HAL
open science

Concilier enjeux écologiques et économiques pour une gestion écosystémique des pêches

Eric Tromeur

To cite this version:

Eric Tromeur. Concilier enjeux écologiques et économiques pour une gestion écosystémique des pêches. Biodiversité et Ecologie. Sorbonne Université, 2018. Français. NNT : 2018SORUS409 . tel-02446515v2

HAL Id: tel-02446515

https://hal.science/tel-02446515v2

Submitted on 10 Jun 2020

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.

Sorbonne Université
Ecole doctorale 227 "Sciences de la nature et de l'homme"
Institut d'écologie et des sciences de l'environnement de Paris (iEES Paris)

Concilier enjeux écologiques et économiques pour une gestion écosystémique des pêches

par Eric TROMEUR

Thèse de doctorat en Ecologie (économie écologique)

Dirigée par Luc DOYEN et Nicolas LOEUILLE

Présentée et soutenue publiquement le 7 septembre 2018

Devant un jury composé de :

M. Gilles BOEUF	Professeur Sorbonne Université	Président du jury
Mme Katheline SCHUBERT	Professeur Université Paris 1	Rapporteur
M. Jean-Christophe POGGIALE	Professeur Aix-Marseille Université	Rapporteur
M. Olivier THEBAUD	Cadre de recherche Ifremer	Examinateur
M. Luc DOYEN	Directeur de recherche CNRS	Directeur de thèse
M. Nicolas LOEUILLE	Professeur Sorbonne Université	Directeur de thèse

Remerciements

Il y a sept ans déjà, je découvrais le monde de la recherche lors d'un stage passionnant au laboratoire d'écologie de l'UPMC. Face à mon intérêt pour les questions de gestion des ressources naturelles, mon encadrant me suggère de rencontrer un collègue bio-économiste du Muséum. C'est chose faite près de deux ans plus tard, lors d'un stage qui m'amènera de l'autre côté de l'Atlantique, découvrir la Guyane, sa pêcherie côtière, son bouillon d'awara et sa Belle Cabresse. Fort de ces expériences fructueuses, ce fut une évidence de construire un projet de thèse avec ces deux chercheurs, qui n'étaient autres que Nicolas Loeuille et Luc Doyen. Maintenant que cette thèse s'achève, je tenais à remercier l'un et l'autre de m'avoir donné goût à la recherche, mais également de m'avoir accompagné dans la construction de ce projet pluri-disciplinaire, et offert un encadrement stimulant, réactif, et complémentaire.

Nicolas, merci de m'avoir accueilli dans ton équipe, et de m'avoir permis d'effectuer cette thèse dans d'excellentes conditions. Avant tout, merci pour ton encadrement attentif et stimulant, mêlant rigueur scientifique, esprit critique, et calembours raffinés. J'espère avoir progressé dans ces trois domaines à tes côtés.

Luc, merci de m'avoir accueilli régulièrement à Bordeaux, et d'avoir toujours été présent et réactif depuis les quatre coins du monde. Avant tout, merci pour ton encadrement enthousiaste et exigeant, incluant les heures passées à blanchir les tableaux noirs de l'IHP, ainsi qu'à noircir les tableaux blancs de l'UPMC.

Je souhaiterais également exprimer ma reconnaissance envers l'ensemble des membres de mon jury de thèse, qui me font l'honneur de participer à l'évaluation ce travail. Je remercie ainsi Katheline Schubert et Jean-Christophe Poggiale, qui ont accepté d'être les rapporteurs de cette thèse, ainsi que Gilles Boeuf et Olivier Thébaud, qui ont accepté d'en être examinateurs.

J'ai eu le privilège d'effectuer cette thèse dans le cadre de mon premier poste d'ingénieur des ponts, des eaux et des forêts (IPEF), financé par le Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire (MTES). Aussi suis-je particulièrement reconnaissant envers le corps

des IPEF, qui m'a permis d'effectuer cette thèse dans des conditions exemplaires. Je remercie tout particulièrement Alexandre Péry, pour son accompagnement attentif durant ces trois années. Je souhaite également exprimer ma gratitude envers la Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture, qui m'a apporté son soutien lors de la construction du projet.

J'ai eu la chance de vivre ces quelques années dans un écosystème particulièrement accueillant et bienveillant, celui de l'institut d'Ecologie et des Sciences de l'Environnement de Paris (iEES Paris). Je tiens à en remercier le directeur, Luc Abbadie, et le sifflotant directeur-adjoint, Pierre Federici.

Je souhaite exprimer ma reconnaissance envers les membres permanents de l'équipe Ecologie et Evolution des Réseaux d'Interaction (EERI), qui prouvent que qualités scientifiques et humaines peuvent aller de pair : Elisa, Isabelle, Patricia, Jérôme, Gérard, Eric (Motard), Eric (Edeline), David, Vincent et Adrien. Merci à Thierry de m'avoir donné l'opportunité d'enseigner au M2 BEE. Merci aussi aux post-docs et ATERs : Korinna, Thomas, Beatriz, Charlotte et Tazzio.

Je tiens à exprimer ma gratitude éternelle envers l'ensemble des occupants actuels et passés du bureau 413, véritable cabinet de verdure dont la biodiversité fait pâlir d'envie le Jardin des Plantes. Je remercie en particulier les doctorants aux côtés desquels j'ai eu le privilège d'effectuer cette thèse : Loïc (alias LoïcEric), Gabrielle (bel hommage à Johnny), Pierre (et sa Perfection), Aurore (même le soir) et José (à prononcer comme le vin). C'est un honneur d'ouvrir le bal des soutenances, et ce sera avec plaisir que j'assisterai aux vôtres. Bien entendu, le bureau 413 ne serait pas ce qu'il est sans Avril, Claire, Sara, Florian, Caroline et Kévin. Merci à tou.te.s d'avoir apporté tant de vie (et de vert) à ce bureau, et d'avoir compati à mes jeux de mots hasardeux.

Je souhaite également remercier les doctorants et ATERs des autres bureaux : David le fanfaron, Romain, Charlotte, Alexis, Margaux, Adam, Iry, Clarence, Virginie, Chloé et Marwan. Ce fut un plaisir de vous retrouver durant les pots du vendredi, les ciné-clubs, et les pauses à rallonge dans le sympathique troquet de Pam, Mourad et Patrick. Une pensée également pour les anciens : Clémentine, Floriane, Marion, Josefa, Kejun, Marta et Thomas.

Je tiens aussi à remercier les membres de l'institut que j'ai eu le plaisir de côtoyer durant ces trois années : Julien, Adrien, Thibaud, Clémentine, Romain, Jacques, Mathieu, Thomas, Jean-Marc, Fathia et Emma. Merci aussi à l'ensemble de l'équipe de direction, de gestion et de communication, dont l'efficacité et la gentillesse sont sans égales : Paola, Catherine, Carole, Johana, Clarisse, Véronique, Isabelle et Julie.

Je souhaite également exprimer ma reconnaissance envers Fabian Blanchard pour nos discussions sur le cas d'étude guyanais, ainsi qu'envers Rich Little et Sarah Jennings pour la collaboration sur le cas d'étude australien. Merci aussi à Violaine et Victor, dont j'ai eu le plaisir d'encadrer les stages. Je remercie enfin les membres du Groupe de recherche en économie théorique et appliquée (GREThA) que j'ai eu le privilège de rencontrer lors de mes déplacements à Bordeaux : Jean-Christophe, Lauriane, Abdoul, Esther et Adrien.

Trois années passent à une vitesse folle lorsqu'on est bien entouré. Pour cela, merci aux ami.e.s de Brest, de Paris, et d'Ailleurs, mais également à la Mamoune et à Marie&Clément.

Merci à mes proches pour m'avoir toujours entouré, encouragé et soutenu. Merci à ma mère, mon père, mon frère, mes grands-parents ainsi qu'à toute ma famille.

À Lou, dont les louanges mériteraient bien plus de pages que cette thèse, merci pour tout.

Productions et activités scientifiques

1. Articles scientifiques

Articles publiés ou à paraître dans des revues internationales à comité de lecture

Articles de thèse

- **Tromeur, E.**, Doyen, L. (2018) Optimal harvesting policies threaten biodiversity in mixed fisheries. *Environmental Modeling & Assessment.* à paraître.
- **Tromeur, E.**, Loeuille, N. (2017) Balancing yield with resilience and conservation objectives in harvested predator-prey communities. *Oikos*. 126(12): 1780-1789.

Autre article

- **Tromeur, E.**, Rudolf, L., Gross, T. (2016) Impact of dispersal on the stability of metapopulations. *Journal of Theoretical Biology*. 392: 1-11.

Articles de thèse soumis dans des revues internationales à comité de lecture

- **Tromeur, E.**, Loeuille, N. (2018) Adaptive harvesting drives fishing down processes, regime shifts, and resilience changes in predator-prey systems. Soumis à la revue *American Naturalist*, preprint publié sur *bioRxiv* (doi: 10.1101/290460).
- Tarizzo, V., **Tromeur, E.**, Thébaud, O., Little, R., Jennings, S., Doyen, L. (2018) Risk averse policies foster bio-economic sustainability in mixed fisheries. Soumis au *Journal of Environmental Economics and Management*, preprint publié dans les *Cahiers du GREThA* (cahier n° 2018-07).

Articles de thèse en préparation

- **Tromeur, E.**, Doyen, L., Loeuille, N. Multi-objective fishing patterns in realistic size-structured food webs.
- **Tromeur, E.**, Blanchard, F., Doyen, L. Fleet diversification allows to balance economic and ecological objectives in mixed fisheries.

2. Participation à des conférences

- **Tromeur, E.**, Loeuille, N. Consequences of adaptive harvesting on the bio-economic resilience of fiheries. *FAERE workshop on bio-economic resilience*, Bordeaux, 04/04/2018. Présentation orale.
- **Tromeur, E.** Ecosystem-based management of multispecies fisheries. Séminaire donné au *British Antarctic Survey*, Cambridge, Royaume-Uni. 13/07/2017.
- **Tromeur, E.**, Lisembart, V., Doyen, L., Loeuille, N. Eco-evolutionary consequences of harvesting complex food webs. Conférence *Mathematical Models in Ecology and Evolution*, Londres, Royaume-Uni, 12/07/2017. Présentation orale.
- **Tromeur, E.**, Doyen, L. Optimal biodiversity loss in multispecies fisheries. *World Congress on Natural Resources Modelling*, Barcelone, Espagne, 08/06/2017. Présentation orale.
- **Tromeur, E.**, Loeuille, N. Balancing management objectives in harvested predator-prey communities. Conférence de la *Société Française d'Ecologie*, Marseille, 26/10/2016. Présentation orale.
- **Tromeur, E.**, Doyen, L. Optimal biodiversity loss in multispecies fisheries. Conférence *BioEcon*, Cambridge, Royaume-Uni, 15/09/2016. Présentation orale.
- **Tromeur, E.**, Doyen, L. Optimal biodiversity loss in multispecies fisheries. Conférence de la *FAERE*, Bordeaux, 08/09/2016. Présentation orale.

- **Tromeur, E.**, Doyen, L. Optimal biodiversity loss in multispecies fisheries. Conférence *ICES MSEAS, Understanding marine socio-ecological systems*, Brest, 31/05/2016. Présentation orale.
- **Tromeur, E.**, Loeuille, N. Beyond MSY: Trading off yield and resilience in harvested predator-prey communities. *Young Natural History scientists Meeting* (YNHM), Paris, 02/02/2016. Présentation orale.

3. Autres activités scientifiques

Encadrement de stagiaires et participation à des jurys

- Encadrement du stage de Violaine Tarizzo, 3ème année à l'Ecole Polytechnique, entre mars et juillet 2017.
- Encadrement du stage de Victor Lisembart, M1 Environnement Insulaire et Océanien (EIO), Sorbonne Université, entre avril et juin 2017.
- Examinateur dans les jurys de stage de M2 (BEE) de François Duchenne, Victor Cazalis, Nicolas Poulain, Benoît Perez et Camille Carpentier, en juin 2017.

Enseignement

- Chargé de cours sur la gestion écosystémique des pêches, dans le cadre de l'UE GEPE du M2 BEE, organisée par Carmen Bessa-Gomes et Thierry Spataro, en 2016 et 2017.

Organisation de séminaires

- Organisation des séminaires *Histoire, Philosophie et Sociologie de l'Ecologie* (HPSE), avec Loïc Prosnier, Aurore Picot, Clémentine Renneville et Silvia de Cesare.
- Organisation et animation d'un événement labellisé COP 21, sur les représentations de la biodiversité.

Table des matières

Prologue 13

Chapitre I. Introduction générale 21
I. Surexploitation des écosystèmes marins 22
A. Etat des ressources halieutiques marines 22
B. Causes économiques de la surexploitation 24
C. Impacts sur la structure des écosystèmes 26
D. Fonctions et services écosystémiques 31
II. La gestion classique des pêches 37
A. Le modèle canonique 37
B. Points de référence pour la gestion des pêches 38
C. Instruments de gestion 44
III. La gestion écosystémique des pêches 50
A. Origines : critique de la gestion classique 50
B. Définition et principes 51

Chapitre II. Présentation et synthèse des travaux 65
I. Enjeu : opérationaliser la gestion écosystémique des pêches 66
A. Développer des stratégies de gestion multispécifiques 66
B. Développer des stratégies de gestion multi-critères 68
II. Approche adoptée 70
A. Modélisation du système écologique 70
B. Modélisation de la pêcherie 74
C. Objectifs de gestion 76
D. Cas d'étude et données empiriques 83
III. Synthèse et discussion des résultats 88
A. Les stratégies de gestion mono-critère menacent la durabilité des pêcheries mixtes 88
B. Exploration des compromis et synergies entre objectifs écologiques et économiques 98
C. Conciliation des objectifs écologiques et économiques 103
IV. Conclusion générale 111
A. Recommandations pour une approche écosystémique de la gestion des pêches 111

B. Modèles et approches de la gestion écosystémique des pêches 114
C. Les défis de la gestion écosystémique des pêches 118

Chapitre III. Optimal harvesting policies threaten biodiversity in mixed fisheries 131
Introduction 133
Bio-economic model 135
Sustainability of MMSY 137
Sustainability of MMEY 140
Case study: coastal fishery in French Guiana 145
Conclusion 149
Appendix 155

Chapitre IV. Risk averse policies foster bio-economic sustainability in mixed fisheries 161
Introduction 164
Bio-economic model 166
Results 170
Case study: the South East fishery in Australia 176
Conclusion 182
Appendix 189

Chapitre V. Adaptive harvesting drives fishing down processes, regime shifts, and resilience changes in predator-prey systems 195
Introduction 198
Model 200
Results 201
Discussion 209
Appendix 220

Chapitre VI. Balancing yield with resilience and conservation objectives in harvested predator-prey communities 231
Introduction 232
Methods 233
Results 234

Discussion 238
Appendix 242

Chapitre VII. Multi-objective fishing patterns in complex size-structured food webs 255
Introduction 259
Methods 261
Results 265
Discussion 275
Appendix 281

Annexe. Fleet diversification allows to balance economic and ecological objectives in mixed fisheries 283
Introduction 286
Methods 287
Results 290
Discussion 300

Résumé 305
Abstract 306

PROLOGUE

Une brève histoire de la surexploitation des pêcheries marines

La surexploitation des ressources halieutiques marines n'est pas un fait nouveau. En Europe, l'époque pré-industrielle a été marquée par plusieurs événements de surpêche, comme le montre l'histoire de l'exploitation des différentes espèces de baleines. Dès le XIIème siècle, les pêcheurs basques exploitaient des baleines le long des côtes du golfe de Gascogne (Hilborn 2012). Mais la réduction des stocks obligea les pêcheurs à embarquer sur des bateaux plus puissants, et à aller pêcher toujours plus au nord, ce qui mena à la surexploitation les stocks arctiques au XVIIème siècle. Certaines espèces furent même exploitées jusqu'à leur extinction (Harnik et al. 2012). C'est le cas des vaches de mer, ou Rhytines de Steller (*Hydrodamalis gigas*), qui entre 1741 et 1768 furent décimées jusqu'à disparaître des océans (Scearce 2009; Harnik et al. 2012). De manière générale, les données historiques et fossiles indiquent que l'exploitation par l'homme est un facteur de déplétion et d'extinction significatif dans les écosystèmes terrestres et marins (Harnik et al. 2012; Prescott et al. 2012; McCauley et al. 2015).

Au XIXème siècle, le développement technologique associé à l'industrialisation incite à une prise de conscience du caractère épuisable des ressources naturelles. Cette préoccupation concerne d'abord les ressources non renouvelables, et particulièrement les ressources fossiles, comme en témoignent les travaux de Jevons sur le charbon (Jevons 1865). Elle atteint également la gestion des ressources renouvelables, et en particulier l'industrie de la pêche. Ainsi en 1882, lors du discours inaugural de la *Fisheries Exhibition* à Londres, le célèbre évolutionniste Thomas Henry Huxley s'emploie à répondre à la question suivante (Huxley 1882) : "Les pêcheries sont-elles épuisables, et dans ce cas, quelque chose peut-il être fait pour éviter leur épuisement ?". Sa conclusion est restée fameuse : contrairement aux pêcheries continentales, la plupart des pêcheries maritimes seraient inépuisables ; aussi, "toute tentative de réguler ces pêcheries semble vaine par nature".

