

## Exploitation de populations réparties dans l'espace

### Harvesting spatially distributed populations

Niclas Jonzén, Per Lundberg & Anna Gårdmark

Jonzén, N., Lundberg, P. & Gårdmark, A. 2001: Harvesting spatially distributed populations. - *Wildl. Biol.* 7: xxx-xxx.

*Wildlife Biology* 7 (3), 197-203, (1 September 2001) <https://doi.org/10.2981/wlb.2001.024>

#### Résumé

La structure spatiale a une influence primordiale sur la dynamique des populations. Jusqu'à récemment, cet aspect a été négligé dans la théorie de l'exploitation. Dans cet article, nous démontrons comment la théorie de la source-puits et de la sélection de l'habitat peut fournir des orientations pour l'exploitation des populations à structure spatiale. Nous montrons également comment l'exploitation peut affecter la distribution spatiale de la ressource exploitée, ce qui a des conséquences sur la conception des zones protégées. Ce traitement implicite de l'espace est complété par un modèle prédateur-proie spatialement explicite. Il s'avère que l'exploitation de la proie et/ou de l'espèce prédatrice dans une parcelle de l'espace a parfois des effets sur les autres espèces en dehors de la parcelle exploitée. Nous soulignons l'importance de considérer à quel point la représentation de la dimension spatiale doit être réaliste dans la gestion des populations.

**Mots clés** : Récolte, gestion des populations, dynamique prédateur-proie, réserves, saisonnalité, dynamique spatiale.

#### INTRODUCTION

Au cours des deux dernières décennies, nous avons constaté un intérêt croissant pour la dimension spatiale de la dynamique des populations (Kareiva 1990, Tilman & Kareiva 1997, Turchin 1998, Bascompte & Solé 1998, Bjørnstad, Ims & Lambin 1999, Hanski 1999) et une meilleure compréhension de la façon dont les organismes répondent aux modèles et aux processus à différentes échelles spatiales (Levin 1994, Mangel 1994). Les écologistes **théoriciens** ont démontré comment des modèles complexes peuvent apparaître dans des populations spatialement étendues (Hastings 1990, Kareiva 1990), même si l'environnement lui-même est homogène. Il est également largement reconnu que la plupart des environnements sont structurés dans l'espace et la théorie de la sélection de l'habitat (Rosenzweig 1991, Sutherland 1996) nous apprend que les individus doivent répondre et **répondent** effectivement à cette **hétérogénéité** de l'environnement.

Malgré l'importance accordée aux aspects spatiaux dans la théorie de l'écologie et les preuves de l'importance de la structure spatiale dans les populations naturelles (Wiens, Stenseth, van Horne & Ims 1993), la plupart des théories de l'exploitation se fondent sur l'hypothèse de populations distribuées de manière continue dans des environnements uniformes (à l'exception notable de Bisonette 1997 et de courtes sections dans Quinn & Deriso 1999). Quelques tentatives récentes ont toutefois été faites pour intégrer la théorie de l'exploitation à l'écologie spatiale (voir les références dans Quinn & Deriso 1999), par ex. La dynamique des **métapopulations** (Tuck & Possingham 1994, McCullough 1996, Supriatna & Possingham 1998, Cooper & Mangel 1999), la dynamique **source-puits** (Lundberg & Jonzén

1999a, Tuck & Possingham 2000) et la théorie de la sélection de l'habitat (MacCall 1990, Lundberg & Jonzén 1999b). En pratique, cependant, la régulation spatiale a une longue histoire en matière de conservation et de gestion des systèmes terrestres (par exemple, Leopold 1933) et suscite un immense intérêt parmi les scientifiques et les gestionnaires contemporains (Joshi & Gadgil 1991, McCullough 1996). Cette tendance au contrôle spatial des populations exploitées comme alternative ou complément aux quotas et aux restrictions temporelles est particulièrement évidente dans la gestion des pêcheries (par exemple Botsford, Castilla & Peterson 1997).

Dans cet article, nous placerons la théorie de l'exploitation dans un contexte spatial, en montrant comment les concepts de la théorie de la sélection de l'habitat et de la dynamique source-puits peuvent guider notre compréhension de la dynamique spatio-temporelle des populations exploitées. D'une part, nous nous intéressons à la manière d'exploiter des populations structurées dans l'espace, mais d'autre part, nous nous intéressons également à la manière dont l'exploitation en tant que telle peut affecter la distribution spatiale de la ressource exploitée. Cela peut avoir des implications importantes sur la manière d'utiliser les réserves comme outil de gestion. Enfin, nous simulerons un système prédateur-proie exploité dans un cadre spatial, en soulignant les effets indirects potentiels des interactions biologiques et de la dimension spatiale.

