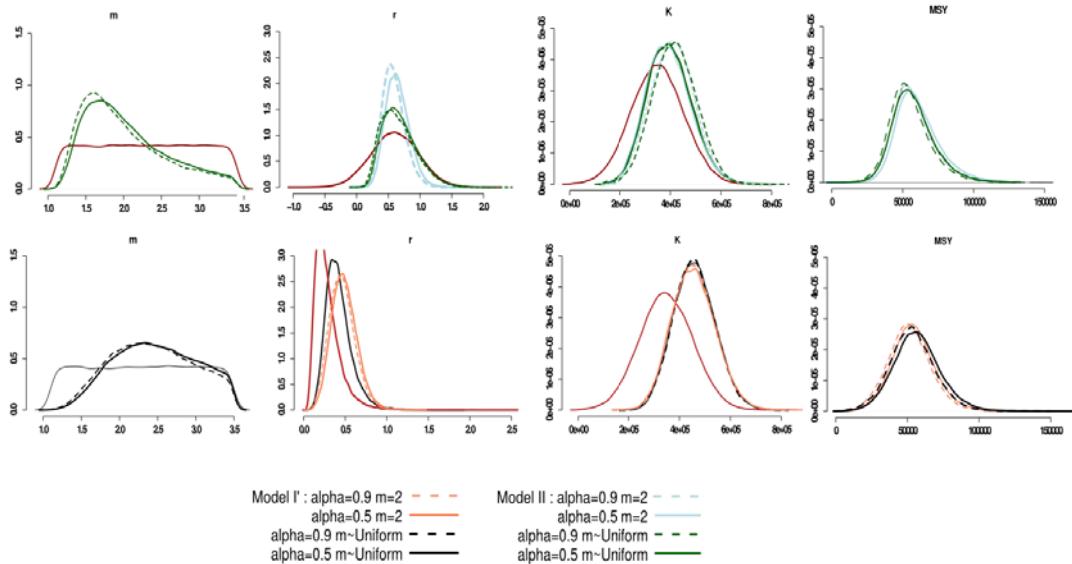
For runs on short time series (1976 to 1996) we used the same sets of priors and tested 2 possibilities for  $m=2$  &  $m \sim \text{Uniform}$ . Stationary distribution is achieved after 80000 iterations for all set of parameters.

### ***Demographic parameters posterior distributions***

For runs on long time series, median values of  $r$  posterior distribution are over 0.4 for model I' -  $r \sim \text{Normal}(0.35, 0.2)$  - & around 0.6 for model II -  $r \sim \text{Normal}(0.60, 0.37)$  - (**Table 7 & Fig 3**).  $K$  posterior distributions shift to the right of prior distributions with a median value around 400000 tonnes. With a higher population growth rate (model II)  $m$  values are below 2. If we use *a priori* a lower value for the population growth rate, the median of the distribution shape parameter takes values greater than 2.

Model II $r \sim \text{Normal}(0.60, 0.37)$				Model I $r \sim \text{Lognormal}(-1.38, 0.51)$					
m med	$m=2, \alpha=0.9$	$m=2, \alpha=0.5$	$m \sim \text{Unif}, \alpha=0.9$	$m \sim \text{Unif}, \alpha=0.5$	m med	$m=2, \alpha=0.9$	$m=2, \alpha=0.5$	$m \sim \text{Unif}, \alpha=0.9$	$m \sim \text{Unif}, \alpha=0.5$
m sd			1,8	1,93				2,41	2,46
r med	0.64	0.67	0.69	0.68	0.45	0.48	0.38	0.40	
r sd	0.17	0.17	0.27	0.27	0.15	0.15	0.16	0.16	
K med	400500	397000	405200	411300	454000	453200	455800	457600	
K sd	86200	84800	86900	85300	84500	85800	82100	82000	

**Table 7 :** median and standard deviation of posterior distributions of parameters of interest estimated by model I and model II for runs on long time series (1976-2006)