Comme le souligne Hilborn (2012), c'est également dans la deuxième moitié du XIXème siècle que le concept de *surpêche* émerge et se diffuse. Cela se traduit par

l'augmentation de la fréquence du terme *overfishing* dans les livres recensés par la base de données de Googles Livres (Figure 1). Notons que la fréquence de ce terme atteint un maximum au cours des années qui suivent l'effondrement des stocks de cabillaud canadiens et l'instauration d'un moratoire sur l'exploitation de ces stocks. En une centaine d'années, la surpêche des ressources halieutiques marines est donc passée du statut d'illusion théorique à celui de fait scientifique établi, et est devenue une priorité des politiques de gestion des pêches.

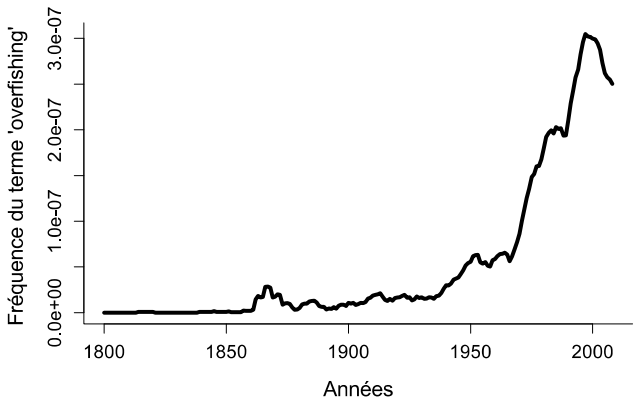


Figure 1: Fréquence du terme "overfishing" entre 1800 et 2008, dans les livres de la base de données de Google Livres, obtenue grâce à l'outil Ngram Viewer. Un lissage sur 3 ans est appliqué.

De la surexploitation biologique...

L'estimation et la modélisation mathématique de la croissance des stocks halieutiques se développent dans la première moitié du XXème siècle (Larkin 1977). Il faut cependant attendre la seconde moitié du XXème siècle pour que se précise le cadre conceptuel qui préside encore aujourd'hui à la gestion des pêches. C'est en effet en 1954 que Schaefer introduit le modèle de base d'une pêcherie exploitée, dans lequel une population suit une

croissance logistique limitée par un terme d'exploitation (Schaefer 1954). Ces travaux ouvrent la voie à la définition de stratégies durables de gestion des pêches (Clark 2010), ainsi qu'à l'évaluation des conséquences d'une absence de régulation des pêcheries (Gordon 1954). Le cadre théorique de la surexploitation des ressources halieutiques marines est né.

Schaefer détermine ce qu'il est possible d'extraire d'un stock sans toutefois nuire à sa régénération d'année en année. Ces travaux amènent donc à caractériser la *surexploitation biologique,* aussi appelée *biological overfishing* (Pauly 1988), ou *yield overfishing* (Hilborn 2012). La surexploitation biologique regroupe à la fois la surexploitation liée à la croissance, ou *growth overfishing*, où les poissons sont pêchés avant d'avoir eu le temps de grandir suffisamment, et la surexploitation liée au recrutement, ou *recruitment overfishing*, due à une diminution du nombre de jeunes poissons entrant dans la pêcherie (Pauly 1988).

Toujours en 1954, Gordon cherche à caractériser l'exploitation optimale d'une pêcherie d'un point de vue économique (Gordon 1954). Son étude s'appuie sur une critique des stratégies de gestion fondées sur la maximisation des captures, qui ignorent les coûts liés à l'effort de pêche. Ces travaux permettent de définir la *surexploitation économique*, due à un effort de pêche supérieur à l'effort maximisant les profits, et donc inefficace d'un point de vue économique.

... à la surexploitation écosystémique

Mais le cadre théorique de la gestion des pêches n'inclut pas la dimension multispécifique des pêcheries, qui sont constituées de nombreuses espèces reliées par des processus de prédation, compétition, ou facilitation. Peter Larkin fait figure de précurseur en étudiant dès les années 1960 l'impact de la pêche sur des communautés structurées par la compétition (Larkin 1963) et par la prédation (Larkin 1966). La réflexion de Larkin est notamment influencée par les travaux d'écologues tels que Leslie ou Slobodkin. La remise en

cause du cadre conceptuel de la gestion des pêches naît donc en partie des avancées de l'écologie scientifique.

Le développement du concept de *réseau trophique* (*food web* en anglais) semble crucial de ce point de vue. Initié notamment par les travaux de Lindeman (1942), il implique que les dynamiques des différentes espèces d'un réseau sont dépendantes les unes des autres. Dans le cadre des pêcheries, cela signifie que le rendement d'un stock est dépendant des autres stocks. La productivité d'un grand prédateur dépend par exemple de l'ensemble des espèces de niveaux trophiques inférieurs avec lesquelles il interagit. Le problème de la surexploitation, qu'elle soit biologique ou économique, se propage donc dans l'ensemble d'un réseau trophique, et affecte les fonctions et services écosystémiques associés.

Dans ce cadre, Pauly et al. (1998) montrent que le niveau trophique moyen des captures mondiales a accusé une baisse significative en 45 ans. Ils attribuent ce phénomène à la déplétion successive des hauts niveaux trophiques, menant à la redirection de l'effort de pêche vers les niveaux trophiques inférieurs, et le baptisent *fishing down marine food webs*. Le succès de ce concept a permis de mettre en lumière les conséquences écosystémiques des pêcheries. Grâce à ces découvertes, l'intérêt des gestionnaires se déplace peu à peu des stocks individuels exploités aux réseaux trophiques dans leur ensemble. Dans cette perspective, l'unité de production et de gestion la plus pertinente n'est plus le stock, mais le réseau trophique tout entier.

Ces travaux suggèrent l'existence d'un phénomène jusqu'ici sous-estimé, que Pauly (1988) qualifie de *surexploitation écosystémique* (ou en anglais *ecosystem overfishing*). Les réseaux trophiques marins sont exploités à des niveaux ne leur permettant plus de maintenir leur structure, ainsi que les caractéristiques fonctionnelles qui assurent une pêcherie viable. Alors que les concepts de surexploitation biologique et économique sont respectivement associés au rendement et au profit, la surexploitation écosystémique est liée à l'ensemble des caractéristiques assurant le fonctionnement du réseau. Celles-ci peuvent être des propriétés

émergentes des réseaux trophiques, comme leur résilience face aux perturbations (Holling 1973), ou leur capacité à recycler les nutriments.

Il reste cependant difficile de définir la surexploitation écosystémique. Celle-ci dépend en effet des diverses caractéristiques de chaque écosystème. Contrairement à la surexploitation biologique ou à la surexploitation économique, définies par rapport à un seul indicateur, la surexploitation écosystémique dépend potentiellement d'un ensemble d'indicateurs complexes et difficiles à mesurer, comme la composition du réseau, son niveau trophique moyen, ou sa résistance aux perturbations (Murawski 2000; Cury & Christensen 2005). Aussi n'existe-t-il pas de définition stricte et générale de la surexploitation écosystémique. Au contraire, les critères de surexploitation peuvent différer selon le système considéré.

Chacune de ces notions de surpêche souligne une innovation dans la manière d'appréhender les pêcheries et leur gestion. Les premiers concepts de surexploitation biologique marquent le développement de modèles de croissance de population intégrant une densité-dépendance. Le concept de surexploitation économique signe quant à lui l'émergence d'une pensée économique dans la gestion des pêches et des ressources naturelles en général. Enfin, le concept de surexploitation écosystémique naît à la fois d'une prise de conscience des impacts écosystémiques des activités humaines, ainsi que des progrès de l'écologie scientifique. Ces trois notions de surexploitation marquent également l'influence de trois disciplines - l'halieutique, l'économie de l'environnement et l'écologie - au confluent desquelles se déploie la gestion écosystémique des pêches.

Références

Clark, C. W. 2010. Mathematical bioeconomics: The mathematics of conservation (3rd ed.). Wiley.

Cury, P., and V. Christensen. 2005. Quantitative ecosystem indicators for fisheries management. ICES Journal of Marine Science 62:307–310.

Gordon, H. S. 1954. The economic theory of a common-property resource: The fishery. Journal of Political Economy 62:124–142.

Harnik, P. G., H. K. Lotze, S. C. Anderson, Z. V. Finkel, S. Finnegan, D. R. Lindberg, L. H. Liow, et al. 2012. Extinctions in ancient and modern seas. Trends in Ecology & Evolution 27:608–617.

Hilborn, R. 2012. Overfishing: What everyone needs to know. Oxford University Press, New York.

Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. Annual Review of Ecology and Systematics 4:1–23.

Huxley, T. H. H. 1882. Inaugural address. Fisheries Exhibition.

Jevons, W. S. 1865. The Coal Question; An Inquiry concerning the Progress of the Nation, and the Probable Exhaustion of our Coal-mines (1st ed.). Macmillan & Co.

Larkin, P. A. 1963. Interspecific competition and exploitation. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 20:647–678.

———. 1966. Exploitation in a type of predator-prey relationship. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 23:349–356.

———. 1977. An epitaph for the concept of maximum sustained yield. Transactions of the American Fisheries Society 106:1–11.

Lindeman, R. L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23:399–418.

McCauley, D. J., M. L. Pinsky, S. R. Palumbi, J. A. Estes, F. H. Joyce, and R. R. Warner. 2015. Marine defaunation: Animal loss in the global ocean. Science 347:1255641–1255641.

Murawski, S. 2000. Definitions of overfishing from an ecosystem perspective. ICES Journal of Marine Science 57:649–658.

Pauly, D. 1988. Some definitions of overfishing relevant to coastal zone management in Southeast Asia. Tropical Coastal Area Management 3:14–15.

Pauly, D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese, and F. Torres Jr. 1998. Fishing down marine food webs. Science 279:860–863.

Prescott, G. W., D. R. Williams, A. Balmford, R. E. Green, and A. Manica. 2012. Quantitative global analysis of the role of climate and people in explaining late Quaternary megafaunal extinctions. Proceedings of the National Academy of Sciences 109:4527–4531.

Scearce, C. 2009. *European fisheries history : Pre-industrial origins of overfishing*.

Schaefer, M. B. 1954. Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin 1:23–56.

CHAPITRE I

Introduction générale

I. Surexploitation des écosystèmes marins

A. Etat des ressources halieutiques marines

À partir des années 1950, les captures marines mondiales ont connu une augmentation constante, pour atteindre un plateau à la fin des années 1980 (FAO 2016, Figure 1a) . Depuis, les captures mondiales stagnent aux environs de 90 millions de tonnes. En prenant en compte les captures illégales ou non-rapportées, ce chiffre dépasserait même les 100 millions de tonnes (Pauly & Zeller 2016). La production de produits halieutiques continue cependant d'augmenter, grâce au développement de l'aquaculture, dont la production totale est aujourd'hui supérieure à celle de la pêche maritime (Fig. 1a). Ceci indique que la demande pour les produits halieutiques est en constante augmentation, portée notamment par la croissance démographique mondiale.

La stagnation des captures mondiales est souvent attribuée à une limitation écologique. En effet, il a été montré que les captures marines sont contraintes par la production primaire, et ce pour tous les types d'écosystèmes marins étudiés (Chassot et al. 2010). Les pêcheries maritimes consommeraient donc une grande partie de la production primaire transformée dans les écosystèmes marins, empêchant toute augmentation des rendements. Les données du *Sea Around Us Project,* projet conduit par Daniel Pauly et visant à recueillir des informations sur l'impact des pêches sur les écosystèmes marins (Pauly 2007), indiquent en effet que la part de production primaire accaparée par les pêcheries n'a cessé d'augmenter depuis les années 1950, et est aujourd'hui supérieure à 30% (Fig. 1b).

La stabilisation globale des captures reflète des augmentations de captures dans certaines pêcheries et des diminutions de captures dans d'autres pêcheries, qui peuvent être attribuées à la surexploitation des stocks pêchés. La FAO estime en effet qu'en 2013, près de 30% des stocks étudiés sont en situation de surexploitation biologique ou *yield overfishing* (FAO 2016), signifiant que l'abondance du stock est inférieure à l'abondance optimale du

point de vue du rendement (c'est-à-dire au *maximum sustainable yield*, défini section II.B). Or si la croissance d'un stock n'est pas suffisante pour compenser les prises des pêcheurs, alors le stock diminue peu à peu, entraînant à terme la réduction des captures. Malgré la stabilisation des captures mondiales, la proportion de stocks surpêchés continue d'augmenter depuis les années 1980 (FAO 2016).

Des résultats similaires sont obtenus par le *Sea Around Us Project*, en utilisant une autre classification des statuts des stocks pêchés, basée sur les données historiques de captures (Kleisner et al. 2013) : avant l'atteinte d'un maximum historique de captures, la pêcherie est considérée comme "en développement" (si les captures sont inférieures à 50% du maximum) ; si les captures sont supérieures à 50% du maximum, la pêcherie est considérée comme "exploitée" ; suite à l'atteinte du maximum, si les captures sont entre 10 et 50% du maximum, la pêcherie est "surexploitée", et si elles sont inférieures à 10% du maximum, la pêcherie est "effondrée" ; suite à un effondrement, si les captures augmentent pour atteindre 10 à 50% du maximum, la pêcherie est "en reconstruction". Les résultats sont présentés Figure 1c. Comme dans les données de la FAO, le pourcentage de stock surexploités (ou effondrés) est en constante augmentation depuis les années 1960. À partir des années 1980, la part de stocks en voie de reconstruction commence à augmenter, ce qui peut être attribué en partie à la mise en place de programmes de préservation des ressources halieutiques (Kleisner et al. 2013). L'avantage de cette méthodologie est qu'elle peut être appliquée aux seules données de capture, en l'absence d'évaluations du stock. Mais bien que leurs résultats soient globalement cohérents, l'analyse des captures et l'évaluation des stocks peuvent se révéler contradictoires (Branch et al. 2011). Par exemple, la mise en place d'aires marines protégées peut induire une baisse de captures analogue à un stock surexploité (Kleisner et al. 2013).

La surexploitation biologique entraîne également une surexploitation économique des pêcheries (*economic overfishing*) : la capacité des flottilles de pêche, et les efforts de pêche mis en œuvre sont supérieurs à ceux qui permettraient de maximiser les bénéfices nets des

pêcheries. Une étude récente estime ainsi que les pertes dues à la surexploitation économique atteignent 83 milliards de dollars en 2012 (World Bank 2017).