### Dynamique source-puits

Bien que notoirement difficiles à documenter (Watkinson & Sutherland 1995, Diffendorfer 1998), les sources et les puits font partie intégrante du paysage de tout organisme (Sæther, Ringsby, Bakke & Solberg 1999). **L'idée sous-jacente à la théorie des sources et des puits est que, même si certains habitats sont très pauvres en termes de survie et de reproduction, ils peuvent néanmoins être utilisés par une espèce.** En fait, l'abondance moyenne à long terme dans un habitat puits peut dépasser celle d'un habitat source (défini comme un habitat où la population aurait une densité de population en équilibre positif en l'absence d'émigration ou d'immigration ; Pulliam 1988). Plus formellement, la situation peut être illustrée par un modèle de population très simple dans lequel S est la densité dans l'habitat source et N la densité dans l'habitat puits. Le taux de changement dans l'habitat respectif peut maintenant être exprimé comme suit (Lundberg & Jonzén 1999a) :

$$\frac{dS}{dt} = rS \left(1 - \frac{S}{K}\right) - eS + dN - h_S S \quad (1)$$

$$\frac{dN}{dt} = eS - mN - dN - h_N N \quad (2).$$

Dans la source, la population croît de manière logistique, où  $r$  est le taux de croissance maximal par habitant et  $K$  la capacité de charge. Les individus émigrent de la source à un taux  $e$  et immigrent dans le puits à un taux  $d$ . Le seul apport net dans le puits est constitué par les individus qui immigrent de la source. La mortalité étant supérieure à la reproduction dans le puits, la population diminue intrinsèquement à un taux  $m$ . En outre, les individus quittent le puits à un taux  $d$ . Lande (1987) a également développé un modèle similaire avec des hypothèses semblables à celles de Pulliam (1988). Comme nous nous intéressons à l'exploitation d'une telle population subdivisée dans l'espace, nous introduisons également l'exploitation dans la source,  $h_S$ , et dans le puits,  $h_N$ . Lundberg & Jonzén (1999a) ont montré le résultat d'une tentative d'optimisation de la récolte dans la situation ci-dessus. Il s'avère que sous les hypothèses spécifiées ci-dessus, deux situations principales émergent. Pour optimiser le rendement maximal durable (MSY), soit **1**) le puits doit être exploité au taux

optimal et la source doit être laissée tranquille, soit 2) si le puits est un habitat très pauvre et qu'il y a peu de migration de retour vers la source, le puits doit être exploité au taux maximal et la source à son taux optimal (Fig. 1A, B). Il convient de noter que nous avons défini ici le terme « optimal » dans son sens le plus étroit. Un taux de prélèvement optimal est une valeur de  $h$  qui maximise le produit du taux de prélèvement et de la densité de population d'équilibre correspondante. Ainsi, cette mesure ne maximise que le rendement et ne prend en compte aucun autre facteur (par exemple, la persistance à long terme ou les revenus économiques).