**Figure 4 :** Posterior density and prior density (dark red) for runs on time series 1976-2006 with model II and model I

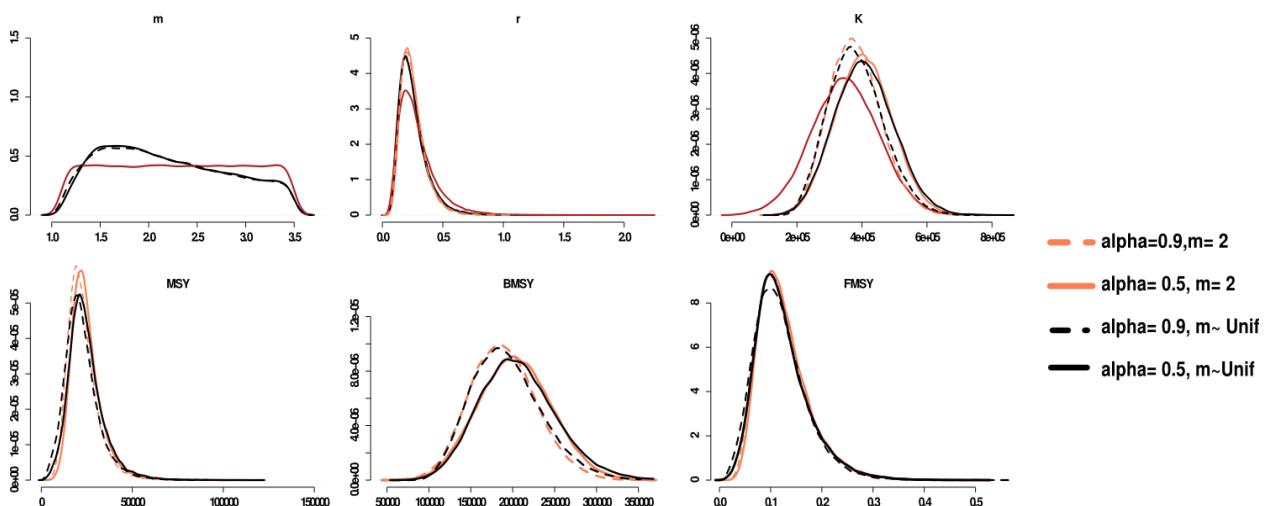
These values are sensibly different if the last 10 years are not considered in the time series (**Table 8 & Fig 5**). With model I' median values of  $r$  remain around 0.3. The posterior distribution of  $K$  in this case is shifted to the right (median value of around 320 000 tons). Finally, the posterior distribution of the shape parameter indicates that the most probable values fall to 1.5.

Consideration of shorter time series (until 1996) leads to estimate lower values for the parameters  $r$ ,  $K$  & MSY. The time series of catches between 1996 and 2006 has a strong

influence on our results.