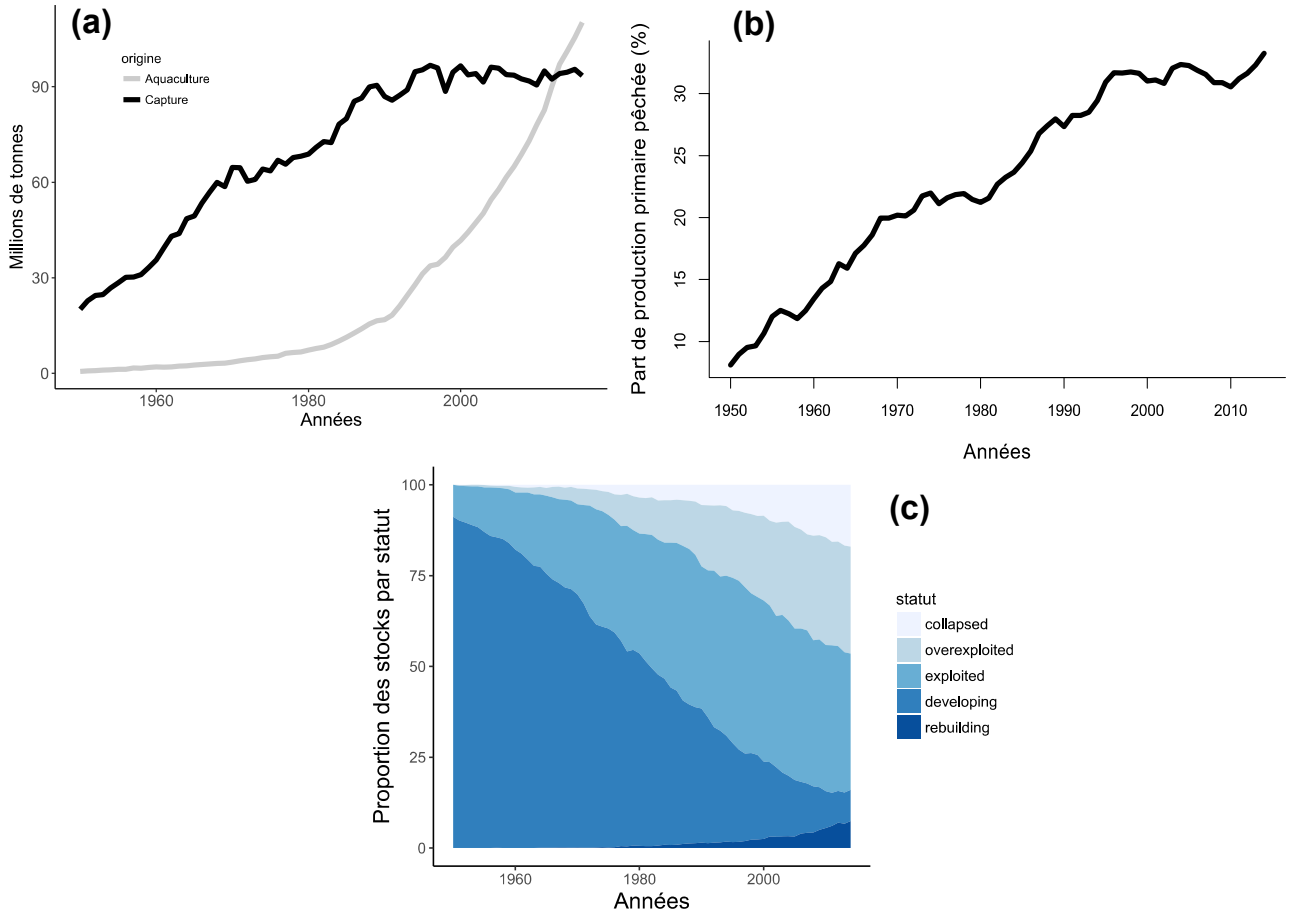


Figure 1: Bilan des pêcheries mondiales. (a) Quantités capturées par les pêcheries marines (en noir) et en aquaculture (en gris). (b) Pourcentage de la production primaire consommée par les pêcheries. (c) Pourcentage des stocks selon leur statut d'exploitation. Source des données : FAO (a) et Sea Around Us Project (b,c).

B. Causes économiques de la surexploitation

La surexploitation des pêcheries est généralement attribuée à leur surcapacité : les vaisseaux de pêche sont trop nombreux et trop puissants. Les statistiques indiquent en effet que le nombre total de flottilles et leur capacité augmentent continuellement depuis les années 1970 (Willmann et al. 2009). Ces données montrent également que le rendement par bateau, ainsi que par unité de capacité, diminue depuis les années 1970.

Les causes économiques de cette surcapacité ont été soulignées par Gordon (1954). Supposons que l'exploitation d'un stock dans une zone donnée fournisse des revenus supérieurs aux autres zones. Les pêcheurs des environs ont tout intérêt à s'y ruer, jusqu'à ce que la profitabilité de la zone de pêche soit réduite à celle des autres zones. Cette baisse de profitabilité provient du fait que le revenu marginal (i.e. par unité d'effort) diminue avec l'effort de pêche, tandis que les coûts marginaux restent constant. Potentiellement, l'effort de pêche peut donc augmenter dans certaines zones jusqu'à ce que les profits soient entièrement dissipés.

Le raisonnement de Gordon préfigure celui de la "tragédie des communs", popularisé par Garrett Hardin (Hardin 1968; Doyen et al. 2018). L'expérience de pensée de Hardin peut être traduite de la manière suivante dans les pêcheries : si un nouveau pêcheur entre dans la pêcherie, son gain sera positif, mais il réduit également la profitabilité marginale de la pêcherie, ce qui induit un coût partagé par les autres pêcheurs. La taille de la pêcherie est donc appelée à augmenter, jusqu'à ce que sa profitabilité devienne nulle. Dans les modèles de Gordon et de Hardin, la surexploitation économique provient donc du fait que la pêcherie est un bien commun en accès libre. Cette situation est parfaitement exprimée par Gordon : "*Common-property natural resources are free goods for the individual and scarce goods for society*".

Les politiques publiques peuvent également aggraver la surexploitation des pêcheries, en affectant les incitations économiques des pêcheurs. Par exemple, les subventions visant les

coûts variables comme le carburant incitent à accroître l'effort de pêche, tandis que les subventions visant les coûts fixes comme l'achat de matériel incitent à augmenter la capacité des pêcheries (OECD 2017). D'après une estimation de Sumaila et al. (2010), les subventions amplifiant la capacité des pêcheries représentaient plus de 16 milliards de dollars en 2003, dont plus de la moitié dans des pays en développement. Par ailleurs, certaines subventions ont un effet ambigu sur la capacité des pêcheries ; c'est le cas des plans de rachat de bateaux (*vessel buyback programs*, ou *vessel decommissioning schemes*), qui sont censés réduire la capacité des pêcheries, mais qui peuvent inciter les pêcheurs anticipant un rachat à augmenter leur capacité (Clark et al. 2005).

La préférence des agents économiques pour le présent est également une cause majeure de la surexploitation biologique et économique des pêcheries. La valeur d'un stock de poissons est en effet égale à la valeur présente de l'ensemble des revenus futurs fournis par ce stock (Clark 2010). Or pour un exploitant, la valeur d'une tonne de poisson capturée demain est généralement plus grande que celle d'une tonne capturée dans dix ans. Cette préférence pour le présent entraîne une mauvaise allocation temporelle de l'effort de pêche, au détriment des revenus futurs et de la conservation du stock (Clark 2010). Clark (1973) a ainsi montré que la maximisation de la valeur présente pouvait entraîner l'extinction du stock pêché si la préférence pour le présent est assez forte.

C. Impacts sur la structure des écosystèmes

Le profil des espèces pêchées a changé depuis les années 1950. Comme le montre la Figure 2a, le niveau trophique moyen des captures mondiales a subi des diminutions marquées, notamment entre les années 1950 et 1970, et entre les années 1975 et 1990. Cet effet, nommé *fishing down marine food webs* (Pauly et al. 1998), est souvent attribué à la raréfaction des niveaux trophiques supérieurs, c'est-à-dire des grands prédateurs. L'épuisement par la pêche d'un niveau trophique supérieur mènerait à la redirection de la

pêche vers le niveau trophique du dessous, et ainsi de suite, jusqu'à ce que les pêcheries ne soient plus constituées que d'espèces de faible niveau trophique, généralement petites et caractérisées par un cycle de vie rapide. Comme le montre la Figure 2b, le plateau continental néo-écossais (ou *Scotian shelf*), est un exemple typique de *fishing down*, dû notamment à la surpêche d'espèces de fond comme le cabillaud (*Gadus morhua*).

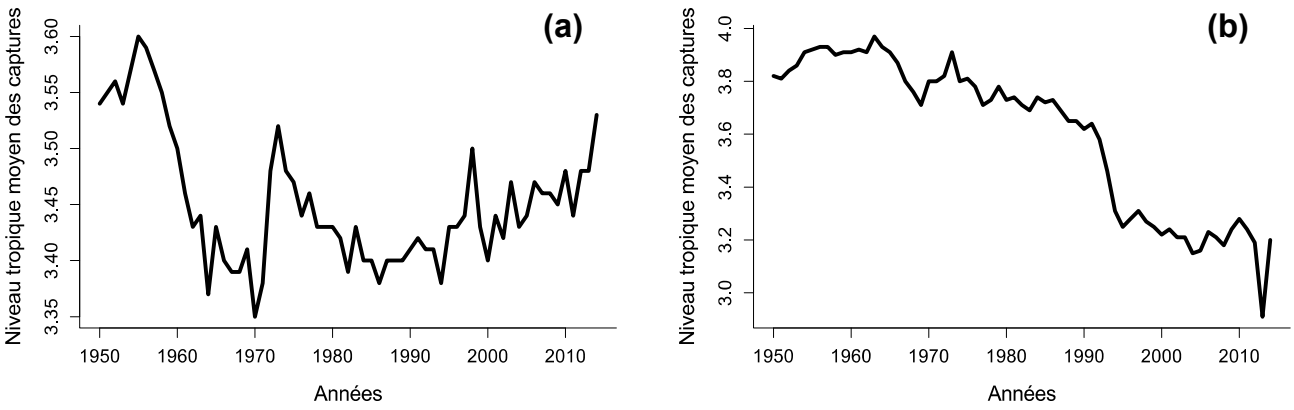


Figure 2: Niveau trophique moyen des captures mondiales (a) et des captures du plateau continental néo-écossais (b) entre 1950 et 2014. Source des données : Sea Around Us Project.

Cependant dans de nombreuses pêcheries, la réduction du niveau trophique moyen des captures est due à l'addition de flottilles visant des faibles niveaux trophiques, les captures de hauts niveaux trophiques restant inchangées (Essington et al. 2006). Par exemple, la baisse soudaine du niveau trophique moyen des captures observée au niveau mondial entre les années 1950 et 1970 (Fig. 2a) peut être attribuée en grande partie au développement - suivi d'un effondrement - des pêcheries d'anchois péruviennes, dont le niveau trophique est faible (Pauly et al. 1998; Branch et al. 2010). De plus, le niveau trophique moyen des captures n'est pas équivalent au niveau trophique moyen de l'écosystème (Branch et al. 2010). Par conséquent, bien que la réduction du niveau trophique moyen des captures puisse indiquer une baisse réelle des abondances relatives des grands prédateurs, ce phénomène est à considérer avec précaution. En particulier, il ne peut pas témoigner seul d'un changement de structure des réseaux trophiques marins.

D'autres preuves empiriques appuient les conclusions de Pauly et al. (1998). Myers & Worm (2003) ont en effet montré que les captures par unité d'effort (*catch per unit effort*, CPUE) de nombreux grands prédateurs marins ont significativement diminué en plusieurs décennies. Les auteurs en concluent que la biomasse des grands prédateurs marins a baissé de 90% depuis l'époque pré-industrielle, entraînant l'augmentation des biomasses des niveaux trophiques inférieurs. Mais les CPUE ne sont pas proportionnels à l'abondance des stocks, et peuvent rester élevés alors que le stock diminue (Harley et al. 2001). Cela provient notamment du fait que les CPUE sont sensibles aux changements technologiques (Maunder et al. 2006). De plus, l'étude des variations de CPUE ne permet pas d'associer directement une diminution de biomasse à la pression de pêche. Aussi, plusieurs auteurs ont-ils nuancé les résultats de Myers & Worm (2003), tout en confirmant la diminution des abondances de nombreux grands prédateurs marins (Hilborn 2006).

La raréfaction des grands prédateurs marins entraîne des réactions en chaîne dans l'ensemble du réseau trophique, appelées *cascades trophiques* (voir l'illustration Figure 3). Myers et al. (2007) ont ainsi montré que la baisse des abondances de diverses espèces de requin dans l'Atlantique nord-ouest était associée à l'augmentation des abondances de plusieurs espèces de raie, qui sont leurs proies. L'augmentation d'une espèce de raie en particulier (*Rhinoptera bonasus*) a durement touché une population de pétoncles (*Agropecten irradians*), ce qui entraîna la fermeture de la pêcherie de bivalves. L'impact de la surexploitation peut ainsi se propager des hauts niveaux trophiques aux bas niveaux, et affecter la structure globale des réseaux trophiques exploités. Casini et al. (2008) fournissent un exemple de cascade trophique sur plusieurs niveaux dans la mer Baltique : l'exploitation intense des cabillauds (*Gadus morhua*) a entraîné une augmentation des abondances de sprat (*Sprattus sprattus*), associée à des diminutions de zooplancton, elles-mêmes liées à des augmentations de phytoplancton.

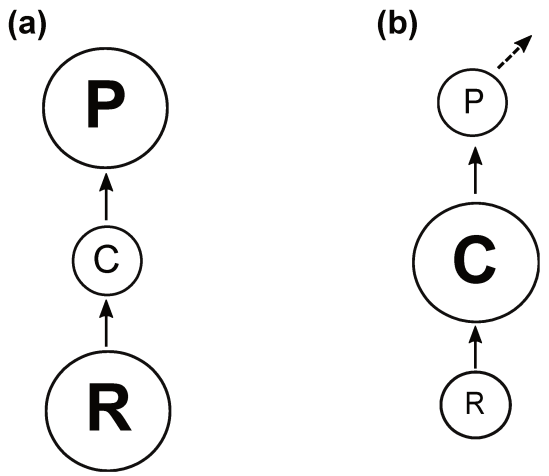


Figure 3 : Illustration d'une cascade trophique dans une chaîne tri-trophique composée d'un grand prédateur P, d'un consommateur C et d'une ressource R. La taille des cercles indique l'abondance de chaque espèce et les flèches pleines représentent les flux d'énergie, allant de la proie au prédateur. (a) Système non-exploité : le prédateur et la ressource sont abondants. (b) Exploitation du prédateur (flèche tiretée) : l'abondance du prédateur est réduite, entraînant l'augmentation du consommateur et la réduction de la ressource.

L'effet de la pêche sur la structure des réseaux trophiques marins ne se résume cependant pas aux seules cascades trophiques. Les niches vidées par la surpêche peuvent également être une opportunité pour des espèces en compétition avec les niveaux trophiques exploités. C'est notamment l'hypothèse expliquant l'explosion des abondances de méduses dans de nombreux océans, phénomène nommé *jellyfish joyride* (Richardson et al. 2009). Ainsi sur la côte namibienne, la surpêche a réduit la population de sardines, atténuant la prédation et la compétition sur les méduses, dont l'abondance a augmenté (Lynam et al. 2006). La surpêche d'espèces planctivores comme les sardines ou les harengs serait en effet l'une des causes majeures de la prolifération des populations de méduses (Richardson et al. 2009).

De manière générale, l'exploitation des écosystèmes marins par les humains impose une intense pression de compétition aux autres espèces présentes. En témoigne l'augmentation de la part de production primaire pêchée (Fig. 1b). Les espèces spécialistes sont les premières touchées par l'appropriation de leurs ressources par l'espèce humaine. Au contraire, les

espèces généralistes, qui peuvent potentiellement se tourner vers des ressources non-exploitées par les humains, et qui résistent mieux aux perturbations, sont susceptibles de se maintenir et de remplacer les espèces spécialistes (Clavel et al. 2011). Ce remplacement d'espèces spécialistes par des espèces généralistes entraîne une perte de diversité fonctionnelle dans les écosystèmes soumis aux pressions anthropiques (Clavel et al. 2011).

L'exploitation a également des conséquences sur l'évolution en taille des populations pêchées. En particulier, la sélectivité en taille des pêches crée une pression de sélection favorisant les petites tailles à maturité. En effet, les poissons arrivant tôt à maturité ont une plus grande probabilité de survivre et se reproduire, et donc de générer une descendance à maturité précoce et de petite taille. Ainsi la taille à maturité des cabillauds de l'Atlantique Nord-Est a-t-elle fortement diminué, même après le moratoire de 1992 (Olsen et al. 2004; Kuparinen & Merilä 2007). Une méta-analyse menée par Sharpe & Hendry (2009) révèle également que plus l'intensité de pêche est forte, plus la diminution de la taille à maturité est marquée. Cette diminution en taille peut réduire la croissance des populations pêchées (Barneche et al. 2018), et ainsi affecter la productivité et la gestion des pêcheries (Eikeset et al. 2013; Heino et al. 2013).

Comme le montrent expérimentalement Renneville et al. (2016), les changements de taille dus à la pêche induisent des cascades trophiques dans une chaîne tri-trophique. Ces adaptations peuvent également affecter les traits des autres espèces du réseau trophique exploité (Brännström et al. 2016). En retour, la modification de la structure en tailles des réseaux peut avoir un impact sur leur stabilité (Brose et al. 2006; Loeuille 2010). La pêche entraîne enfin des changements de traits corrélés à la taille corporelle, comme la taille des œufs ou la survie des larves, réduisant ainsi la viabilité des populations affectées (Walsh et al. 2006).

D. Fonctions et services écosystémiques

1. Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes marins

Les pertes de biodiversité induites par la surexploitation affectent le fonctionnement des écosystèmes marins. La relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes a été particulièrement étudiée dans des écosystèmes terrestres (Loreau et al. 2001; Hooper et al. 2005). Ces études montrent généralement une relation positive entre biodiversité (nombre de plantes) et productivité (biomasse de plantes), qui peut être expliquée en partie par un effet de complémentarité de niche entre les espèces présentes. Ces études soulignent également une relation positive entre biodiversité et stabilité (coefficient de variation de la biomasse du système), qui peut être expliquée en partie par une asynchronie aux fluctuations environnementales (Yachi & Loreau 1999; de Mazancourt et al. 2013).