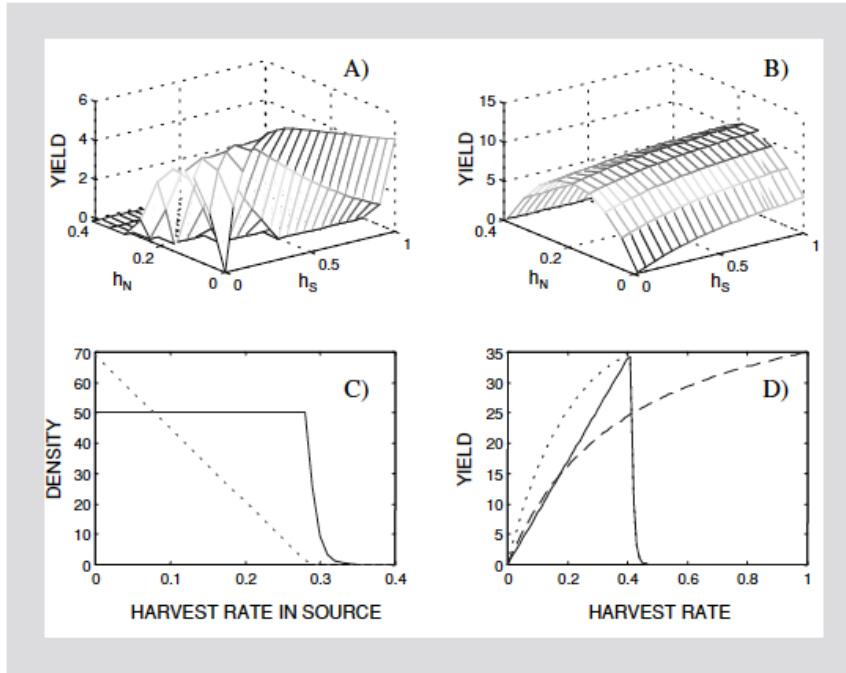


Figure 1. Yield as a function of the harvest rate in the source ( $h_S$ ) and in the sink ( $h_N$ ). The results are based on Equations 1 and 2. In A), the optimal strategy is to harvest the sink only, and the yield is given by  $Y_N = \left( \frac{K(d+m)}{4rd} \right) \left( r - \frac{em}{d+m} \right)^2$  ( $r=0.4$ ;  $K=100$ ;  $m=0.1$ ;  $e=0.4$ ;  $d=0.2$ ). In B), the source should be harvested at its optimal harvest rate, and the sink at the maximum rate. The yield functions for the source and the sink are given by  $Y_S = \left( \frac{K}{4r} \right) \left( r - \frac{em}{d+m} \right)^2$  and  $Y_N (h_N \rightarrow \infty) = \frac{eK(r-e)}{r}$ , respectively ( $r=0.5$ ;  $K=100$ ;  $m=0.75$ ;  $e=0.1$ ;  $d=0.001$ ). In C), the equilibrium population density in the source (—) and the sink (---) is given for different harvest rates in the source. The parameter values of Equations 3-5 are  $\lambda_S = 1.4$ ;  $\lambda_N = 0.7$  and  $u = 50$ . In D) the yield in relation to harvest rate for indiscriminate harvest (the same rate in both source and sink), or harvest in only the source or the sink is given. The parameter values of Equations 3-5 are  $\lambda_S = 1.7$ ;  $\lambda_N = 0.7$  and  $u = 50$ . Subfigures A) and B) are from Lundberg & Jonzén 1999a.

Le scénario ci-dessus est bien sûr trop simple. Il montre cependant que l'hétérogénéité spatiale modifie considérablement à la fois la récolte potentielle (rendement) et les possibilités pour la population de persister en cas d'exploitation. Pour illustrer davantage le problème, nous laissons maintenant l'utilisation de l'habitat et la migration entre les habitats être un peu différentes. Le modèle suit le modèle original de Pulliam (1988) pour la dynamique source-puits. Nous laissons maintenant la migration de la source vers le puits dépendre de la densité de telle sorte qu'il existe un seuil de densité dans la source en dessous duquel il n'y a pas de migration. Un exemple d'une telle situation serait celui des animaux détenant un territoire, où la migration hors d'un habitat se produit lorsque tous les territoires sont occupés. Si la population source est inférieure au seuil, il n'y a pas de migration et le puits disparaît de manière déterministe. Si la densité de la population de la source dépasse ce seuil, le surplus émigre vers le puits. La dynamique du système peut alors être exprimée comme suit :

$$S(t + 1) = S(t)\lambda_s(1-h_s) - M(t) \quad (3)$$

$$N(t + 1) = [N(t)\lambda_N + M(t)](1-h_N) \quad (4),$$

où S et N sont les densités de population dans la source et le puits, respectivement,  $\lambda_i$  est le taux de croissance de la population par habitant dans l'habitat respectif (où  $\lambda_N < 1$  par définition), et  $h_i$  est la récolte respective.  $M(t)$  est le taux d'émigration de la source en fonction du temps et s'exprime comme suit :

$$M(t) = S(t)\lambda_s - u \quad (5),$$

où u est le seuil de densité de population dans la source lorsque l'émigration commence à se produire.

Nous pouvons maintenant imaginer que nous appliquons l'une des stratégies de récolte suivantes : récolte dans la source, récolte dans le puits et récolte dans les deux habitats. Les résultats de ces stratégies sont illustrés dans les **Figures 1C et 1D**. Il convient de noter que pour un faible taux de prélèvement dans la source, la densité d'équilibre est plus importante dans le puits que dans la source (voir **Figure 1C**). Le taux de prélèvement optimal dans la source, qui aboutit au MSY, est la valeur de  $h_N$ , notée  $h_N^*$ , et est le taux qui réduit la taille de la population à la valeur seuil (u). D'où,

$$h_N^* = \frac{\lambda_N - 1}{\lambda_N} \quad (6).$$

Lorsque seul le puits est exploité, il n'existe pas de taux d'exploitation optimal et le puits doit être exploité au taux maximum. Il est intéressant de noter que l'exploitation du puits permet d'obtenir un rendement plus élevé pour une large gamme de taux d'exploitation.

### Récolte et sélection de l'habitat

**L'hétérogénéité spatiale ne se manifeste pas toujours sous la forme de sources et de puits.** L'appariement des ressources entre des habitats de différentes qualités est cependant un phénomène omniprésent, souvent généralisé dans le cadre de la **théorie de la distribution libre idéale** (Fretwell & Lucas 1972, Sutherland 1996). Si, pour les besoins de l'argumentation générale, nous évitons les discussions importantes sur les écarts par rapport à « l'idéal » (les individus disposent d'informations complètes sur la distribution des ressources et prennent des décisions rationnelles) et au « libre » (tous les individus sont libres de choisir et n'ont pas de coûts de fitness) de la théorie, nous pouvons simplement dire que la distribution attendue des individus de la population entre les habitats devrait être telle que le fitness soit égalisé, c'est-à-dire qu'il ne devrait pas être rentable pour un individu de se déplacer vers un habitat alternatif à l'équilibre. Ce processus de sélection de l'habitat peut avoir des ramifications intéressantes et importantes pour l'exploitation. Un exemple est l'effet possible des réserves sur les décisions d'exploitation et les effets sur les populations exploitées. C'est surtout dans le domaine de la pêche marine que l'idée de zones de non-prélèvement (par exemple, les réserves marines) a été mise en avant (Lauck, Clark, Mangel et Munro 1998).