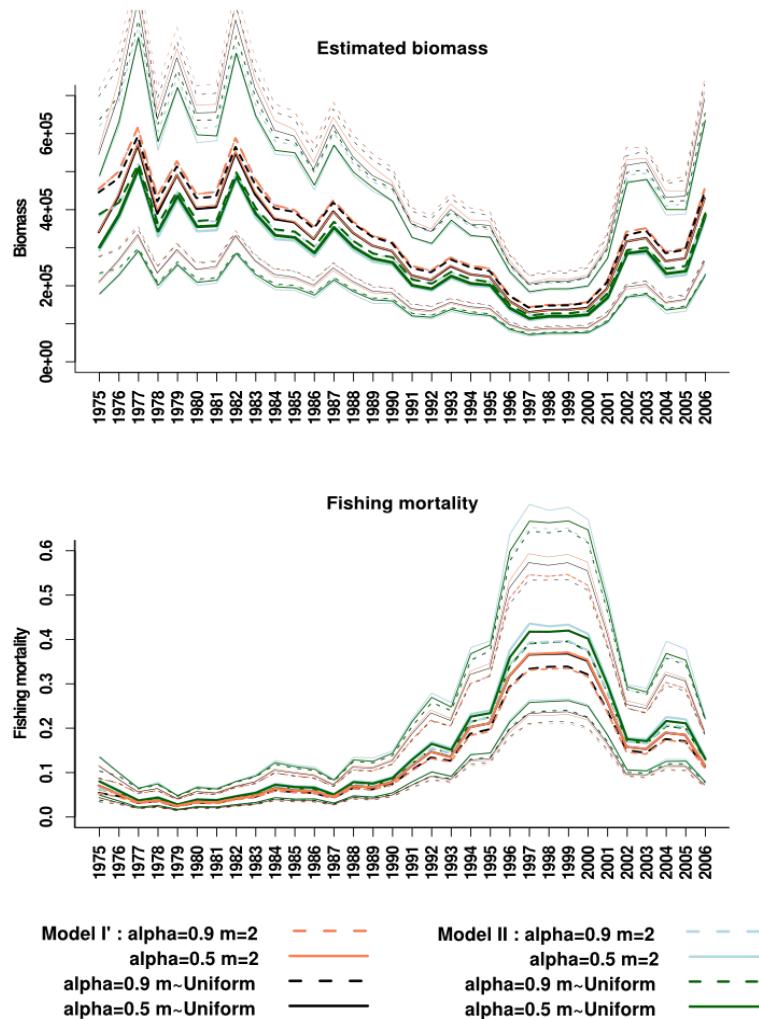
	Model II Normal( 0.60,0.37)				Model I $r \sim \text{Lognormal}( -1.38,0.51)$			
	$m=2 \alpha=0.9$	$m=2 \alpha=0.5$	$m \sim \text{Unif}, \alpha=0.9$	$m \sim \text{Unif}, \alpha=0.5$	$m=2, \alpha=0.9$	$m=2, \alpha=0.5$	$m \sim \text{Unif}, \alpha=0.9$	$m \sim \text{Unif}, \alpha=0.5$
$m \text{ med}$			1,64	1,63			2,11	2,12
$m \text{ sd}$			0,62	0,63			0,64	0,63
$r \text{ med}$	0,34	0,52	0,42	0,45	0,23	0,29	0,23	0,23
$r \text{ sd}$	0,20	0,25	0,29	0,28	0,10	0,13	0,12	0,12
$K \text{ med}$	341058,67	341621,99	368433,21	374968,67	374656,32	393850,79	377509,59	405150,11
$K \text{ sd}$	94238,45	90305,13	87264,79	95751,12	79595,01	74534,76	84017,46	91160,23
MSY med	26796,12	24969,40	23593,30	25360,99	21272,96	16964,76	20920,33	23018,00
MSY sd	14650,08	11275,32	13408,21	12445,26	8285,60	6698,63	9448,06	9904,63
BMSY med	170529,34	151832,00	170574,30	172893,90	187328,16	175044,80	189541,50	203655,22
BMSY sd	47119,22	40135,61	44432,47	46586,05	39797,50	33126,56	42429,84	46001,92
FMSY med	0,17	0,17	0,14	0,15	0,12	0,10	0,11	0,11
FMSY sd	0,10	0,08	0,08	0,09	0,05	0,04	0,05	0,05