Des relations similaires ont été mises en évidence dans le cadre de réseaux trophiques marins. Ainsi, des expériences et des données de captures montrent que la production de systèmes multi-spécifiques est souvent plus importante que celle de systèmes mono-spécifiques (Worm et al. 2006; Gamfeldt et al. 2015). Les relations entre diversité et productivité dépendent cependant souvent des jeux d'interactions entre espèces. Par exemple, une perte de biodiversité concentrée sur un niveau trophique aura potentiellement un effet négatif sur la productivité du niveau trophique supérieur, mais un effet positif sur celle du niveau trophique inférieur (Worm & Duffy 2003).

Outre la productivité, les pertes de biodiversité affectent de nombreuses autres fonctions écosystémiques. Des méta-analyses de résultats expérimentaux montrent ainsi une relation positive entre la biodiversité d'écosystèmes marins et l'intensité des flux de matières et de nutriments (Worm et al. 2006; Gamfeldt et al. 2015). Des données empiriques indiquent également que les pertes de biodiversité dans les écosystèmes côtiers réduisent les habitats constituant des nourriceries, comme les herbiers marins, et diminuent les fonctions de filtration et de détoxification des eaux marines (Worm et al. 2006).

L'exploitation des réseaux trophiques affecte également leur résilience, c'est-à-dire au sens large leur capacité à absorber des perturbations et à se maintenir (Holling 1973). La résilience écologique d'un système peut être caractérisée de diverses manières : une faible variabilité temporelle, la rapidité du retour à un équilibre stable suite à une perturbation, la résistance face à une perturbation, etc. (Donohue et al. 2016). Les mesures les plus courantes sont illustrées Figure 4. La plupart des études empiriques et expérimentales sur le lien entre biodiversité et résilience se sont cependant concentrées sur la variabilité temporelle des systèmes étudiés, et soulignent une relation positive entre biodiversité et stabilité (Loreau et al. 2001; Worm et al. 2006; de Mazancourt et al. 2013). Notons que la notion de résilience peut également être étendue au système socio-écologique tout entier. En s'appuyant sur la notion de temps minimal de crise (Doyen & Saint-Pierre 1997), Hardy et al. (2016) définissent par exemple la résilience d'une pêcherie relativement au temps que celle-ci met à satisfaire un ensemble de contraintes écologiques et économiques, suite à une perturbation.

La pêche affecte les différentes mesures de résilience des écosystèmes marins. Hsieh et al. (2006) ont par exemple montré que la variabilité des abondances larvaires de plusieurs espèces exploitées est supérieure à celle des espèces non-exploitées. En se basant sur des données empiriques, Britten et al. (2014) ont aussi révélé que le déclin des prédateurs dans un écosystème côtier exploité était associé à une baisse de résistance du système et à une augmentation du temps de retour à l'équilibre suite à une perturbation. L'exploitation peut également entraîner des changements de régime catastrophiques (*catastrophic regime shifts*), durant lesquels le système exploité passe brutalement d'un état stable à un autre. Ainsi explique-t-on la transition en mer Baltique d'un écosystème dominé par le cabillaud à un écosystème dominé par sa proie, le sprat (Gardmark et al. 2014).

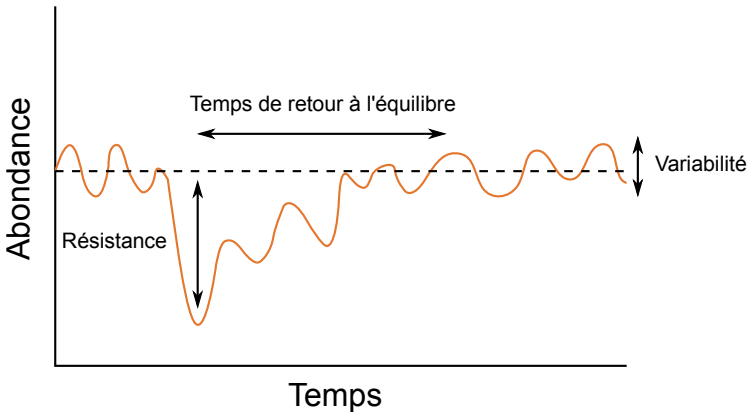


Figure 4 : Illustration de différentes dimensions de la résilience, adapté de Donohue et al. (2016). Notons que le terme de "résilience" est souvent attribué à la rapidité du retour à l'équilibre.

2. Des fonctions aux services écosystémiques

Les fonctions écosystémiques peuvent bénéficier aux populations humaines et être ainsi génératrices de bien-être. Dans ce cas, on considère que ces fonctions sont des *services écosystémiques*, dans la mesure où elles fournissent un service aux populations qui en dépendent (Millenium Ecosystem Assessment 2005). La relation entre fonctions et services écosystémiques peut cependant être plus complexe, par exemple lorsque plusieurs fonctions engendrent un même service écosystémique ; ainsi la séquestration du carbone dans les sols dépend-elle conjointement de la production de biomasse et des cycles de nutriments (Duncan et al. 2015). À l'inverse, une même fonction peut participer à plusieurs services écosystémiques. Le Millenium Ecosystem Assessment (MAE) a classé les services écosystémiques de la manière suivante (voir aussi la Figure 5) : *services de provision* (e.g. la productivité des pêches), *services de régulation* (e.g. la purification des eaux) et *services culturels* (e.g. le tourisme) ; l'ensemble de ces services dépend enfin de *services de support* (e.g. la production primaire ou les cycles de nutriments).

Le terme de *nature's contribution to people* (NCP), qui pourrait être traduit par *contribution de la nature aux populations*, est aujourd'hui préféré par l'Intergovernmental

Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES), et désigne l'ensemble des contributions, positives comme négatives, de la nature vivante à la qualité de vie des populations (Díaz et al. 2018). La présence de requins dans un écosystème marin peut en effet contribuer à sa résilience et à sa valeur esthétique, mais réduire le bien-être des baigneurs ; dans les deux cas, la présence de ce prédateur est donc une NCP. Les NCP sont classés en trois catégories (Díaz et al. 2018) : les contributions matérielles (*material NCP*), comme la productivité, les contributions de régulation (*regulating NCP*), comme la résilience des écosystèmes ou la pollinisation, et les contributions non-matérielles (*non-material NCP*), comme l'agrément d'une plongée sous-marine. Cette classification ne suppose pas cependant que seules les contributions non-matérielles ont une dimension culturelle ou esthétique ; par exemple, le produit de la pêche est une contribution matérielle, qui possède aussi des dimensions culturelles importantes. Les relations entre la classification des services écosystémiques du MAE et celle des contributions de la nature aux populations de l'IPBES sont représentées Figure 5. Par la suite, nous préfèrerons le terme de *service écosystémique*, qui reste le plus usité.

Plusieurs services écosystémiques peuvent répondre différemment à une même pression (Bennett et al. 2009). Par exemple, pêcher un stock permet d'obtenir des captures, mais diminue aussi l'abondance du stock pêché. De la même manière, la création d'une aire marine protégée augmente l'abondance des stocks concernés, mais peut réduire la profitabilité des pêcheries affectées (Lester et al. 2013). Il existe alors un compromis (ou *trade-off*) entre ces services. Au contraire, deux services peuvent répondre positivement à un événement ; on dit alors qu'il y a *synergie* entre ces services. La création d'une aire marine protégée, en régulant la prolifération d'algues, peut ainsi favoriser le tourisme d'une zone littorale (Bennett et al. 2009). La prise en compte de ces synergies et compromis semble ainsi cruciale pour mettre au point une gestion durable des écosystèmes marins.

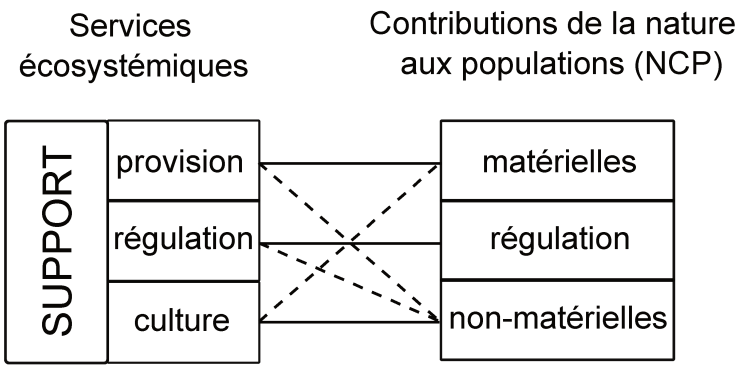


Figure 5 : Classification des services écosystémiques et des contributions de la nature aux populations (NCP), et relations entre ces classifications. Les lignes pleines représentent les liens les plus forts entre les catégories, tandis que les lignes tiretées représentent les liens potentiels. Par exemple, la production issue des pêches est un service de provision, associé à une contribution matérielle de la nature aux populations. Mais ce service peut également avoir une dimension culturelle ou esthétique, impliquant un lien entre services culturels et NCP matérielle. Adapté de (Díaz et al. 2018).

3. Valeur économique des services écosystémiques

Dans la mesure où les services écosystémiques participent au bien-être des populations, il peut exister une demande pour ces services ; une valeur économique peut donc potentiellement leur être attribuée. Cela va de soi pour les biens pour lesquels il existe des marchés, comme les services matériels de provision fournis par les pêches. Mais estimer la valeur de services pour lesquels il n'existe pas de marché, comme certains services non-matériels, requiert des techniques spécifiques, visant par exemple à révéler ou déclarer la *willingness to pay* (ou capacité à payer) d'un individu pour un service (de Groot et al. 2002). À partir de ce type d'études, Costanza et al. (1997) ont cherché à évaluer la somme planétaire des services écosystémiques, matériels ou non. Ils aboutissent à une moyenne de 33 000 milliards de dollars, dont 63% proviennent d'écosystèmes marins. Des études ultérieures confirment l'importance des services écosystémiques marins en termes de valeur monétaire (de Groot et al. 2012).

De nombreux services écosystémiques, tels que la résilience d'un écosystème, ne sont pas pris en compte par ces études. Pourtant, la résilience est une caractéristique importante à la fois pour le système exploité, ainsi que pour les pêcheurs et les gestionnaires, qui cherchent à obtenir des rendements stables et prévisibles. Par exemple, Baumgärtner & Strunz (2014) montrent que la résilience d'un écosystème possède une valeur économique d'assurance, face au risque que le système sombre dans un état indésirable. De la même manière, Armsworth & Roughgarden (2003) suggèrent que la variabilité d'un système affecte les décisions de gestion, dans la mesure où la stabilité du système possède une valeur économique. En soulignant la valeur économique des services écosystémiques, ces études appellent ainsi à les prendre en compte dans la gestion des pêches.

Bien que la mise en économie de la nature ne soit pas un fait nouveau (Levrel & Missemer 2018), l'attribution d'une valeur aux services écosystémiques ne fait pas consensus. Silvertown (2015) soutient par exemple que la biodiversité ne bénéficie pas toujours de sa mise en économie ; en particulier lorsqu'un service écosystémique est réduit à sa valeur économique, alors il peut être remplacé par un facteur plus efficace et moins coûteux. Ainsi l'action des oiseaux sur les ravageurs peut-elle être remplacée par l'usage de pesticides chimiques. Ces critiques mettent souvent en avant la valeur intrinsèque de la nature (McCauley 2006). Néanmoins, comme le suggère Pearson (2016), la gestion des ressources naturelles bénéficierait de la prise en compte conjointe des valeurs utilitaires et intrinsèques de la nature.

Les impacts des pêcheries sur les écosystèmes marins et les services qui en dépendent sont de mieux en mieux appréhendés. De plus, comme le suggèrent les études d'évaluation des services écosystémiques, les conséquences en sont particulièrement coûteuses. Cependant, la gestion classique des pêches reste essentiellement basée sur des modèles mono-spécifiques, laissant de côté la complexité des écosystèmes exploités.

II. La gestion classique des pêches

A. Le modèle canonique

Le modèle canonique de la gestion des pêches est nourri par les travaux des écologues sur la croissance des populations. En particulier, les travaux de Gause ont permis de généraliser le modèle de croissance densité-dépendant, et de le fonder expérimentalement (Gause 1934). Schaefer applique ce modèle aux pêcheries en ajoutant un terme d'exploitation à une dynamique logistique (Schaefer 1954). Ce modèle peut s'écrire de la manière suivante (Clark 2010) :

$$\dot{x} = r x\left(1-\frac{x}{K}\right)-h(x,E) \tag{1}$$

où x est la biomasse du stock, r est le taux de croissance intrinsèque, K est la capacité de charge du milieu, c'est-à-dire la biomasse à l'équilibre du stock non-exploité, et h correspond aux captures, qui dépendent de la biomasse et de l'effort de pêche E. Par souci de simplicité, on considère souvent que les captures dépendent linéairement de la biomasse x et de l'effort E :

$$h(x,E) = q x E, \tag{2}$$

où le paramètre q correspond à la capturabilité du stock, c'est-à-dire à la probabilité de rencontrer et de capturer une unité de biomasse par unité d'effort. Cette fonction de captures linéaire est souvent appelée *fonction de Schaefer*. Le système admet un équilibre non-trivial :

$$x^*(E) = K\left(1-\frac{q}{r}E\right) \tag{3}$$

Cet équilibre est stable pour toute population initialement viable ($r>0$). La population décroît donc linéairement avec l'effort de pêche, et s'éteint lorsque $E=r/q$, c'est-à-dire lorsque l'effort de pêche atteint la valeur du ratio entre le taux de croissance et la capturabilité. Clark (2010) nomme ce ratio "productivité bio-technique" (*biotechnical productivity*).

B. Points de référence pour la gestion des pêches

1. Accès libre (OA)

La situation à l'équilibre d'*open-access* (OA), ou *accès libre*, est décrite par Gordon (1954) : l'effort de pêche augmente (du fait de l'arrivée de nouveaux pêcheurs) tant que les profits sont positifs, et se stabilise lorsque les profits s'annulent (voir également la Figure 6). Ainsi, à proprement parler, l'OA n'est pas un point de référence de gestion, mais plutôt un équilibre résultant de l'absence de gestion des pêcheries. La dynamique menant à l'OA peut s'écrire de la manière suivante :

$$\begin{cases} \dot{x} &= rx\left(1-\frac{x}{K}\right)-qxE \\ \dot{E} &= pqxE-cE \end{cases}, \tag{4}$$

où p est le prix d'une unité de biomasse de ressource capturée, et c est le coût associé à l'effort de pêche (par exemple à la consommation de carburant). À l'équilibre d'open-access, l'effort de pêche est ainsi égal à

$$E^{OA} = \frac{r}{q}\left(1-\frac{c}{pqK}\right) \tag{5}$$

L'effort à l'open-access, représenté Figure 6, est donc inférieur à l'effort menant à l'extinction du stock, $E=r/q$. Sauf si les coûts sont nuls, l'OA n'entraîne donc pas l'extinction du stock. L'effort à l'OA augmente avec le prix, la capturabilité et la capacité de charge du stock, et diminue avec le coût de la pêche. La biomasse à l'open-access est égale à

$$x^{OA} = \frac{c}{pq} \tag{6}$$

La biomasse à l'OA est donc positive tant que les coûts ne sont pas nuls, et dépend seulement de paramètres économiques et techniques : elle augmente avec les coûts de la pêche et elle diminue avec le prix et la capturabilité. Si cependant le prix d'une espèce augmente avec sa rareté, alors l'équilibre d'open-access peut induire l'extinction de cette espèce (Courchamp et al. 2006). C'est le cas d'une espèce d'ormeaux (*Haliotis sorenseni*), dont la surpêche a entraîné

la réduction du stock et l'augmentation conjointe du prix, incitant à exploiter davantage le stock jusqu'à ce que des mesures de préservation soient prises (Courchamp et al. 2006).

2. Rendement maximal durable (MSY)

La densité-dépendance implique que la productivité d'une population (et donc les captures qui peuvent en être tirées) est dépendante de sa densité : à faible densité, la productivité est faible puisque le nombre d'individus se reproduisant est réduit ; à forte densité, la productivité est faible également, puisque le nombre important d'individus entraîne une compétition pour les ressources ; ceci suggère qu'il existe une densité moyenne de population pour laquelle la productivité est maximale.

Le modèle de croissance densité-dépendant laisse ainsi supposer qu'en modifiant la densité d'une population, il est possible de maximiser sa productivité, et donc les rendements associés. Ce raisonnement est déjà présent chez Graham (1935), et sera formalisé par Schaefer (1954). Le but de la gestion est alors de définir l'intensité de pêche permettant de maximiser les captures, c'est-à-dire d'atteindre le *maximum sustained yield* (MSY). Ce concept, introduit dès les années 1940 (Finley 2009), deviendra par la suite le *maximum sustainable yield*, et sera traduit par *rendement maximal durable*. En termes mathématiques, ce problème s'exprime de la manière suivante :

$$\max_{E} \; h(x^*, E) \tag{7}$$

Il s'agit donc de trouver l'effort de pêche permettant de maximiser les captures à l'équilibre. En remplaçant x^* par l'expression de la biomasse à l'équilibre (Eq. 3), le problème se simplifie comme suit :

$$\max_{E} \; h(x^*, E) = qK\left(1 - \frac{q}{r}E\right)E \tag{8}$$

La dérivée de cette fonction par rapport à E s'annule pour la valeur d'effort suivante :

$$E^{MSY} = \frac{r}{2q} \tag{9}$$

ce qui correspond à la biomasse suivante :

$$x^{MSY} = \frac{K}{2} \tag{10}$$

La biomasse au MSY est donc égale à la moitié de la biomasse à l'équilibre d'un stock non pêché. Par ailleurs, les captures au MSY augmentent avec le taux de croissance et la capacité de charge :

$$h^{MSY} = \frac{rK}{4} \tag{11}$$

La relation entre captures (proportionnelles aux revenus) et effort au MSY est illustrée dans la Figure 6.