Supposons maintenant que nous fassions la distinction entre deux habitats dans le paysage ou dans une partie de l'océan. Si nous désignons la surface totale A et la fraction de cette surface mise en réserve par c, nous avons alors deux habitats dont les surfaces sont respectivement  $(1-c)A$  et  $cA$ . Les habitats sont caractérisés par deux paramètres : le taux de

croissance maximal de la population par habitant,  $\lambda_i$ , et l'intensité de la dépendance à la densité,  $a_i$ . La variation de la densité de population dans les deux habitats peut maintenant être exprimée comme suit :

$$X_1(t+1) = X_1(t)\lambda_1 \exp(-a_1 X_1(t)) \quad (7)$$

$$X_2(t+1) = X_2(t)\lambda_2 \exp(-a_2 X_2(t)) - hX_2(t) \quad (8),$$

où  $X_i$  est la densité de population dans les habitats respectifs, et  $h$  est le taux de prélèvement dans la zone située à l'extérieur de la réserve (Lundberg & Jonzén 1999b). Selon la théorie de la IFD, les taux de croissance par habitant dans les deux habitats devraient être les mêmes à l'équilibre. Sous cette condition, les densités d'équilibre dans les deux habitats peuvent être résolues. En notant que  $X_1 \equiv N_1/(cA)$  et  $X_2 \equiv N_2/((1-c)A)$ , où  $N_i$  est la taille de la population, nous pouvons maintenant calculer la proportion de la population totale qui occupe la réserve comme suit :

$$\frac{N_1^*}{N_1^*+N_2^*} = \frac{a_2 c \ln(\lambda_1)}{a_2 c \ln(\lambda_1) + a_1 (1-c) \ln(\lambda_2/(1+h))} \quad (9)$$

(Lundberg & Jonzén 1999b). La **Figure 2** résume les principaux résultats de cet exercice. Il convient de noter **1**) que le taux de prélèvement optimal (par rapport au MSY) ne change pas avec la fraction mise en réserve ( $c$ ), ni avec la qualité de la réserve, et **2**) que la taille et la qualité de la réserve influent sur la possibilité de protéger une grande partie de la population. Par conséquent, il se peut que de vastes zones d'aptitudes soient nécessaires pour assurer une protection satisfaisante.

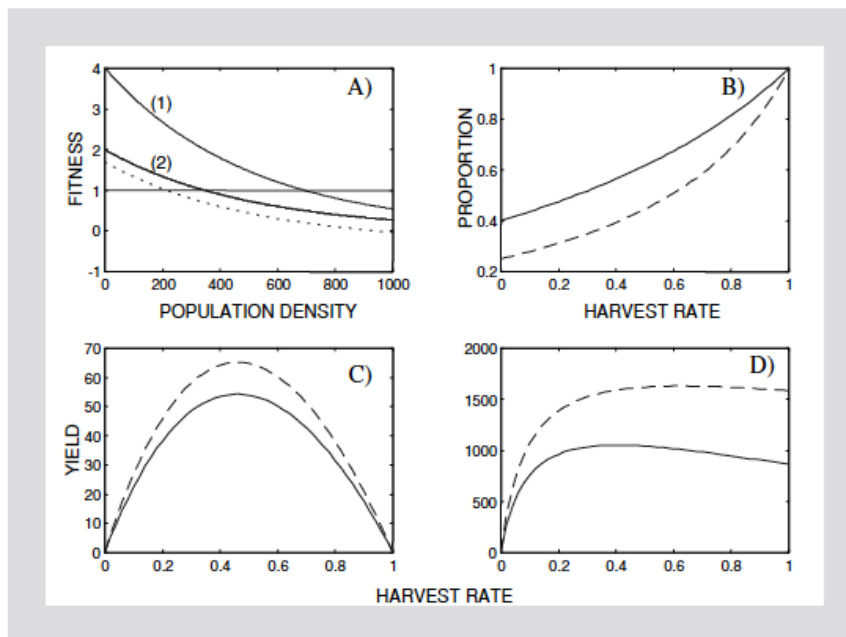


Figure 2. Fitness as a function of population density (A) for two habitats, 1 and 2, without harvesting (-). When the fitness lines cross the horizontal line, fitness is equal (and equal to unity) across habitats and the ideal free distribution is obtained. When the harvest rate is 0.3 in habitat 2, fitness decreases for all densities (- -). In B) the proportion of the population found in the reserve is expressed as a function of the harvest rate outside the reserve according to Equation 9. The parameter values are  $c = 0.25$ ;  $a_1 = a_2 = 0.002$ ;  $\lambda_1 = 4$  and  $\lambda_2 = 2$  (-);  $\lambda_1 = \lambda_2 = 2$  (- -). In C) the yield is expressed as a function of the harvest rate outside the reserve when there is no spill-over and 25% (-) or 10% (- -) of the total area is protected. The other parameter values are  $a_1 = a_2 = 0.002$ ;  $\lambda_1 = 4$  and  $\lambda_2 = 2$ . In D) the yield is expressed as a function of the harvest rate outside the reserve when 25% of the total area is protected and 5% (-) or 25% (- -) of the recruitment in the is exported to the outside. The other parameter values are  $a_1 = a_2 = 0.002$ ;  $\lambda_1 = 4$  and  $\lambda_2 = 2$ . The figure is from Lundberg & Jonzén 1999b.