**Table 8** : median and standard deviation of parameters of interest for runs on short time series (1976-1996)

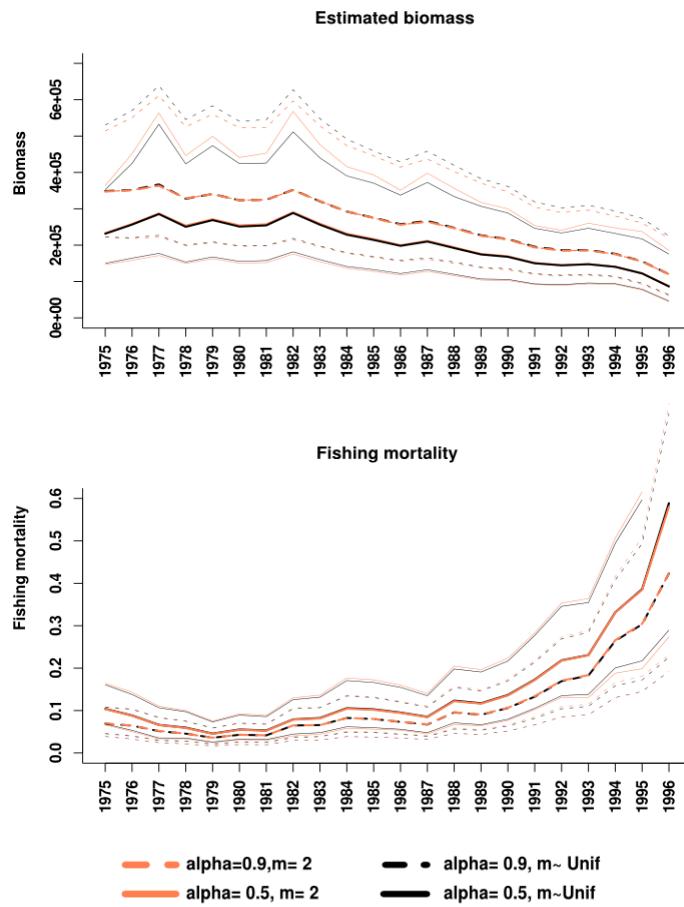


**Figure 5** : Posterior and prior densities (dark red) for runs on time series 1976-1996 with model I

**Fitted values and stock status**



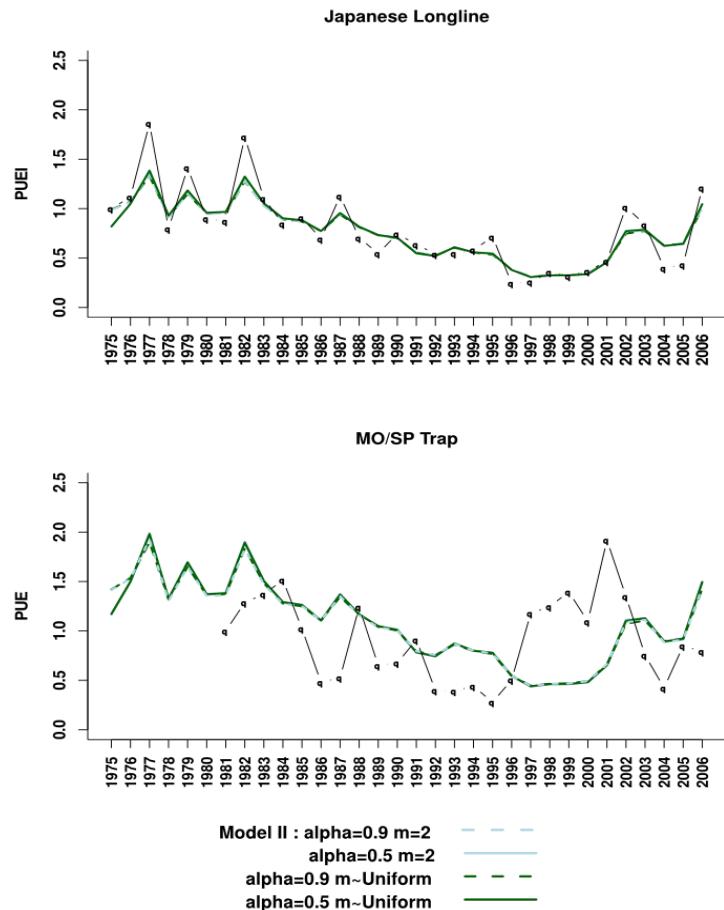
**Fig. 6 :** median values and quantiles 5 and 95% of the posterior distribution of estimated biomass and fishing mortality for rune on the period 1976-2006