Dans la seconde moitié du XXème siècle, le MSY devient la politique de référence en matière de gestion des pêches, notamment sous l'impulsion des Etats-Unis (Finley 2009). Le concept sous-tend par exemple l'objectif d'*optimum yield* promu dans la loi américaine en 1976 par le *Magnuson-Stevens Fishery Conservation and Management Act* (NOAA 2007). Il se diffuse ensuite dans le droit international, notamment dans la Convention des Nations Unies sur le Droit de la Mer, en 1982, et dans le plan d'implémentation du Sommet Mondial sur le Développement Durable de 2002 (Mesnil 2012). Bien que le MSY soit longtemps resté ignoré par les pays européens (Mesnil 2012), il devient un axe phare de la réforme de la politique commune des pêches de 2013 (European Union 2013).

3. Rendement maximal économique (MEY)

Une critique fréquente du MSY est d'ordre économique. En effet, rechercher un rendement maximal n'est pas forcément optimal d'un point de vue économique, puisque la pêche entraîne un ensemble de coûts variables, associés à la consommation de carburant, aux réparations, etc. Au lieu des rendements en biomasse, Gordon (1954) suggère ainsi de maximiser les rendements économiques des pêcheries, définis par la différence entre les revenus et les coûts issus de la pêche. Ce rendement optimal est aujourd'hui nommé *maximum*

economic yield (MEY), ou *rendement maximal économique*. En termes mathématiques, il correspond à la solution du problème suivant :

$$\max_{E} \ \pi(x^*, E) \tag{12}$$

où π est la fonction de profit suivante :

$$\pi(x^*, E) = p\,h(x^*, E) - c\,E \tag{13}$$

Par souci de simplicité, nous considérons que les coûts augmentent linéairement avec l'effort, comme la consommation de carburant (Clark, 2006). En remplaçant x^* par l'expression de la biomasse à l'équilibre (Eq. 3), le problème se simplifie comme suit :

$$\max_{E} \ \pi(x^*, E) = pqK\left(1 - \frac{q}{r}E\right)E - cE \tag{14}$$

La dérivée de cette fonction par rapport à E s'annule pour la valeur d'effort suivante :

$$E^{MEY} = \frac{r}{2q}\left(1 - \frac{c}{pqK}\right) = E^{MSY}\left(1 - \frac{c}{pqK}\right) = \frac{E^{OA}}{2} \tag{15}$$

ce qui correspond à la biomasse suivante :

$$x^{MEY} = \frac{K}{2}\left(1 + \frac{c}{pqK}\right) = x^{MSY}\left(1 + \frac{x^{OA}}{K}\right) \tag{16}$$

Par conséquent, lorsque les coûts sont positifs, l'effort au MEY est toujours inférieur à l'effort au MSY (voir aussi la Figure 6), ce qui implique que la biomasse au MEY est toujours supérieure à la biomasse au MSY. Puisque le MEY est plus profitable et soutenable que le MSY, de nombreux économistes en appellent à choisir le MEY comme point de référence de la gestion des pêches (Grafton et al. 2007).

Cette maximisation ne prend cependant pas en compte la préférence pour le présent des pêcheurs et gestionnaires. Dans ce cas, le gestionnaire d'une ressource cherche à résoudre le problème suivant :

$$\max_{E(t)} \ \int_0^\infty \pi(t) e^{-\delta t} dt \quad \text{avec} \quad \pi(t) = p\,q\,x(t)\,E(t) - c\,E(t) \tag{17}$$

L'objectif est donc de trouver les efforts $E(t)$ qui permettent de maximiser le flux de profits dans le temps, sachant que ce flux s'amoindrit de façon exponentielle au cours du temps, selon

le taux d'escompte δ . La résolution de ce problème est décrite par Clark (2006, 2010). La stratégie optimale est celle qui ajuste la biomasse initiale le plus rapidement possible vers la biomasse à l'équilibre x_δ , qui est solution de l'équation suivante :

$$\delta = g'(x_\delta) + \frac{g(x_\delta)}{x_\delta}\left(\frac{c}{p\,q\,x_\delta - c}\right) \quad \text{avec} \quad g(x) = rx\left(1-\frac{x}{K}\right) \tag{18}$$

Cette équation signifie qu'à l'optimum, le taux d'escompte social est égal au taux d'intérêt propre du stock (Clark & Munro 1975). Ainsi, la partie gauche de l'équation (le taux d'escompte social) représente les coûts de remettre la pêche à plus tard, tandis que la partie droite (le taux d'intérêt propre du stock) représente les bénéfices de remettre la pêche à plus tard (Grafton et al. 2010). Le taux d'intérêt propre du stock est égal à l'addition du taux de croissance marginal du stock, et de l'effet marginal du stock (*marginal stock effect*). L'effet marginal du stock est ici le produit entre la croissance par unité de stock et les coûts par unité de profit. Cet effet augmente donc avec la productivité du stock et les coûts de pêche, et diminue avec le prix.

L'effort optimal dans le long terme dépend du taux d'escompte δ appliqué. En l'occurrence, lorsque le taux d'escompte est nul ($\delta = 0$), et qu'il n'y a donc pas de préférence pour le présent, alors l'effort optimal est égal à l'effort au MEY, présenté dans l'équation (15). À l'inverse, lorsque le taux d'escompte tend vers l'infini ($\delta \rightarrow \infty$), c'est-à-dire que l'exploitant n'a pas intérêt à remettre la pêche à plus tard, alors l'effort optimal est égal à l'effort à l'OA, présenté dans l'équation (5). Une préférence pour le présent nulle entraîne donc la maximisation des profits, tandis qu'une préférence pour le présent infinie entraîne la dissipation des profits. Dans certains cas (si les coûts sont très bas par exemple), une préférence pour le présent suffisamment élevée peut entraîner l'extinction du stock exploité (Clark 1973, 2006).

La maximisation de l'efficacité économique est un objectif explicite de l'*Australian Fisheries Management Act* de 1991, et est précisé dans l'*Australian Fisheries Harvest Policy* (Dichmont et al. 2010). La définition du MEY est cependant compliquée par la nécessité de

prendre en compte des données économiques fluctuantes comme les coûts de la pêche et les prix des espèces exploitées (Dichmont et al. 2010).

4. Comparaison des points de référence de gestion

Les différents points de référence présentés précédemment sont comparés dans la Figure 6. L'équilibre d'open-access (OA) est atteint lorsque la courbe de coûts croise la courbe de revenus. D'après les équations (5) et (9), l'effort à l'OA est supérieur à l'effort au MSY lorsque les coûts sont faibles, et que le prix, les capturabilités et la capacité de charge sont élevés :

$$E^{MSY} < E^{OA} \quad \Leftrightarrow \quad \frac{c}{pqK} < \frac{1}{2} \tag{19}$$

Dans la Figure 6, l'effort au MSY est moindre qu'à l'OA, et la biomasse est donc supérieure à l'OA. Mais c'est au MEY que l'effort est le plus bas, puisque l'effort au MEY est toujours inférieur à l'effort au MSY et à l'effort à l'OA : en plus de maximiser les profits, le MEY apparaît donc comme la plus soutenable des stratégies présentées.

Chacune de ces stratégies favorise un potentiel objectif de gestion. L'open-access est le résultat d'une augmentation de l'effort de pêche jusqu'à ce que les profits s'épuisent ; cet équilibre correspond donc au nombre maximal d'emplois qui peut être atteint en laissant faire les dynamiques économiques. Le MSY correspond quant à lui à une maximisation des captures, favorisant ainsi l'objectif de productivité et donc de sécurité alimentaire. Enfin, le MEY favorise l'objectif économique de profitabilité de la pêcherie, au détriment du nombre d'emplois et des captures. Cependant, aucune de ces stratégies ne spécifie d'objectif de conservation.

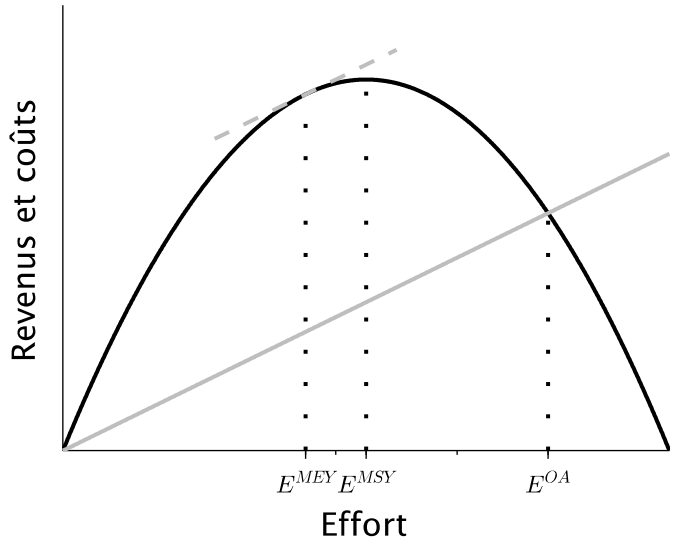


Figure 6: Relation entre les revenus et les coûts de la pêche, et l'effort de pêche dans une pêcherie monospécifique. La courbe de revenus est représentée en noir, tandis que la courbe de coûts est représentée en gris. Le MSY est atteint lorsque les revenus, qui sont proportionnels aux captures, sont maximisés, tandis que le MEY est atteint lorsque la différence entre les revenus et les coûts est maximisée, c'est-à-dire lorsque la tangente à la courbe du revenu (ligne en tirets gris) est parallèle à la courbe de coûts. L'équilibre d'open-access (OA) est atteint lorsque les courbes de revenus et de coûts se rejoignent. Les efforts au MSY, MEY et à l'équilibre d'open access (OA) sont représentés par des lignes verticales en pointillés noirs.

C. Instruments de gestion

1. Contrôle de l'accès à la pêcherie

Différents instruments permettent d'implémenter les stratégies décrites précédemment. Une première série d'instruments vise à contrôler l'accès à la pêcherie, afin d'éviter les situations d'*open-access*. La régulation de l'accès à la pêcherie peut se traduire par une limitation du nombre de licences de pêche, ou du nombre d'heures passées en mer. C'est

notamment la méthode de gestion adoptée pour la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*) en Bretagne : en effet, en baie de Saint-Brieuc, les pêcheurs n'ont le droit de draguer la coquille Saint-Jacques que 45 minutes par jour (COBRENORD 2018). La régulation de l'accès peut aussi se traduire par la définition de saisons de pêche. L'exemple le plus célèbre est certainement celui de la pêcherie de flétan du Pacifique (*Hippoglossus stenolepis*), où la réduction de la saison de pêche s'est accompagnée d'une augmentation de la capacité des vaisseaux de pêche (Gordon 1954).

La mise en place d'aires marines protégées (AMP) constitue également une forme de contrôle de l'accès à la pêcherie, dans la mesure où elle implique une régulation de l'entrée dans la zone protégée. Selon la *World Database on Protected Areas*, initiée par le Programme des Nations-Unies pour l'Environnement et l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature, 7.26% des océans sont actuellement couverts par une aire marine protégée (IUCN & UNEP 2018). La pêche est complètement prohibée au sein de certaines AMP, comme les réserves intégrales, mais celles-ci représentent moins de 10% des aires marines protégées mondiales (Costello & Ballantine 2015). Des méta-analyses indiquent que la mise en place d'une réserve augmente en moyenne la biomasse des stocks, leur densité, la taille corporelle des poissons et la richesse spécifique au sein de la zone protégée (Lester et al. 2013). Certaines études concluent également que la mise en place d'une réserve peut augmenter la productivité en dehors de la réserve (Roberts 2001; White & Kendall 2007). Cependant, le redéploiement de l'effort de pêche autour des zones protégées peut augmenter la surpêche en dehors de la réserve (Hilborn et al. 2004; Abbott & Haynie 2012), et la mise en place d'une réserve peut réduire la productivité des pêcheries adjacentes si les ressources produites au sein de la réserve sont peu mobiles (Hilborn 2012). Une synthèse de la littérature révèle ainsi qu'un nombre équivalent d'études concluent que la présence ou l'absence d'AMP permet de maximiser les captures (ou la profitabilité) des pêcheries (Gaines et al. 2010). Ces résultats

indiquent néanmoins que la mise en place d'une AMP peut être compatible avec l'optimisation des captures ou des profits.

Définir la position et l'étendue spatiale d'une AMP nécessite cependant de connaître l'écologie des populations concernées. En particulier, lorsque plusieurs populations sont reliées par des migrations de larves, de juvéniles ou d'adultes, elles forment une même *métapopulation*, dont la structure spatiale influence les dynamiques (Hanski 1998; Tromeur et al. 2016). Par exemple, la croissance d'un stock peut être forte dans certaines localités (dites *sources*), et faible dans d'autres localités (dites *puits*). Comme le montrent (Crowder et al. 2000), la position des AMP devrait ainsi favoriser prioritairement la conservation des zones sources. De plus, plusieurs études suggèrent que quelques grandes réserves seraient plus efficaces en termes de conservation qu'un plus grand nombre de petites réserves (Walters 2000; Edgar et al. 2014).

2. Contrôle du profil de pêche et de la capacité

Le profil de pêche (ou *fishing pattern*) caractérise la sélectivité avec laquelle est pêchée une ressource hétérogène, comme un stock composé de différentes tailles, ou une pêcherie composée de différentes espèces. Le contrôle du profil de pêche peut prendre deux formes : le contrôle des captures (tailles limites) ou le contrôle des engins de pêche (types de filets, etc.). Le contrôle des captures consiste à définir des tailles minimales, afin de favoriser la croissance des petites tailles (Mullon et al. 2012), ou des tailles maximales, visant à favoriser la reproduction des *big old fat fecund female fish* (BOFFFFs), dont la productivité serait bien supérieure aux plus petites tailles (Hixon et al. 2014; Barneche et al. 2018). Le contrôle des engins de pêche consiste à mettre en place des régulations visant à modifier les capturabilités d'une flottille (Kolding et al. 2015), par exemple en interdisant certains types de filets. La régulation des filets peut avoir des conséquences similaires au contrôle des tailles pêchées ; ainsi, augmenter la maille des filets réduit la proportion de petites tailles capturées.

Les régulations visent également à endiguer la surcapacité des pêcheries, souvent associée à la surexploitation des stocks. Un ensemble de régulations techniques, par exemple sur la taille et le tonnage des bateaux, permettent de réduire la capacité des flottilles. Des instruments économiques peuvent également y participer. C'est le cas de certaines subventions, comme les programmes de rachat des vaisseaux de pêche (Sumaila et al. 2010). De la même manière, réduire des subventions augmentant la capacité (comme des subventions à l'installation) ou l'effort de pêche (comme les subventions sur les carburants), ou instaurer des taxes ayant le même effet, permettrait de réguler la capacité et l'effort de pêche (OECD 2017).

3. Contrôle des captures

Une dernière série d'instruments consiste à réguler les rendements issus de la pêche, c'est-à-dire les variables de sortie de la pêcherie. C'est le cas des quotas de captures, mis en place pour de nombreux stocks gérés par l'Union Européenne : l'autorité fixe pour chaque stock un maximum de captures, le *total allowable catch* (TAC), qui est ensuite réparti entre pêcheurs. Cet instrument entraîne cependant le problème des *choke species* dans les pêcheries mixtes (Rindorf et al. 2016) : l'effort d'un pêcheur possédant des quotas pour plusieurs espèces est contraint par l'espèce dont le quota est atteint le plus rapidement (c'est-à-dire pour l'effort de pêche le plus bas). Il doit donc arrêter de pêcher alors qu'il lui reste des quotas pour d'autres stocks.

Dans le cadre d'une gestion par quota individuel transférable (*individual transferable quota*, ITQ), un quota total est défini puis réparti entre pêcheurs, qui peuvent ensuite échanger leurs quotas individuels sur un marché de quotas, induisant un prix de quota. Ce système a d'abord été introduit en Islande en 1979 (Arnason 1996), puis dans de nombreux autres pêcheries. Ainsi, en 2003, 148 pêcheries étaient soumises à un système d'ITQ (Costello et al. 2008). D'après ces mêmes données, les stocks gérés par ITQ étaient plus durables que les

autres stocks gérés. De plus, des simulations indiquent qu'une gestion par ITQ serait à la fois plus soutenable et plus profitable qu'une limitation des efforts au MSY (Costello et al. 2016). Cependant, la transférabilité des quotas individuels peut entraîner une concentration des quotas dans les mains de certaines entreprises, menant à des situations de quasi-monopole, et réduisant la diversité des métiers d'une pêcherie (Sumaila 2010; Péreau et al. 2012).