Les résultats ci-dessus s'appliquent à des situations où il y a un flux continu et sans coût d'individus à travers la frontière de la réserve. S'il y a une migration nette dans l'une ou l'autre direction, c'est-à-dire si l'IFD pure ne s'applique pas, les choses changent. Imaginons, par exemple, que les recrues à l'intérieur de la réserve soient partiellement exportées vers l'extérieur et que seuls les individus matures soient récoltés. Lundberg & Jonzén (1999b) ont montré que dans de telles circonstances, le taux de récolte optimal change quelque peu en fonction de la conception de la réserve (fraction allouée à la réserve et sa qualité par rapport aux zones récoltées ; voir Fig. 2).

Bien que les modèles de sélection de l'habitat utilisés ici puissent avoir peu de ressemblance avec des situations de gestion réelles, ils permettent néanmoins d'élucider le problème de l'hétérogénéité spatiale dans la théorie de l'exploitation. Cela vaut également pour les situations où l'hétérogénéité de l'habitat est créée en tant qu'outil de gestion (par exemple, les réserves).

### Effets spatiaux indirects de l'exploitation

La question de savoir où répartir les efforts de récolte se complique encore si l'on suppose une migration à plus grande échelle entre les zones de reproduction. Imaginons qu'une population soit répartie dans un certain nombre de sous-zones plus ou moins distinctes reliées par des individus migrateurs. Chaque sous-zone a son propre processus de renouvellement de la population et la migration entre les sous-zones est proportionnelle à la densité de la population locale actuelle. Supposons en outre que l'espèce en question coexiste dans les sous-zones avec son prédateur, qui dépend entièrement d'elle en tant que proie. Nous pouvons maintenant exprimer le système dynamique complet, avec la densité de la proie,  $N_i$ , et la densité du prédateur,  $P_i$ , comme suit :

$$N_{t+\epsilon,i} = f(N_{t,i}) - f(N_{t,i}, P_{t,i}) - h^N \cdot N_{t,i} \quad (10),$$

$$P_{t+\epsilon,i} = g(N_{t,i}, P_{t,i}) - g(P_{t,i}) - h^P \cdot P_{t,i} \quad (11),$$

$$N_{t+1,i} = N_{t+\epsilon,i} + M(N_{t+\epsilon,i}, N_{t+\epsilon,j}) \quad (12),$$

$$P_{t+1,i} = P_{t+\epsilon,i} + M(P_{t+\epsilon,i}, P_{t+\epsilon,j}) \quad (13).$$

La dynamique locale de la proie dans la sous-zone  $i$  (équation 10) est fonction du renouvellement dépendant de la densité,  $f(N_{t,i})$ , de la mortalité due à la prédation,  $f(N_{t,i}, P_{t,i})$ , et de la récolte, où  $h^N$  est la proportion récoltée. De même, la dynamique locale du prédateur (Equation 11) est fonction de la croissance due à la prédation sur la proie,  $g(N_{t,i}, P_{t,i})$ , d'une mortalité dépendant de la densité,  $g(P_{t,i})$ , et de la récolte. La dynamique locale est ensuite suivie par la migration des deux espèces, et l'immigration nette dans la zone est ajoutée à la densité locale (Equations 12 et 13). Si nous supposons qu'une proportion constante  $m^X$  de la population migre et que l'échange d'individus entre deux sous-zones dépend de la distance qui les sépare, la migration nette de chaque espèce ( $X$  égalant  $N$  ou  $P$ ) vers la sous-zone  $i$  peut être exprimée comme suit :

$$M_{t+\epsilon,i} = m^X \cdot \sum_{j=1, j \neq i}^n \left( X_{t+\epsilon,j} \cdot \frac{e^{-c \cdot d_{ij}}}{\sum_{j=1, j \neq i}^n e^{-c \cdot d_{ij}}} - X_{t+\epsilon,i} \right) \quad (14),$$

où  $d_{ij}$  est la distance entre les sous-zones  $i$  et  $j$ , et  $c$  est un paramètre d'échelle de la dépendance à la distance, les valeurs élevées de  $c$  correspondant à une forte mortalité pendant la migration et donc à une petite fraction de migrants réussis. Pour cette analyse, nous avons utilisé la dynamique de Ricker pour le renouvellement local des proies, la prédation avec une **réponse fonctionnelle de type II** et une mortalité de type Beverton-Holt dépendant de la densité chez le prédateur. Avec ces hypothèses, les Equations 10 et 11 prennent la forme suivante :  $r$  est le taux de croissance intrinsèque,  $1/l$  la capacité de charge,  $a$  le taux d'attaque du prédateur,  $b$  le temps de traitement d'une proie par le prédateur,  $g$  le taux de conversion énergétique du prédateur,  $s$  reflète le degré de dépendance de la densité de la mortalité du prédateur, et  $h$  est la proportion récoltée. Dans ce système à deux espèces, nous pouvons maintenant explorer l'influence de la migration entre les sous-zones sur les effets de la récolte.