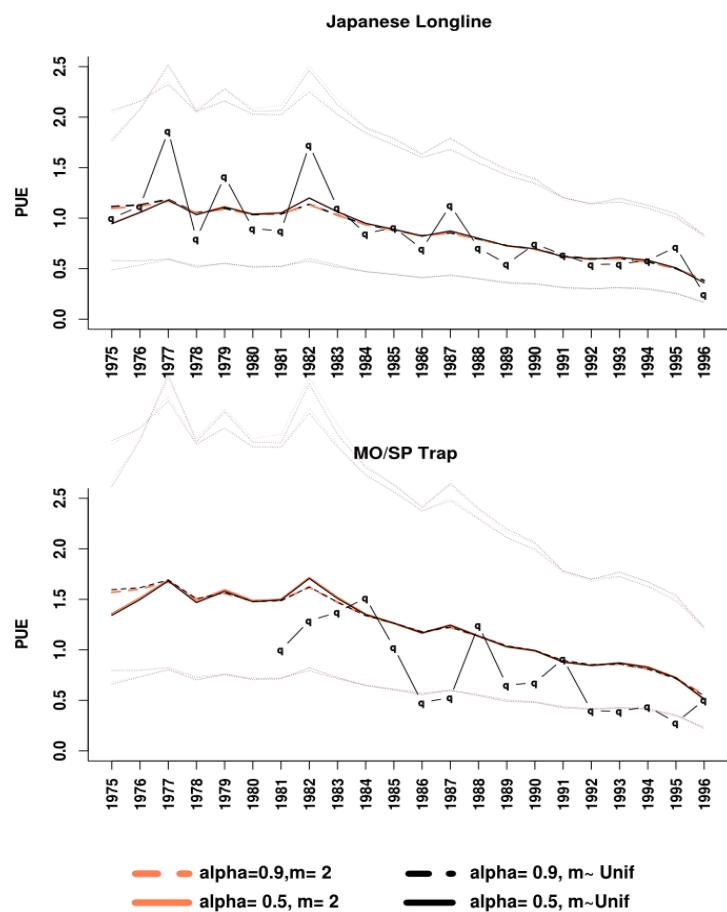
**Fig 7 :** median values and quantiles 5 and 95% of the posterior distribution of estimated biomass for the period 1976-1996

The biomass estimated by the model from the long time series are larger than those estimated from shorter time series (1976-1996). Therefore, if we chose the example of 1996 estimated fishing mortality is 2-3 times higher if one considers the estimates made on the shortened time series

The CPUE predicted by the model are somewhat satisfactory for both series, as the model is able to track the main trends. However, the predicted CPUE are unable to reproduce the year-to-year signal (as the VPA) and the 95% confidence intervals are very large for both series, indicating large uncertainties. (**Fig 8 & 9**)



**Fig 8 :** Observed and fitted CPUE distribution (median, 5 & 95% quantiles) for Japanese longline and Moroccan/ Spanish trap for the period 1976-2006.



**Fig 9 :** Observed and fitted CPUE distribution (median, 5 & 95% quantiles) for Japanese longline and Moroccan/ Spanish trap for the period 1976-1996.

## DISCUSSION

- *Eliciting prior*

In bayesian dynamic model,  $r$  is often derived from statistical analyses or meta-analyses stemming from stock assessment models (see e.g. Meyer and Millar 1999). However, such an approach tends to move the hidden assumptions into the building of the prior. For instance, the meta-analysis on  $r$  performed by Myers et al. (1998) assumed that the stock-recruitment relationships of the studied stocks are known or can be inferred from the data... The value of  $r$  commonly used in simulations or modelling approaches for **large pelagic fish is ~0.3**. However, this value is **highly debatable as soon as we look in depth the biological or the modelling assumptions** that are made. Therefore, we chose to build a prior of  $r$  based on using all the biological information available. Unfortunately, the outputs appear unrealistic as bluefin tuna would have a higher growth rate than commonly assumed for anchovy... **Actually the problem totally relies on the uncertainty about  $M_0$  (which is true for all the fish species)** and which is not solved in Mangel et al. (2009)'s approach. A way to circumvent this problem would have been to postulate a stock-recruitment relationship, so that we would not have to estimate  $M_0$ . Unfortunately, this remedy does not look better in the case of EBFT.