4. Structures de gestion et gouvernance

Les instruments de gestion des pêcheries sont décidés et mis en place par une grande diversité de structures institutionnelles, caractérisées par différentes échelles d'organisation et de gestion. En haute mer, regroupant près de 60% des océans, les pêcheries sont régulées par des *organisations régionales de gestion des pêches*, ou *regional fisheries management organizations* (RFMOs). La quinzaine de RFMOs existant actuellement couvre la quasi-totalité des hautes mers (Cullis-Suzuki & Pauly 2010). L'ICCAT (International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas) concerne par exemple l'ensemble de l'océan Atlantique. Cependant, l'efficacité des RFMOs, notamment en termes de conservation des stocks, est actuellement remise en cause (Cullis-Suzuki & Pauly 2010). Ces inefficacités peuvent provenir en théorie de la difficulté d'un grand nombre de pays à coopérer (Bjørndal et al. 2000). De plus, ces organisations peuvent impliquer des coûts de coordination importants, d'autant que la plupart des décisions sont prises par consensus (Hilborn et al. 2005).

Les eaux nationales sont restreintes à la zone économique exclusive (ZEE), qui s'étend de la côte à 200 milles marins (environ 370km). Dans cette ZEE, l'Etat côtier possède des droits de gestion des ressources naturelles, dont les ressources halieutiques. La gestion des pêches dans les ZEE est plus ou moins décentralisée (Hilborn et al. 2005). Dans de nombreux pays se développent des initiatives de co-gestion (*co-management*), caractérisées par une participation conjointe du gouvernement national et des organisations de pêcheurs (Jentoft 1989). Le mode de gestion le plus décentralisé consiste en une gestion par les communautés

locales, ou *community-based resource management*, dans lesquelles ceux qui suivent les règles sont ceux qui les édictent (Berkes 2006). De nombreux travaux soulignent l'intérêt de ce mode de gestion pour l'exploitation des ressources naturelles (Berkes et al. 1989; Ostrom 2009). Une gestion locale réduirait notamment les coûts associés à la coordination des différents acteurs (Ostrom 2009). Cependant, une coordination entre les échelles locales et des échelons plus larges semble nécessaire afin de soutenir et surveiller l'échelon local (Berkes 2006). L'enjeu majeur des structures de gestion est que leur échelle spatiale soit adaptée à celle de la ressource biologique (Hilborn et al. 2005). Une gestion locale semble ainsi particulièrement pertinente pour des ressources peu mobiles. Cependant, de nombreuses populations sont structurées dans l'espace, et requièrent ainsi une coordination entre une gestion locale et une gestion régionale (Hilborn et al. 2005).

En résumé, la gestion classique des pêches est fondée sur la définition de points de référence mono-spécifiques et leur mise en place par une régulation de l'accès, du profil de pêche ou des captures, à travers des structures de gestion impliquant plus ou moins les différentes parties prenantes. La gestion écosystémique naît d'une critique de cette gestion, en particulier des points de référence mono-spécifiques, qui rejaillit sur les instruments et les structures de gestion.

III. La gestion écosystémique des pêches

A. Origines : critique de la gestion classique

L'hégémonie du concept de rendement maximal durable (MSY) a été très tôt critiquée, notamment par Larkin (1977). Cette remise en question vise en particulier le caractère mono-spécifique du concept de MSY, et s'applique également au MEY. Larkin attaque d'abord l'application du MSY à des pêcheries mixtes, dans lesquelles plusieurs espèces sont capturées simultanément - on dit aussi qu'elle sont en *interaction technique*. Dans la mesure ou les MSY des différentes espèces sont atteints pour des efforts distincts, il est impossible de maximiser simultanément les captures de ces espèces. Il suggère ainsi que "dans ces pêcheries, les espèces de moindre productivité sont progressivement éliminées ou amenées à la limite de l'extinction par la pêcherie qui exploite l'espèce la plus productive à son MSY supposé". Selon le même raisonnement, viser le MEY de l'espèce la plus profitable dans une pêcherie mixte menacerait les espèces peu productives et profitables.

La seconde critique de Larkin est que l'hégémonie du MSY a négligé la complexité écosystémique des pêcheries : les espèces pêchées sont en effet reliées les unes aux autres par des interactions écologiques de prédation, compétition, et facilitation. Ainsi, le MSY d'une espèce dépend nécessairement des MSY des autres espèces avec lesquelles il interagit. En particulier, si les captures d'une proie sont élevées, alors les captures de son prédateur sont faibles, puisqu'une grande partie de la biomasse de proie est appropriée par la pêche ; le rendement maximal d'une proie et celui de son prédateur sont donc négativement corrélés dans un système prédateur-proie (May et al. 1979). Dans des réseaux trophiques complexes, l'impact de la pêche d'une espèce sur ses proies et ses prédateurs dépend de l'ensemble des interactions indirectes liant ces espèces (Yodzis 2001). Des simulations ont d'ailleurs montré qu'appliquer des MSY individuels dans un réseau trophique réduit généralement la biomasse et les captures des hauts niveaux trophiques, et ce bien que les MSY aient été calculés en

prenant en compte les interactions trophiques (Walters et al. 2005). Naturellement, ces critiques s'appliquent également à la stratégie de maximisation des profits (MEY), qui est aussi mono-spécifique.

Les stratégies de gestion classiques sont également critiquées car elles ne supposent l'optimisation que d'un seul objectif : le rendement au MSY, les profits au MEY et l'emploi associé à l'effort de pêche à l'OA. Ces stratégies peuvent cependant affecter d'autres objectifs, économiques comme écologiques. En l'occurrence, ces stratégies ne considèrent pas d'objectif écologique, comme par exemple le maintien de la biodiversité ou la résilience de la pêcherie. Beddington & Cooke (1982) ont ainsi montré que l'application du MSY dans un système prédateur-proie pouvait nuire à la stabilité du système. De la même manière, les travaux de Walters et al. (2005) soulignent les conséquences du MSY sur la structure des réseaux trophiques exploités. Les concepts de gestion classiques ne prennent donc pas en compte les conséquences de leur application sur les écosystèmes marins et sur les nombreux services écosystémiques qui en dépendent.

B. Définition et principes

L'approche écosystémique de la gestion de la biodiversité émerge principalement dans les années 1970, suite notamment à la conférence de Stockholm de 1972. L'objectif est alors de développer des approches plus intégrées de la gestion de l'environnement, basées notamment sur les avancées de l'écologie scientifique. Mais ce n'est qu'en 2003 que la FAO propose la définition la plus répandue de la gestion écosystémique des pêcheries, ou *ecosystem-based fisheries management* (EBFM) : "l'approche écosystémique des pêcheries vise à trouver un équilibre entre divers objectifs sociaux, en prenant en compte les connaissances et les incertitudes sur les composantes biotique, abiotique et humaine des écosystèmes et leur interactions, ainsi qu'en appliquant une approche intégrée des pêcheries dans le cadre de limites ayant un sens écologique" (FAO 2003). En d'autres mots, la gestion

écosystémique des pêches cherche à réconcilier la gestion des pêches - c'est-à-dire la satisfaction des besoins de la société - et la gestion des écosystèmes - c'est-à-dire la préservation de la diversité et du fonctionnement des écosystèmes.

1. Premier principe : intégration de la complexité écosystémique

La gestion écosystémique des pêches vise en premier lieu à prendre en compte la complexité écosystémique des pêcheries dans les modèles de gestion. Cela suppose d'abord d'intégrer des paramètres biophysiques tels que la température ou les concentrations en nutriments dans les modèles utilisés. Les points de référence obtenus dépendent ainsi des déterminants environnementaux pris en compte. Des variables biophysiques ont notamment été intégrées aux plans de gestion de différentes espèces de grands pélagiques ; par exemple, dans le Pacifique sud-est, le modèle de gestion de l'espadon (*Xiphias gladius*) intègre des variables climatiques, hydrographiques, et liées à la production primaire (Skern-Mauritzen et al. 2016).

Prendre en compte la complexité écosystémique des pêches suppose également de replacer chaque espèce pêchée dans le réseau écologique dont elle fait partie. Cela nécessite des informations sur les interactions (prédation, etc.) entre les espèces pêchées ou non. Par exemple, le plan de gestion des stocks d'aiglefin (*Melanogrammus aeglefinus*) dans la mer de Barents intègre la prédation de cette espèce par les populations de cabillaud (Skern-Mauritzen et al. 2016). La prise en compte des interactions écologiques peut également favoriser les rendements de certains stocks. Par exemple, dans la mer Baltique, le quota optimal de cabillaud calculé à partir d'un modèle multi-spécifique est supérieur au quota mono-spécifique (Norrström et al. 2016).

Plusieurs approches de modélisation ont été développées afin d'intégrer la complexité écosystémique dans la gestion des pêches (Plagányi 2007). Ces modèles diffèrent principalement par leur niveau de complexité et de réalisme. Une première catégorie de

modèles cherche à décrire l'ensemble des organismes d'un réseau trophique, du producteur primaire au top prédateur. Le plus célèbre est certainement *Ecopath* (Christensen & Pauly 1992), qui décrit les flux de biomasse à l'équilibre, et sa version dynamique, *Ecopath with Ecosim*, ou *EwE* (Christensen & Walters 2004). Le modèle *Atlantis* permet quant à lui d'inclure les rétroactions entre les dynamiques écologiques et les décisions de gestion (Fulton et al. 2011). De nombreux autres types de modèles s'intéressent avant tout aux niveaux trophiques supérieurs ; citons par exemple les modèles individu-centrés, tels qu'*OSMOSE* (Shin & Cury 2001), ou les modèles bio-énergétiques, dont les paramètres sont basés sur des relations dépendantes de la taille des espèces exploitées (Yodzis 1998). Enfin, certains modèles ont été développés afin d'étudier des pêcheries spécifiques, comme le *krill-predator-fishery model* (Plagányi 2007).

L'intégration d'une complexité écosystémique dans des plans de gestion reste cependant marginale. Une méta-analyse récente conclut en effet que sur 1200 stocks étudiés, seuls 24 intègrent des paramètres biophysiques ou des interactions écologiques (Skern-Mauritzen et al. 2016). Parmi ces 24 modèles de gestion, 15 intègrent un déterminant environnemental (température, etc.) et 11 prennent en compte l'interaction de prédation entre le stock étudié et un autre stock. Cette étude ne recense cependant pas de modèle de gestion prenant en compte l'interaction du stock pêché avec plusieurs autres espèces, soulignant ainsi le faible développement des modèles de réseaux trophiques dans la gestion des pêcheries mondiales.

Notons enfin que les pêcheries multi-espèces sont généralement caractérisées par la présence de multiples flottilles de pêches, possédant des profils de pêche et des dynamiques variés. Comme le montre Burgess (2015), une diversité de flottilles complémentaires permet d'assurer des rendements élevés et de préserver les stocks fragiles. Mais plusieurs flottilles peuvent également être en compétition pour une même ressource (Ulrich et al. 2001). Ainsi la gestion des pêches implique-t-elle de définir la façon dont ces différentes flottilles partagent

les licences de pêche ou les quotas (Guillen et al. 2013). En particulier, il importe de définir les répartitions d'efforts ou de quotas répondant aux objectifs économiques et écologiques des pêcheries multi-espèces.

2. Second principe : intégration de multiples objectifs de gestion

L'approche écosystémique de la gestion des pêches est souvent réduite à la prise en compte de la seule complexité écosystémique des pêcheries (Pikitch et al. 2004). Mais selon la définition de la FAO, cette approche vise d'abord à "trouver un équilibre entre divers objectifs sociaux". L'approche écosystémique des pêches requiert donc l'intégration de multiples objectifs de gestion, écologiques comme économiques. Les nombreux services écosystémiques prodigués par les écosystèmes marins font partie de ces objectifs de gestion potentiels.

Dans un cadre multi-critères, la définition de politiques durables de gestion requiert des méthodes spécifiques, partiellement résumées par Mardle & Pascoe (1999). Une première série de méthodes cherche à maximiser une somme pondérée d'objectifs, les pondérations étant définies auparavant par le gestionnaire de la ressource. Dans une deuxième série de méthodes (*multi-objective programming*), les pondérations ne sont pas définies à l'avance, et l'optimisation multi-critères donne ainsi l'ensemble des solutions possibles ; il revient ensuite au gestionnaire de décider laquelle il favorisera. Dans ces deux cas, la définition opérationnelle des politiques de gestion nécessite de sonder les préférences des acteurs de terrain pour l'un ou l'autre des objectifs (Mardle & Pascoe 1999; Kempf et al. 2016). Une méthode récente, l'éco-viabilité, cherche à contrôler les pêcheries de manière à vérifier à tout moment un ensemble de contraintes, économiques comme écologiques (Béné et al. 2001; Doyen et al. 2017). L'éco-viabilité a été appliquée à un ensemble de pêcheries, artisanales comme industrielles, montrant la possibilité d'améliorer conjointement les performances écologiques et économiques d'une pêcherie (Doyen et al. 2017).

En pratique, les politiques de gestion des pêches intègrent souvent plusieurs objectifs, écologiques et économiques. C'est le cas de la politique américaine de gestion des pêches (NOAA 2007), basée sur le concept d'*optimum yield* (Larkin 1977). En effet, l'*optimum yield* est défini comme la "quantité de poisson apportant les plus grands bénéfices à la Nation" et est estimé "sur la base du MSY, réduit par tout facteur économique, social, ou économique" (Patrick & Link 2015). Le MSY n'est donc plus un objectif de gestion, mais un plafond au-dessous duquel doivent se situer les stratégies de gestion optimales. Hilborn (2010) suggère ainsi qu'une faible pression de pêche permet des rendements proches de ceux du MSY, tout en maintenant des biomasses élevées. En Europe, la politique commune des pêches ne fait pas mention du concept d'OY, mais elle se donne pour objectifs à la fois la durabilité écologique des pêcheries, et le maintien de bénéfices économiques et sociaux (European Union 2013). La plupart des politiques de gestion des pêches font donc explicitement mention de plusieurs objectifs de gestion, ouvrant ainsi la voie à une gestion écosystémique des pêches (Patrick & Link 2015).

La gestion écosystémique des pêches est un paradigme relativement récent, visant une gestion intégrée des pêcheries en tant que socio-écosystèmes complexes. Ceci implique de prendre en compte la complexité écosystémique des pêcheries, ainsi que l'ensemble des services écosystémiques qui en dépendent. Cependant, l'existence d'interactions entre espèces pêchées et de compromis entre objectifs de gestion compliquent la mise en œuvre d'une gestion écosystémique. L'enjeu de cette thèse est ainsi d'élaborer et d'évaluer des stratégies de gestion multi-spécifiques (premier principe de la gestion écosystémique des pêches), permettant de répondre à de multiples objectifs de gestion (second principe de la gestion écosystémique des pêches).

Références

Abbott, J. K., and A. C. Haynie. 2012. What are we protecting? Fisher behavior and the unintended consequences of spatial closures as a fishery management tool. Ecological Applications 22:762–777.

Armsworth, P. R., and J. E. Roughgarden. 2003. The economic value of ecological stability. Proceedings of the National Academy of Sciences 100:7147–7151.

Arnason, R. 1996. On the ITQ fisheries management system in Iceland. Reviews in Fish Biology and Fisheries 6:63–90.

Barneche, D. R., D. R. Robertson, C. R. White, and D. J. Marshall. 2018. Fish reproductive-energy output increases disproportionately with body size. Science 360:642–645.

Baumgärtner, S., and S. Strunz. 2014. The economic insurance value of ecosystem resilience. Ecological Economics 101:21–32.

Beddington, J. R., and J. G. Cooke. 1982. Harvesting from a prey-predator complex. Ecological Modelling 14:155–177.

Béné, C., L. Doyen, and D. Gabay. 2001. A viability analysis for a bio-economic model. Ecological Economics 36:385–396.

Bennett, E. M., G. D. Peterson, and L. J. Gordon. 2009. Understanding relationships among multiple ecosystem services. Ecology Letters 12:1394–1404.

Berkes, F. 2006. From community-based resource management to complex systems: The scale issue and marine commons. Ecology and Society 11:art45.

Berkes, F., D. Feeny, B. J. McCay, and J. M. Acheson. 1989. The benefits of the commons. Nature 340:91–93.

Bjørndal, T., V. Kaitala, M. Lindroos, and G. R. Munro. 2000. The management of high seas fisheries. Annals of Operations Research 94:183–196.