Nous avons appliqué la récolte de l'espèce proie dans une seule des quatre sous-zones afin d'étudier les effets sur les rendements du prédateur dans toutes les sous-zones. Les sous-zones ont été localisées au hasard sous forme de points en deux dimensions et numérotées à partir de la zone la plus « septentrionale » (sous-zone 1) à une distance croissante des sous-zones suivantes (de sorte que la sous-zone 2 est la plus proche de la sous-zone 1, la sous-zone 3 est la deuxième plus proche et la sous-zone 4 est la plus éloignée). Les résultats, illustrés dans la **Figure 3**, mettent en évidence trois aspects importants de la migration pour la gestion de la population. **Premièrement**, la migration de l'une ou l'autre espèce, ou des deux, entraîne des effets de la récolte sur les rendements en dehors de la sous-zone de récolte exploitée (voir les **Figures 3B et 3C**). La réduction du rendement des prédateurs est naturellement la plus importante dans la sous-zone exploitée (sous-zone 4 dans la **Figure 3**) et diminue à mesure que l'on s'éloigne de cette sous-zone (voir **Figure 3B**). **Deuxièmement**, l'exploitation peut même affecter des espèces non migratrices dans d'autres zones, si celles-ci interagissent avec une espèce migratrice (voir **Fig. 3B**). **Troisièmement**, l'importance de ces effets spatiaux indirects de l'exploitation dépend de la mobilité des deux espèces. Lorsque seule la proie migre, les sous-zones sont affectées de manière très différente par la récolte dans une sous-zone (voir **Fig. 3B**). En revanche, avec une espèce migratrice-prédatrice, ces différences diminuent et la réduction des rendements est relativement similaire dans toutes les sous-zones (voir les **Figures 3C et D**). Ainsi, étant donné que la migration et les interactions entre les espèces font que l'exploitation a des effets au-delà de la zone immédiate et des espèces exploitées, il peut être nécessaire de tenir compte explicitement de l'espace et des mouvements lorsque l'on décide du lieu et de la quantité d'exploitation.

## DISCUSSION

Historiquement, les écologistes ont simplifié leur travail en traitant l'abondance et la distribution comme des sujets distincts (Turchin 1998). Ainsi, la dynamique temporelle se déroule dans un environnement uniforme et la distribution n'est qu'un instantané à un moment donné. Naturellement, les problèmes d'abondance et de distribution sont liés aux mouvements des individus, et les travaux théoriques actuels ont souligné l'importance d'avoir une vision du monde spatio-temporelle en écologie (par exemple, Tilman & Kareiva 1997, Turchin 1998). Il n'est cependant pas clair quand et comment la dimension spatiale doit être incluse dans la gestion des populations, et quel serait le bénéfice marginal d'une telle résolution spatiale (par exemple Sæther, Ringsby, Bakke & Solberg 1999).