- *Convergence*

For runs on long time series, our results tend to indicate an **incompatibility between the prior distributions of the population growth rate, some values of m (the shape parameter) and the 1976-2006 CPUE data**. Indeed, a relatively **low population growth rate (0.3) and m = 1.1 did not allow the model to converge**.

- *Short time series (1976-1996) versus long time series (1976-2006)*

Running the model on a shorter time series confirm the problem of compatibility between CPUE and catch data with the priors on  $r$ ,  $m$  and  $K$ . In the case of shorter time series, we find more “reasonable” (i.e. expected) posterior distributions of the  $r$

The **diagnosis in 1996** led to believe that **the stock is strongly overfished** and that a major reduction in catches is needed. However, **this is in contradiction with the high catch levels between 1996 and 2006** (between 30,000 tonnes to 40,000 for non-inflated catch and between 40,000 and 50,000 tonnes for inflated catch) because, as we said, this **parametrisation of the biomass dynamic model cannot handle these high catch**

**volume. The only way of the model to deal with these catches is to estimate large values of r and K** (and thus high  $B_{msy}$ ), probably because the CPUE series did not display any strong contrast. Although these gears target approximately the same age classes, their signals are not similar and this probably makes problem for the estimation of the parameters of the biomass dynamics models. The traps catch tuna during their migration while the long-line target a mix of individuals (*ie* potentially migratory and resident individuals in feeding areas). It is also not excluded that the standardization of CPUE traps should involve oceanographic conditions that may affect the migration routes of tuna to reflect the size of the migrant stock.

## References

- Andersen KH, Beyer JE (2006) Asymptotic Size Determines Species Abundance in the Marine Size Spectrum. *The American Naturalist* 168:54-61.
- Baglin RE (1976) A preliminary study of the gonadal development and fecundity of the western Atlantic bluefin tuna. *ICCAT Col. Vol. Sci. Pap* 5:279–289.
- Block BA, Stevens ED (2001) Tuna: physiology, ecology, and evolution. Academic Pr.
- Corriero A, Desantis S, Deflorio M, Accone F, Bridges CR, Serna JMDL, Megalofonou P, Metrio GD (2003) Histological investigation on the ovarian cycle of the bluefin tuna in the western and central Mediterranean. *Journal of Fish Biology* 63:108-119.
- Farley JH, Davis TL (1998) Reproductive dynamics of southern bluefin tuna, *Thunnus maccoyii*. *Fishery Bulletin* 96:223–236.
- Fromentin J, Powers JE (2005) Atlantic bluefin tuna: population dynamics, ecology, fisheries and management. *Fish and Fisheries* 6:281-306.
- Garcia A, Cortés D, Ramirez T, Fehri-Bedoui R, Alemany F, Rodríguez JM, Carpéná Á, Álvarez JP (2006) First data on growth and nucleic acid and protein content of field-captured Mediterranean bluefin (*Thunnus thynnus*) and albacore (*Thunnus alalunga*) tuna larvae: a comparative study. *Scientia Marina* 70.
- Gislason H, Pope JG, Rice JC, Daan N (2008) Coexistence in North Sea fish communities: implications for growth and natural mortality. *ICES J. Mar. Sci.* 65:514-530.