Branch, T. A., O. P. Jensen, D. Ricard, Y. Ye, and R. Hilborn. 2011. Contrasting global trends in marine fishery status obtained from catches and from stock assessments. Conservation Biology 25:777–786.

Branch, T. A., R. Watson, E. A. Fulton, S. Jennings, C. R. McGilliard, G. T. Pablico, D. Ricard, et al. 2010. The trophic fingerprint of marine fisheries. Nature 468:431–435.

Brännström, A., N. Loeuille, and U. Dieckmann. 2016. *Ecological and evolutionary consequences of harvesting on species extinction in food webs*.

Britten, G. L., M. Dowd, C. Minto, F. Ferretti, F. Boero, and H. K. Lotze. 2014. Predator decline leads to decreased stability in a coastal fish community. Ecology Letters 17:1518–1525.

Brose, U., R. J. Williams, and N. D. Martinez. 2006. Allometric scaling enhances stability in complex food webs. Ecology Letters 9:1228–1236.

Burgess, M. G. 2015. Consequences of fleet diversification in managed and unmanaged fisheries. (M.-J. Rochet, ed.)Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 72:54–70.

Casini, M., J. Lovgren, J. Hjelm, M. Cardinale, J.-C. Molinero, and G. Kornilovs. 2008. Multi-level trophic cascades in a heavily exploited open marine ecosystem. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 275:1793–1801.

Chassot, E., S. Bonhommeau, N. K. Dulvy, F. Mélin, R. Watson, D. Gascuel, and O. Le Pape. 2010. Global marine primary production constrains fisheries catches. Ecology Letters 13:495–505.

Christensen, V., and D. Pauly. 1992. ECOPATH II — a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. Ecological Modelling 61:169–185.

Christensen, V., and C. J. Walters. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. Ecological Modelling 172:109–139.

Clark, C. W. 1973. The economics of overexploitation. Science 181:630–634.

———. 2006. The worldwide crisis in fisheries: Economic models and human behaviour. Cambridge University Press.

———. 2010. Mathematical bioeconomics: The mathematics of conservation (3rd ed.). Wiley.

Clark, C. W., and G. R. Munro. 1975. The economics of fishing and modern capital theory: A simplified approach. Journal of Environmental Economics and Management 2:92–106.

Clark, C. W., G. R. Munro, and U. R. Sumaila. 2005. Subsidies, buybacks, and sustainable fisheries. Journal of Environmental Economics and Management 50:47–58.

Clavel, J., R. Julliard, and V. Devictor. 2011. Worldwide decline of specialist species : toward a global functional homogenization ? Frontiers in ecology and the environment 9:222–228.

COBRENORD. 2018. Gestion de la coquille Saint-Jacques.

Costanza, R., R. Arge, R. de Groot, S. Farberk, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, et al. 1997. The value of the world 's ecosystem services and natural capital. Nature 387:253–260.

Costello, C., S. D. Gaines, and J. Lynham. 2008. Can catch shares prevent fisheries collapse? Science 321:1678–1681.

Costello, C., D. Ovando, T. Clavelle, C. K. Strauss, R. Hilborn, M. C. Melnychuk, T. A. Branch, et al. 2016. Global fishery prospects under contrasting management regimes. Proceedings of the National Academy of Sciences 113:5125–5129.

Costello, M. J., and B. Ballantine. 2015. Biodiversity conservation should focus on no-take Marine Reserves. Trends in Ecology & Evolution 30:507–509.

Courchamp, F., E. Angulo, P. Rivalan, R. J. Hall, L. Signoret, L. Bull, and Y. Meinard. 2006. Rarity value and species extinction: The anthropogenic Allee effect. (G. Mace, ed.)PLoS Biology 4:e415.

Crowder, L. B., S. J. Lyman, W. F. Figueira, and J. Priddy. 2000. Source-sink population dynamics and the problems of siting marine reserves. Bulletin of Marine Science 66:799–820.

Cullis-Suzuki, S., and D. Pauly. 2010. Failing the high seas: A global evaluation of regional fisheries management organizations. Marine Policy 34:1036–1042.

de Groot, R. ., M. A. Wilson, and R. M. J. Boumans. 2002. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. Ecological Economics 41:393–408.

de Groot, R., L. Brander, S. van der Ploeg, R. Costanza, F. Bernard, L. Braat, M. Christie, et al. 2012. Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. Ecosystem Services 1:50–61.

de Mazancourt, C., F. Isbell, A. Larocque, F. Berendse, E. De Luca, J. B. Grace, B. Haegeman, et al. 2013. Predicting ecosystem stability from community composition and biodiversity. (D. Hooper, ed.)Ecology Letters 16:617–625.

Díaz, S., U. Pascual, M. Stenseke, B. Martín-lópez, R. T. Watson, Z. Molnár, R. Hill, et al. 2018. Assessing nature's contributions to people. Science 359:270–272.

Dichmont, C. M., S. Pascoe, T. Kompas, A. E. Punt, and R. Deng. 2010. On implementing maximum economic yield in commercial fisheries. Proceedings of the National Academy of Sciences 107:16–21.

Donohue, I., H. Hillebrand, J. M. Montoya, O. L. Petchey, S. L. Pimm, M. S. Fowler, K. Healy, et al. 2016. Navigating the complexity of ecological stability. (F. Adler, ed.)Ecology Letters 19:1172–1185.

Doyen, L., C. Béné, M. Bertignac, F. Blanchard, A. A. Cissé, C. Dichmont, S. Gourguet, et al. 2017. Ecoviability for ecosystem-based fisheries management. Fish and Fisheries 1–17.

Doyen, L., A. A. Cissé, N. Sanz, F. Blanchard, and J.-C. Péreau. 2018. The tragedy of open ecosystems. Dynamic Games and Applications 8:117–140.

Doyen, L., and P. Saint-Pierre. 1997. Scale of viability and minimal time of crisis. Set-Valued Analysis 5:227–246.

Duncan, C., J. R. Thompson, and N. Pettorelli. 2015. The quest for a mechanistic understanding of biodiversity–ecosystem services relationships. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 282:20151348.

Edgar, G. J., R. D. Stuart-Smith, T. J. Willis, S. Kininmonth, S. C. Baker, S. Banks, N. S. Barrett, et al. 2014. Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. Nature 506:216–220.

Eikeset, A. M., A. Richter, E. Dunlop, U. Dieckmann, and N. C. Stenseth. 2013. Economic repercussions of fisheries-induced evolution. Proceedings of the National Academy of Sciences 110:12259–12264.

Essington, T. E., A. H. Beaudreau, and J. Wiedenmann. 2006. Fishing through marine food webs. Proceedings of the National Academy of Sciences 103:3171–3175.

European Union Regulation (EU) No 1380/2013 of the European Parliament and the Council (2013). European Union.

FAO. 2003. *Fisheries management: the ecosystem approach to fisheries*. FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries (Vol. 4).

———. 2016. *The state of world fisheries and aquaculture*.

Finley, C. 2009. The social construction of fishing, 1949. Ecology and Society 14.

Fulton, E. A., J. S. Link, I. C. Kaplan, M. Savina-Rolland, P. Johnson, C. Ainsworth, P. Horne, et al. 2011. Lessons in modelling and management of marine ecosystems: the Atlantis experience. Fish and Fisheries 12:171–188.

Gaines, S. D., C. White, M. H. Carr, and S. R. Palumbi. 2010. Designing marine reserve networks for both conservation and fisheries management. Proceedings of the National Academy of Sciences 107:18286–18293.

Gamfeldt, L., J. S. Lefcheck, J. E. K. Byrnes, B. J. Cardinale, J. E. Duffy, and J. N. Griffin. 2015. Marine biodiversity and ecosystem functioning: what's known and what's next? Oikos 124:252–265.

Gardmark, A., M. Casini, M. Huss, A. van Leeuwen, J. Hjelm, L. Persson, and A. M. de Roos. 2014. Regime shifts in exploited marine food webs: detecting mechanisms underlying alternative stable states using size-structured community dynamics theory. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 370:20130262–20130262.

Gause, G. F. 1934. The Struggle for Existence.

Gordon, H. S. 1954. The economic theory of a common-property resource: The fishery. Journal of Political Economy 62:124–142.

Grafton, R. Q., T. Kompas, L. Chu, and N. Che. 2010. Maximum economic yield. Australian Journal of Agricultural and Resource Economics 54:273–280.

Grafton, R. Q., T. Kompas, and R. Hilborn. 2007. Economics of overexploitation revisited. Science 318:1601–1601.

Graham, M. 1935. Modern theory of exploiting a fishery, and applications to North Sea trawling. Journal du Conseil International Permanent pour l'exploration de la Mer 10:264–274.

Guillen, J., C. Macher, M. Merzéréaud, M. Bertignac, S. Fifas, and O. Guyader. 2013. Estimating MSY and MEY in multi-species and multi-fleet fisheries, consequences and limits: An application to the Bay of Biscay mixed fishery. Marine Policy 40:64–74.

Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. Nature 396:41–49.

Hardin, G. 1968. The tragedy of the commons. Science 162:1243–1248.

Hardy, P.-Y., C. Béné, L. Doyen, J. C. Pereau, and D. Mills. 2016. Viability and resilience of small-scale fisheries through cooperative arrangements. Environment and Development Economics 21:713–741.

Harley, S. J., R. A. Myers, and A. Dunn. 2001. Is catch-per-unit-effort proportional to abundance? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58:1760–1772.

Heino, M., L. Baulier, D. S. Boukal, B. Ernande, F. D. Johnston, F. M. Mollet, H. Pardoe, et al. 2013. Can fisheries-induced evolution shift reference points for fisheries management? ICES Journal of Marine Science 70:707–721.

Hilborn, R. 2006. Faith-based fisheries. Fisheries 554–555.

———. 2010. Pretty Good Yield and exploited fishes. Marine Policy 34:193–196.

———. 2012. Overfishing: What everyone needs to know. Oxford University Press, New York.

Hilborn, R., J. M. Orensanz, and A. M. Parma. 2005. Institutions, incentives and the future of fisheries. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 360:47–57.

Hilborn, R., K. Stokes, J.-J. Maguire, T. Smith, L. W. Botsford, M. Mangel, J. Orensanz, et al. 2004. When can marine reserves improve fisheries management? Ocean & Coastal Management 47:197–205.

Hixon, M. A., D. W. Johnson, and S. M. Sogard. 2014. BOFFFFs: on the importance of conserving old-growth age structure in fishery populations. ICES Journal of Marine Science 71:2171–2185.

Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. Annual Review of Ecology and Systematics 4:1–23.

Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecological Monographs 75:3–35.

Hsieh, C., C. S. Reiss, J. R. Hunter, J. R. Beddington, R. M. May, and G. Sugihara. 2006. Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. Nature 443:859–862.

IUCN, and UNEP. 2018. Protected Planet.

Jentoft, S. 1989. Fisheries co-management. Marine Policy 13:137–154.

Kempf, A., J. Mumford, P. Levontin, A. Leach, A. Hoff, K. G. Hamon, H. Bartelings, et al. 2016. The MSY concept in a multi-objective fisheries environment – Lessons from the North Sea. Marine Policy 69:146–158.

Kleisner, K., D. Zeller, R. Froese, and D. Pauly. 2013. Using global catch data for inferences on the world's marine fisheries. Fish and Fisheries 14:293–311.

Kolding, J., R. Law, M. Plank, and P. A. M. Van Zwieten. 2015. The optimal fishing pattern. Freshwater Fisheries Ecology 524–540.

Kuparinen, A., and J. Merilä. 2007. Detecting and managing fisheries-induced evolution. Trends in Ecology & Evolution 22:652–659.

Larkin, P. A. 1977. An epitaph for the concept of maximum sustained yield. Transactions of the American Fisheries Society 106:1–11.

Lester, S. E., C. Costello, B. S. Halpern, S. D. Gaines, C. White, and J. A. Barth. 2013. Evaluating tradeoffs among ecosystem services to inform marine spatial planning. Marine Policy 38:80–89.

Levrel, H., and A. Missemer. 2018. La mise en économie de la nature , contrepoints historiques et contemporains. Revue économique.

Loeuille, N. 2010. Influence of evolution on the stability of ecological communities. Ecology Letters 13:1536–1545.

Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, et al. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. Science 294:804–808.

Lynam, C. P., M. J. Gibbons, B. E. Axelsen, C. A. J. Sparks, J. Coetzee, B. G. Heywood, and A. S. Brierley. 2006. Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem. Current Biology 16:1976.

Mardle, S., and S. Pascoe. 1999. A review of applications of multiple-criteria decision-making techniques to fisheries. Marine Resource Economics 14:41–63.

Maunder, M., J. Sibert, A. Fonteneau, J. Hampton, P. Kleiber, and S. Harley. 2006. Interpreting catch per unit effort data to assess the status of individual stocks and communities. ICES Journal of Marine Science 63:1373–1385.

May, R. M., J. R. Beddington, C. W. Clark, S. J. Holt, and R. M. Laws. 1979. Management of multispecies fisheries. Science 205:267–277.

McCauley, D. J. 2006. Selling out on nature. Nature 443:27–28.

Mesnil, B. 2012. The hesitant emergence of maximum sustainable yield (MSY) in fisheries policies in Europe. Marine Policy 36:473–480.

Millenium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and human well-being*.

Mullon, C., J. G. Field, O. Thébaud, P. Cury, and C. Chaboud. 2012. Keeping the big fish: Economic and ecological tradeoffs in size-based fisheries management. Journal of Bioeconomics 14:267–285.

Myers, R. A., J. K. Baum, T. D. Shepherd, S. P. Powers, and C. H. Peterson. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. Science 315:1846–1850.

Myers, R. A., and B. Worm. 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. Nature 423:280–283.

NOAA Magnuson-Stevens Fishery Conservation and Management Act (2007).

Norrström, N., M. Casini, and N. M. A. Holmgren. 2016. Nash equilibrium can resolve conflicting maximum sustainable yields in multi-species fisheries management. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil.

OECD. 2017. Support to fisheries: Levels and impacts.

Olsen, E. M., M. Heino, G. R. Lilly, M. J. Morgan, J. Brattey, B. Ernande, and U. Dieckmann. 2004. Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. Nature 428:932–935.

Ostrom, E. 2009. A general framework for analyzing sustainability of social-ecological systems. Science 325:419–422.

Patrick, W. S., and J. S. Link. 2015. Hidden in plain sight : Using optimum yield as a policy framework to operationalize ecosystem-based fisheries management. Marine Policy 62:74–81.

Pauly, D. 2007. The Sea Around Us Project : Documenting and communicating global fisheries impacts on marine ecosystems. Ambio 36:290–295.

Pauly, D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese, and F. Torres Jr. 1998. Fishing down marine food webs. Science 279:860–863.

Pauly, D., and D. Zeller. 2016. Catch reconstructions reveal that global marine fisheries catches are higher than reported and declining. Nature Communications 7:10244.

Pearson, R. G. 2016. Reasons to conserve nature. Trends in Ecology & Evolution 31:366–371.

Péreau, J.-C., L. Doyen, L. R. Little, and O. Thébaud. 2012. The triple bottom line: Meeting ecological, economic and social goals with individual transferable quotas. Journal of Environmental Economics and Management 63:419–434.

Pikitch, E. K., C. Santora, E. A. Babcock, A. Bakun, R. Bonfil, D. O. Conover, P. Dayton, et al. 2004. Ecosystem-based fishery management. Science 305:346–347.

Plagányi, E. E. 2007. *Models for an ecosystem approach to fisheries* (Vol. 477). Rome.

Renneville, C., A. Le Rouzic, M. Baylac, A. Millot, S. Loisel, and E. Edeline. 2016. Morphological drivers of trophic cascades. Oikos 125:1193–1202.

Richardson, A. J., A. Bakun, G. C. Hays, and M. J. Gibbons. 2009. The jellyfish joyride : causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. Trends in Ecology & Evolution 24:312–322.

Rindorf, A., C. M. Dichmont, P. S. Levin, P. Mace, S. Pascoe, R. Prellezo, A. E. Punt, et al. 2016. Food for thought: pretty good multispecies yield. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil.

Roberts, C. M. 2001. Effects of marine reserves on adjacent fisheries. Science 294:1920–1923.

Schaefer, M. B. 1954. Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin 1:23–56.

Sharpe, D. M. T., and A. P. Hendry. 2009. Life history change in commercially exploited fish stocks: an analysis of trends across studies. Evolutionary Applications 2:260–275.

Shin, Y.-J., and P. Cury. 2001. Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model. Aquatic Living Resources 14:65–80.

Silvertown, J. 2015. Have ecosystem services been oversold? Trends in Ecology & Evolution 30:641–648.

Skern-Mauritzen, M., G. Ottersen, N. O. Handegard, G. Huse, G. E. Dingsør, N. C. Stenseth, and O. S. Kjesbu. 2016. Ecosystem processes are rarely included in tactical fisheries management. Fish and Fisheries 17:165–175.