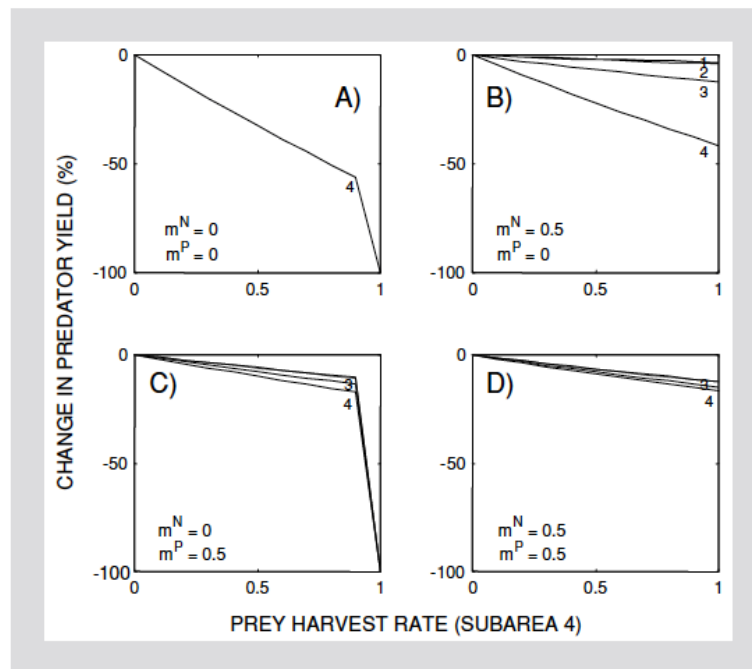


Figure 3. Effect of increased prey harvest rate in one subarea (subarea 4) on the yield of the predator in all subareas, for different rates of prey and predator migration. The results are based on Equations 10-16. In A), when neither of the species is migratory ( $m^N = 0$ ,  $m^P = 0$ ), harvesting only reduces the predator yield in the same subarea (4). With migration of either the prey (B;  $m^N = 0.5$ ,  $m^P = 0$ ), the predator (C;  $m^N = 0$ ,  $m^P = 0.5$ ), or both (D;  $m^N = 0.5$ ,  $m^P = 0.5$ ), the predator yield is reduced in all subareas. The reduction is largest in the harvested subarea (4) and declines with distance (numbering of subareas corresponds to the distance between areas, with subarea 3 being closest to subarea 4, subarea 2 second closest and 1 the most distant). With a migratory predator (see subfigures C and D) the yield reductions differ less between subareas than with only a migratory prey (B). The parameter values used are  $r = 1.5$ ,  $l = 0.01$ ,  $a = 0.75$ ,  $b = 7.5$ ,  $g = 0.1$ ,  $s = 15$ ,  $c = 0.1$ , and  $h^P = 0.3$  in all subareas.

Les **modèles source-puits** nous ont appris que les stratégies de prélèvement optimales sont fortement influencées par les caractéristiques de l'habitat et que le fait de ne pas reconnaître cette structure spatiale est sous-optimal et met en péril la durabilité. L'interaction entre la dynamique propre à l'habitat et la migration des individus entre les différents habitats est essentielle pour comprendre comment ces populations doivent être gérées.

Les **modèles source-puits** reposent sur l'hypothèse que le risque par habitant d'être tué par un chasseur ou un pêcheur n'affecte pas les décisions de migration des individus. Cette hypothèse est remise en question dans les modèles de sélection de l'habitat, où le prélèvement a des conséquences sur la condition physique et où les individus tentent de se répartir selon la distribution libre idéale (DLI). Dès que le taux de prélèvement varie dans l'espace, il existe un potentiel de changement dans la distribution de la ressource exploitée, une idée qui mérite plus d'attention dans la gestion de la faune et de la pêche.

Dans les **modèles source-puits** et habitat-sélection, l'espace est implicitement représenté. Cette simplification peut être valable dans de nombreuses situations (Roughgarden 1997), mais sans une prise en compte explicite de l'espace, nous ne savons pas jusqu'à quel point nous pouvons réduire la complexité, et le risque d'une simplification excessive reste insaisissable. Dans notre dernier exemple, nous avons étudié une interaction prédateur-proie dans un modèle spatialement explicite. Grâce à un certain nombre d'hypothèses simplificatrices, bien que raisonnables, nous avons mis en évidence le fait que l'exploitation de populations migratrices peut avoir des effets au-delà de la zone immédiate d'exploitation.



En outre, la mobilité des deux espèces détermine l'importance des effets indirects du prélèvement. Ces effets spatiaux et trophiques indirects peuvent être cruciaux pour déterminer où allouer les efforts de récolte, et un modèle spatialement explicite permet d'évaluer leur importance. Le problème de toute modélisation spatiale est, bien sûr, que les résultats dépendent fortement des hypothèses sur l'échelle spatiale, la structure du paysage, les mécanismes de dispersion et les processus démographiques et stochastiques locaux ou globaux. Nous pensons cependant que ces exercices simplifiés peuvent nous aider à identifier les cibles d'études plus détaillées et à souligner des problèmes moins apparents dans les systèmes naturels. Le **modèle source-puits**, par exemple, montre que si le paysage est structuré à peu près comme on le suppose, les décisions d'exploitation (et d'autres formes de gestion des populations) peuvent être pleines de surprises, même si les objectifs de gestion ne sont pas atteints. Les effets indirects spatiaux et trophiques indiqués dans notre dernier exemple montrent également que ces effets peuvent être réels, mais aussi que leur direction et leur ampleur dépendent d'hypothèses critiques que nous connaissons mal dans les systèmes réels. Les résultats de la modélisation indiquent que ces connaissances sont cruciales.

En **conclusion**, nos résultats indiquent clairement que la dimension spatiale peut modifier radicalement nos idées sur la manière de gérer les populations exploitées. En outre, certains effets, comme l'extinction locale, ne peuvent être étudiés que si la dimension spatiale est incluse. Toutefois, on ne sait pas encore dans quelles circonstances la gestion des populations serait plus efficace si nous fondions nos décisions sur des analyses de données et de modèles spatiaux. Seule une comparaison des résultats et des besoins en données de modèles plus ou moins complexes permettra d'y répondre. Les théories présentées dans ce document peuvent, nous l'espérons, fournir des orientations écologiques pour cette tâche urgente.