- Itano DG (2000) The reproductive biology of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in Hawaiian waters and the western tropical Pacific Ocean: project summary. SOEST 00-01 JIMAR Contribution 00-328. Pelagic Fisheries Research Program, JIMAR, University of Hawaii.
- ICCAT (2005) Report of the 2004 data exploratory meeting for the East Atlantic and Mediterranean bluefin tuna. *Collective Volume of Scientific Papers ICCAT* 58; pp. 662-699.
- ICCAT (2009) Report of the 2008 Atlantic Bluefin Tuna Stock Assessment Session. *Collective Volume of Scientific Papers ICCAT* 64; pp. 1-352.
- La Mesa M, Sinopoli M, Andaloro F (2005) Age and growth rate of juvenile bluefin tuna *Thunnus thynnus* from the Mediterranean Sea (Sicily, Italy). *Scientia Marina* 69.
- Lioka C, Kani K, Nhhala H (2000) Present status and prospects of technical development of tuna sea-farming. 47:275–285.
- Lorenzen K (1996) The relationship between body weight and natural mortality in juvenile and adult fish: a comparison of natural ecosystems and aquaculture. *Journal of Fish Biology* 49:627–647.
- Mangel M, Brodziak J, DiNardo G (2009) Reproductive ecology and scientific inference of steepness: a fundamental metric of population dynamics and strategic fisheries management. *Fish and Fisheries* 9999.
- Margulies D, Suter JM, Hunt SL, Olson RJ, Scholey VP, Wexler JB, Nakazawa A (2007) Spawning and early development of captive yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *Fishery Bulletin-National Oceanic and Atmospheric Administration* 105:249.
- McAllister MK, Pikitch EK, Babcock EA (2001) Using demographic methods to construct Bayesian priors for the intrinsic rate of increase in the Schaefer model and implications for stock rebuilding. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58:1871-1890.
- McCoy MW, Gillooly JF (2008) Predicting natural mortality rates of plants and animals. *Ecology Letters* 11:710-716.
- McGurk MD (1986) Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: role of spatial patchiness. *Mar. Ecol. Prog. Ser* 34:227–242.

- Medina A, Abascal FJ, Megina C, García A (2002) Stereological assessment of the reproductive status of female Atlantic northern bluefin tuna during migration to Mediterranean spawning grounds through the Strait of Gibraltar. *Journal of Fish Biology* 60:203-217.
- Medina A, Abascal FJ, Aragn L, Mourente G, Aranda G, Galaz T, Belmonte A, Serna JMDL, Garca S (2007) Influence of sampling gear in assessment of reproductive parameters for bluefin tuna in the western Mediterranean. *Mar Ecol Prog Ser* 337:221-230.
- Meyer R, Millar RB (1999) Bayesian stock assessment using a state-space implementation of the delay difference model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56:37–52.
- Peterson I, Wroblewski J (1984) Mortality Rate of Fishes in the Pelagic Ecosystem. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41:1117-1120.
- Punt AE, Hilborn R (1997) Fisheries stock assessment and decision analysis: the Bayesian approach. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7:35-63.
- Rodriguez-Roda J (1967) Fecundidad del atún, *Thunnus thynnus* (L.), de la costa sudatlantica de Espa\ na. *Investigacion pesquera* 31:35–52.
- Schaefer K (2001) Reproductive Biology Of Tunas. *Tuna: physiology, ecology, and evolution*:225.
- Schaefer KM, Fuller DW, Miyabe N (2005) Reproductive biology of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the eastern and central Pacific Ocean. *Inter-American Tropical tuna Commission Bulletin* 23:1–31.
- Andersen KH, Beyer JE (2006) Asymptotic Size Determines Species Abundance in the Marine Size Spectrum. *The American Naturalist* 168:54-61.
- Baglin RE (1976) A preliminary study of the gonadal development and fecundity of the western Atlantic bluefin tuna. *ICCAT Col. Vol. Sci. Pap* 5:279–289.
- Block BA, Stevens ED (2001) *Tuna: physiology, ecology, and evolution*. Academic Pr.
- Corriero A, Desantis S, Deflorio M, Accone F, Bridges CR, Serna JMDL, Megalofonou P, Metrio GD (2003) Histological investigation on the ovarian cycle of the bluefin tuna in the western and central Mediterranean. *Journal of Fish Biology* 63:108-119.