## References

- Bascombe, J. & Solé, R.V. (Eds.) 1998: Modeling spatio-temporal dynamics in ecology. - Springer, Berlin, 230 pp.
- Bisonette, J.A. (Ed.) 1997: Wildlife and landscape ecology: effects of pattern and scale. - Springer, New York, 410 pp.
- Bjornstad, O.N., Ims, R.A. & Lambin, X. 1999: Spatial population dynamics: analysing patterns and processes of population synchrony. - *Trends in Ecology & Evolution* 11: 427-431.
- Botsford, L.W., Castilla, J.C. & Peterson, C.H. 1997: The management of fisheries and marine ecosystems. - *Science* 277: 509-515.
- Diffendorfer, J.E. 1998: Testing models of source-sink dynamics and balanced dispersal. - *Oikos* 81: 417-433.
- Cooper, A.B. & Mangel, M.S. 1999: The dangers of undetected metapopulation structure for the conservation of salmonids. - *Fishery Bulletin* 97: 213-226.
- Fretwell, S.D. & Lucas, H.L. 1970: On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. - *Acta Biotheoretica* 19: 16-36.
- Hanski, I. 1999: Metapopulation ecology. - Oxford series in ecology and evolution, Oxford University Press, Oxford, 272 pp.
- Hastings, A. 1990: Spatial heterogeneity and ecological models. - *Ecology* 71: 426-428.
- Joshi, N.V. & Gadgil, M. 1991: On the role of refugia in promoting prudent use of biological resources. - *Theoretical Population Biology* 40: 211-229.
- Kareiva, P. 1990: Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. - *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B* 330: 175-190.
- ulations. - Wahington Sea Grant Program, University of Wahington Press, Seattle, 153 pp.
- Mangel, M. 1994: Spatial patterning in resource exploitation and conservation. - *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 343: 93-98.
- McCullough, D.R. 1996: Spatially structured populations and harvest theory. - *Journal of Wildlife Management* 60: 1-9.
- Pulliam, H.R. 1988: Sources, sinks and population regulation. - *American Naturalist* 132: 652-661.
- Quinn, T.J. & Deriso, R.B. 1999: Quantitative fish dynamics - Biological resource management series, Oxford University Press, New York, 542 pp.
- Rosenzweig, M.L. 1991: Habitat selection and population interactions: the search for mechanism. - *American Naturalist* 137: 5-28.
- Roughgarden, J. 1997: Production functions from ecological populations: a survey with emphasis on spatially implicit models. - In: Tilman, D. & Kareiva, P. (Eds.); *Spatial ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. - Monographs in population biology vol. 30. Princeton University Press, New Jersey, pp. 296-317.
- Sæther, B-E., Ringsby, T.H., Bakke, O. & Solberg, E.J. 1999: Spatial and temporal variation in demography of a house sparrow metapopulation. - *Journal of Animal Ecology* 68: 628-637.
- Sutherland, W.J. 1996: From individual behaviour to population ecology. - Oxford series in ecology and evolution, Oxford University Press, Oxford, 213 pp.
- Supriatna, A.K. & Possingham, H.P. 1998: Optimal harvesting for a predator-prey metapopulation. - *Bulletin of Mathematical Biology* 60: 49-65.
- Tilman, D. & Kareiva, P. (Eds.) 1997: *Spatial ecology. The*

- Lande, R. 1987: Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. - *American Naturalist* 130: 624-635.
- Lauck, T., Clark, C.W., Mangel, M. & Munro, G.R. 1998: Implementing the precautionary principle in fisheries management through marine reserves. - *Ecological Applications* 8 (suppl.): 72-78.
- Leopold, A. 1933: Game management. - Charles Scribner's Sons, New York, 481 pp.
- Levin, S.A. 1994: Patchiness in marine and terrestrial systems: from individuals to populations. - *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 343: 99-103.
- Lundberg, P. & Jonzén, N. 1999a: Optimal population harvesting in a source-sink environment. - *Evolutionary Ecology Research* 1: 719-729.
- Lundberg, P. & Jonzén, N. 1999b: Spatial population dynamics and the design of marine reserves. - *Ecology Letters* 2: 129-134.
- MacCall, A.D. 1990: Dynamic geography of marine fish population of space in population dynamics and interspecific interactions. - *Monographs in population biology* vol. 30, Princeton University Press, New Jersey, 368 pp.
- Tuck, G.N. & Possingham, H.P. 1994: Optimal harvesting strategies for a metapopulation. - *Bulletin of Mathematical Biology* 56: 107-127.
- Tuck, G.N. & Possingham, H.P. 2000: Marine protected areas for spatially structured exploited stocks. - *Marine Ecology Progress Series* 192: 89-101.
- Turchin, P. 1998: Quantitative analysis of movements. Measuring and modeling population redistribution in animals and plants. - Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts, 396 pp.
- Watkinson, A.R. & Sutherland, W.J. 1995: Sources, sinks and pseudosinks. - *Journal of Animal Ecology* 64: 126-130.
- Wiens, J.A., Stenseth, N.C., van Home, B. & Ims, R.A. 1993: Ecological mechanisms and landscape ecology. - *Oikos* 66: 369-380.