- Farley JH, Davis TL (1998) Reproductive dynamics of southern bluefin tuna, *Thunnus maccoyii*. *Fishery Bulletin* 96:223–236.
- Fromentin J, Powers JE (2005) Atlantic bluefin tuna: population dynamics, ecology, fisheries and management. *Fish and Fisheries* 6:281–306.
- Garcia A, Cortés D, Ramírez T, Fehri-Bedoui R, Alemany F, Rodriguez JM, Carpena Á, Álvarez JP (2006) First data on growth and nucleic acid and protein content of field-captured Mediterranean bluefin (*Thunnus thynnus*) and albacore (*Thunnus alalunga*) tuna larvae: a comparative study. *Scientia Marina* 70.
- Gislason H, Pope JG, Rice JC, Daan N (2008) Coexistence in North Sea fish communities: implications for growth and natural mortality. *ICES J. Mar. Sci.* 65:514–530.
- Itano DG (2000) The reproductive biology of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in Hawaiian waters and the western tropical Pacific Ocean: project summary. SOEST 00-01 JIMAR Contribution 00-328. Pelagic Fisheries Research Program, JIMAR, University of Hawaii.
- La Mesa M, Sinopoli M, Andaloro F (2005) Age and growth rate of juvenile bluefin tuna *Thunnus thynnus* from the Mediterranean Sea (Sicily, Italy). *Scientia Marina* 69.
- Lioka C, Kani K, Nhhala H (2000) Present status and prospects of technical development of tuna sea-farming. 47:275–285.
- Lorenzen K (1996) The relationship between body weight and natural mortality in juvenile and adult fish: a comparison of natural ecosystems and aquaculture. *Journal of Fish Biology* 49:627–647.
- Mangel M, Brodziak J, DiNardo G (2009) Reproductive ecology and scientific inference of steepness: a fundamental metric of population dynamics and strategic fisheries management. *Fish and Fisheries* 9999.
- Margulies D, Suter JM, Hunt SL, Olson RJ, Scholey VP, Wexler JB, Nakazawa A (2007) Spawning and early development of captive yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *Fishery Bulletin-National Oceanic and Atmospheric Administration* 105:249.
- McAllister MK, Pikitch EK, Babcock EA (2001) Using demographic methods to construct Bayesian priors for the intrinsic rate of increase in the Schaefer model and implications for stock rebuilding. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58:1871–1890.

- McCoy MW, Gillooly JF (2008) Predicting natural mortality rates of plants and animals. *Ecology Letters* 11:710-716.
- McGurk MD (1986) Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: role of spatial patchiness. *Mar. Ecol. Prog. Ser* 34:227–242.
- Medina A, Abascal FJ, Megina C, García A (2002) Stereological assessment of the reproductive status of female Atlantic northern bluefin tuna during migration to Mediterranean spawning grounds through the Strait of Gibraltar. *Journal of Fish Biology* 60:203-217.
- Medina A, Abascal FJ, Aragn L, Mourente G, Aranda G, Galaz T, Belmonte A, Serna JMDL, Garca S (2007) Influence of sampling gear in assessment of reproductive parameters for bluefin tuna in the western Mediterranean. *Mar Ecol Prog Ser* 337:221-230.
- Meyer R, Millar RB (1999) Bayesian stock assessment using a state-space implementation of the delay difference model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56:37–52.
- Peterson I, Wroblewski J (1984) Mortality Rate of Fishes in the Pelagic Ecosystem. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41:1117-1120.
- Punt AE, Hilborn R (1997) Fisheries stock assessment and decision analysis: the Bayesian approach. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7:35-63.
- Rodriguez-Roda J (1967) Fecundidad del atun, *Thunnus thynnus* (L.), de la costa sudatlantica de Espa\ na. *Investigacion pesquera* 31:35–52.
- Schaefer K (2001) Reproductive Biology Of Tunas. *Tuna: physiology, ecology, and evolution*:225.
- Schaefer KM, Fuller DW, Miyabe N (2005) Reproductive biology of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the eastern and central Pacific Ocean. *Inter-American Tropical tuna Commission Bulletin* 23:1–31.