Sumaila, U. R. 2010. A cautionary note on individual transferable quotas. (C. Roberts, ed.)Ecology and Society 15.

Sumaila, U. R., A. S. Khan, A. J. Dyck, R. Watson, G. Munro, P. Tydemers, and D. Pauly. 2010. A bottom-up re-estimation of global fisheries subsidies. Journal of Bioeconomics 12:201–225.

Tromeur, E., L. Rudolf, and T. Gross. 2016. Impact of dispersal on the stability of metapopulations. Journal of Theoretical Biology 392:1–11.

Ulrich, C., D. Gascuel, M. R. Dunn, B. Le Gallic, and C. Dintheer. 2001. Estimations of technical interactions due to the competition for resource in a mixed-species fishery, and the typology of fleets and métiers in the English Channel. Aquatic Living Resources 14:267–281.

Walsh, M. R., S. B. Munch, D. Chiba, and D. O. Conover. 2006. Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: impediments to population recovery. Ecology Letters 9:142–148.

Walters, C. J. 2000. Impacts of dispersal, ecological interactions, and fishing effort dynamics, on efficacy of marine protected areas: How large should protected areas be? Bulletin of Marine Science 66:745–757.

Walters, C. J., V. Christensen, S. J. Martell, and J. F. Kitchell. 2005. Possible ecosystem impacts of applying MSY policies from single-species assessment. ICES Journal of Marine Science 62:558–568.

White, C., and B. E. Kendall. 2007. A reassessment of equivalence in yield from marine reserves and traditional fisheries management. Oikos 116:2039–2043.

Willmann, R., K. Kelleher, and R. Arnason. 2009. *The sunken billions: The economic justification for fisheries reform*. The World Bank.

World Bank. 2017. *The Sunken Billions Revisited*.

Worm, B., E. B. Barbier, N. Beaumont, J. E. Duffy, C. Folke, B. S. Halpern, J. B. C. Jackson, et al. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. Science 314:787–790.

Worm, B., and J. E. Duffy. 2003. Biodiversity, productivity and stability in real food webs. Trends in Ecology & Evolution 18:628–632.

Yachi, S., and M. Loreau. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. Proceedings of the National Academy of Sciences 96:1463–1468.

Yodzis, P. 1998. Local trophodynamics and the interaction of marine mammals and fisheries in the Benguela ecosystem. Journal of Animal Ecology 67:635–658.

———. 2001. Must top predators be culled for the sake of fisheries? Trends in Ecology & Evolution 16:78–84.

CHAPITRE II

Présentation et synthèse des travaux

I. Enjeu : opérationaliser la gestion écosystémique des pêches

Opérationaliser la gestion écosystémique des pêches est une problématique qui se décline en deux questions, correspondant aux deux principes identifiés au chapitre précédent. La première question est : comment intégrer la complexité écosystémique des pêcheries - en particulier leur caractère multispécifique - aux politiques de gestion, et quelles sont les conséquences de cette intégration ? La second question est : dans le cadre d'une gestion multi-objectifs, comment concilier des enjeux écologiques tels que la préservation de la biodiversité et de la résilience des écosystèmes exploités avec des enjeux économiques tels que le maintien de rendements ou de profits élevés ?

A. Développer des stratégies de gestion multispécifiques

Cette thèse vise d'abord à développer des modèles simples prenant en compte le caractère multispécifique des pêcheries, et plus particulièrement les interactions entre les espèces d'une même pêcherie. Ces interactions peuvent être de deux types : des interactions écologiques et des interactions techniques (Anderson 1975).

Les interactions écologiques - de prédation, compétition ou facilitation - structurent les écosystèmes marins et contraignent les flux d'énergie entre les compartiments de ces systèmes. La productivité des pêches dépend donc intimement des interactions écologiques entre espèces, pêchées ou non. L'occurrence et l'intensité des interactions écologiques sont contraintes par les traits des espèces concernées, notamment leur taille ; ainsi dans les écosystèmes marins les prédateurs sont-ils généralement plus grands que leur proie (Brose et al. 2006). Plusieurs études suggèrent que l'application de stratégies mono-spécifiques en présence d'interactions écologiques a des conséquences négatives sur la structure des écosystèmes exploités (Walters et al. 2005; Legović et al. 2010). Afin d'intégrer le caractère multispécifique des pêcheries aux stratégies classiques de gestion, certains auteurs suggèrent d'adapter les stratégies classiques à un cadre multispécifique ; le MSY devient ainsi MMSY

(*multispecies MSY*) et vise à maximiser les captures agrégées de toutes les espèces d'une pêcherie (Mueter & Megrey 2006; Voss et al. 2014). May et al. (1979) ont cherché à calculer les quotas de capture permettant de maximiser les rendements agrégés d'une pêcherie composée d'un prédateur et d'une proie, pêchés séparément. Ils concluent que la maximisation des captures implique un compromis entre la pêche du prédateur et celle de la proie.

Les interactions techniques dépendent quant à elles de la structure des pêcheries. Deux espèces sont en interaction technique lorsqu'elles sont pêchées simultanément, par la même flottille de pêche ; leurs abondances sont donc liées par l'activité de pêche. Les pêcheries dites *mixtes* sont caractérisées par la présence d'interactions techniques. Excepté quelques pêcheries hautement spécifiques, la grande majorité des pêcheries, industrielles comme artisanales, sont mixtes. Les captures accessoires, ou *bycatch*, sont également le résultat d'une interaction technique. Dès 1958, Ricker a étudié les conséquences d'une maximisation des captures totales (MMSY) sur plusieurs espèces de productivités différentes en interaction technique (Ricker 1958). Il montre que cette stratégie peut entraîner la surexploitation, voire l'extinction, du stock le moins productif. Ce résultat a été généralisé par (Legović & Geček 2010). De la même manière, l'application d'un MEY multispécifique dans une pêcherie mixte peut entraîner l'extinction de certaines espèces (Clark 2006).

Nous explorons dans cette thèse les conséquences d'une prise en compte du caractère multispécifique des pêcheries. Pour cela, nous développons des modèles intégrant des interactions techniques et écologiques (voir Figure 1), qui nous permettent d'évaluer l'impact de stratégies monospécifiques et multispécifiques sur la structure et le fonctionnement de réseaux exploités.

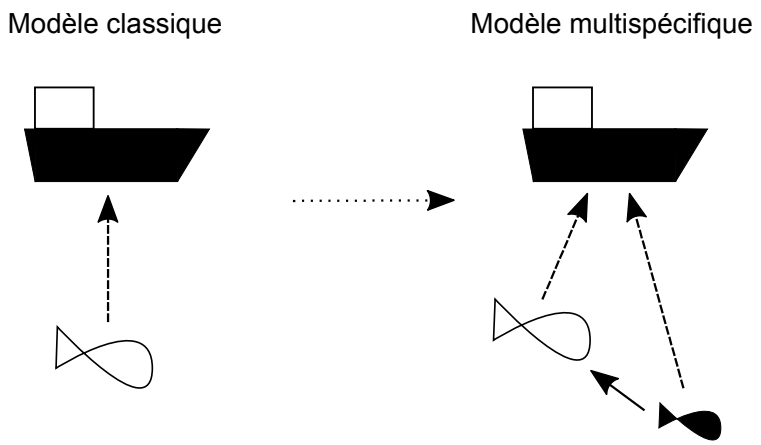


Figure 1: Comparaison entre le modèle classique de gestion des pêches et le modèle multispécifique. Le modèle multispécifique présente des interactions écologiques (flèche pleine) et techniques (flèches tiretées).

B. Développer des stratégies de gestion multi-critères

Cette thèse vise également à intégrer plusieurs objectifs dans les modèles de gestion des pêcheries. Ces objectifs sont généralement associés à des services écosystémiques, comme par exemple le maintien de la résilience des écosystèmes exploités. Nous cherchons d'abord à évaluer les conséquences de différentes stratégies mono-critère dans un cadre multi-critères. Par exemple, le modèle classique de gestion des pêches nous enseigne que l'application du MSY dans une pêcherie mono-spécifique entraîne une diminution de moitié de la biomasse du stock, par rapport au stock non-exploité. Par ailleurs, le MSY ne permet pas de maximiser les profits de la pêcherie. Cette évaluation multi-critères du MSY souligne donc les limites de ce concept, du point de vue écologique comme économique. De plus, dans un cadre multi-spécifique, de nombreux autres objectifs écologiques, dont la biodiversité du système, peuvent être inclus. Nous examinons ainsi les conséquences de concepts tels que le MMSY et le MMEY sur des objectifs écologiques tels que le maintien de la biodiversité ou de la résilience des écosystèmes pêchés.

Nous cherchons ensuite à identifier des stratégies durables dans un cadre multi-critères. Pour cela, nous identifions les interactions entre objectifs écologiques et économiques, en particulier les compromis et synergies entre ces objectifs. Plusieurs études ont exploré ces interactions en utilisant des modèles basés sur des cas d'études empiriques (Cheung & Sumaila 2008; Jacobsen et al. 2017). Ces études indiquent que des mesures de gestion permettraient de concilier objectifs écologiques et économiques. Par exemple, les travaux de Jacobsen et al. (2017) montrent que la réallocation de l'effort de pêche entre plusieurs flottilles permettrait de concilier profits et conservation de la biodiversité, dans la mesure où toutes les flottilles ne pêchent pas les mêmes espèces. En d'autres termes, changer le profil de pêche d'une pêcherie permettrait d'améliorer simultanément plusieurs critères. Dans le même ordre d'idées, Kolding et al. (2015) soulignent l'importance du profil de pêche pour améliorer conjointement plusieurs objectifs de gestion. Nous cherchons ainsi à identifier les profils de pêche permettant de concilier plusieurs objectifs de gestion, ainsi qu'à mettre en lumière les caractéristiques communes des profils de pêche durables.

II. Approche adoptée

Afin de répondre aux enjeux de la thèse, nous avons développé plusieurs modèles traitant différentes problématiques, comme illustré par le Tableau 1. Nous n'avons pas indiqué dans ce tableau des problématiques présentes dans un seul Chapitre, comme l'aversion au risque (Chapitre IV), la dimension multi-flottilles (Chapitre V), ou la prise en compte de la structure en tailles des réseaux trophiques exploités (Chapitre VIII).

Tableau 1: Synthèse des problématiques étudiées dans les différents chapitres.

		Chapitre III	Chapitre IV	Chapitre V	Chapitre VI	Chapitre VII	Annexe
dimension multi-spécifique	interactions techniques	X	X	X	X	X	X
	interactions écologiques			X	X	X	
dimension multi-critères	évaluation multi-critères	X	X		X	X	
	identification de stratégies multi-critères				X	X	X

A. Modélisation du système écologique

Nous avons privilégié des modèles simples, permettant d'obtenir des résultats analytiques. Par exemple, dans les Chapitres V et VI, les interactions écologiques sont prises en compte à partir d'un système prédateur-proie. Seul le Chapitre VII n'est composé que de résultats numériques, du fait de la complexité des modèles considérés. L'approche de modélisation utilisée est discutée dans la Conclusion générale de cette thèse.

1. Espèces indépendantes

En l'absence d'interaction écologique, nous avons considéré que toutes les espèces suivent une croissance logistique simple, comme dans le modèle de Schaefer présenté dans l'Introduction :

$$\dot{x} = f(x) = r\,x\left(1-\frac{x}{K}\right) \tag{1}$$

Ce modèle est en effet très utilisé en écologie théorique et en économie de l'environnement (Clark 2010). De plus, le fait de considérer des dynamiques logistiques simples facilite l'étude de modèles multi-spécifiques, et permet d'obtenir des résultats analytiques généraux. Cependant, pour calibrer les paramètres à partir de données empiriques, l'utilisation de dérivées de la fonction logistique généralisée est souvent préférée (Tsoularis & Wallace 2002; Sibly 2005). Aussi le Chapitre IV est-il fondé sur un modèle de croissance de type Fox-Gompertz (Fox 1970), en accord avec les modèles utilisés par le CSIRO pour étudier la South East Fishery australienne :

$$f(x) = r\,x\ln\left(\frac{K}{x}\right) \tag{2}$$

Comme dans le modèle logistique, le système non-exploité atteint à l'équilibre une abondance égale à la capacité de charge K .

2. Systèmes prédateur-proie

Afin d'intégrer des interactions trophiques, nous avons étudié des modèles de type Lotka-Volterra (Chapitres V et VI), qui peuvent s'écrire de la manière suivante:

$$\begin{cases} \dot{x} &= f(x)-g(x,y) \\ \dot{y} &= \mu\,g(x,y)-m(y) \end{cases}, \tag{3}$$

où $f(x)$ décrit la croissance du stock de proie, $g(x,y)$ la consommation de la proie par le prédateur, μ l'efficacité de conversion des proies en prédateurs, et $m(y)$ la mortalité du

prédateur. Par souci de simplicité, nous avons considéré que la mortalité augmente linéairement avec l'abondance de prédateurs :

$$m(y)=m\,y. \tag{4}$$

Pour obtenir des résultats analytiques nous avons également considéré une interaction linéaire (Holling de type I) entre le prédateur et la proie:

$$g(x,y)=\gamma\,x\,y, \tag{5}$$

où γ désigne le taux d'attaque du prédateur. Ce type de modèle est stable par nature (Rip & McCann 2011). Cependant, ce modèle suppose que le taux d'attaque du prédateur $g(x,y)/y$ augmente indéfiniment avec l'abondance de proie, alors que les résultats expérimentaux suggèrent une saturation du taux d'attaque (Rosenzweig 1971). Dans le Chapitre V et dans l'annexe du Chapitre VI, nous avons donc étendu nos résultats à un modèle dans lequel le nombre de proies consommées par un prédateur n'est pas une fonction linéaire du nombre de prédateurs (Holling de type II):

$$g(x,y)=\frac{\gamma_0\,x\,y}{x_0+x}, \tag{6}$$

où x_0 est la densité pour laquelle le taux d'attaque du prédateur atteint la moitié de sa valeur maximale γ_0. Dans ce modèle, nommé *Rosenzweig-MacArthur*, le taux d'attaque du prédateur $g(x,y)/y$ tend donc vers un plateau lorsque l'abondance de proie augmente. Mais bien que cette fonction d'attaque semble plus réaliste que la précédente, elle entraîne des dynamiques plus complexes. Par exemple, augmenter la capacité de charge de la proie peut déstabiliser le système et engendrer des oscillations - c'est ce que l'on nomme le *paradoxe de l'enrichissement* (Rosenzweig 1971; Rip & McCann 2011). De plus cette forme fonctionnelle complique l'analyse des modèles considérés. Nous avons ainsi utilisé ce modèle afin de tester numériquement la robustesse des résultats analytiques obtenus avec la fonction d'attaque linéaire.

3. Réseaux trophiques complexes

Afin de modéliser des réseaux trophiques complexes (Chapitre VII), nous avons étendu le modèle précédent à plusieurs espèces :

$$\dot{x}_i = f_i(x_i) + \mu_i \sum_{j=proie} \gamma_{ij}(x_i, x_j) - \sum_{j=prédateur} \gamma_{ji}(x_j, x_i) - \sum_{j=compétiteur} \alpha_{ij}(x_i, x_j) \qquad (7)$$

L'abondance de chaque espèce augmente grâce à la consommation de proies selon une fonction d'attaque γ_{ij} et une efficacité de conversion μ_i, et diminue du fait de la consommation par les prédateurs selon une fonction d'attaque γ_{ji}, et une fonction de compétition α_{ij}. Nous avons également indiqué un terme, $f_i(x_i)$, agrégeant la croissance intrinsèque et la mortalité naturelle ; s'il est positif, il indique qu'en l'absence de proie, l'espèce peut croître, par exemple parce qu'elle consomme un nutriment ; s'il est négatif, alors l'espèce est un top prédateur qui ne peut se développer sans proie.

Ces modèles nécessitent de définir l'ensemble des paramètres impliqués dans la croissance, la prédation, la compétition et la mortalité, qui diffèrent selon les espèces. Or, les paramètres choisis risquent de manquer de cohérence et donc de réalisme. Pour résoudre ce problème, nous avons considéré que l'ensemble des paramètres dépendent d'un unique trait écologique, la taille. L'ensemble des paramètres et fonctions utilisés dépendent ainsi des tailles s_i de chaque espèce:

$$\mu_i = \mu(s_i), \ \gamma_{ij} = \gamma(s_i, s_j), \ \alpha_{ij} = \alpha(s_i, s_j), \ f_i = f(s_i) \qquad (8)$$

En effet, plusieurs paramètres écologiques tels que le taux métabolique, le taux de mortalité ou le taux d'attaque dépendent de la taille selon des relations empiriquement démontrées, nommées relations *allométriques* (Brown et al. 2004). Utiliser seulement la taille pour paramétrer le modèle simplifie ainsi considérablement les choix de paramètres, et permet de fonder les valeurs de paramètres sur des relations empiriques. Mais malgré cette simplification, ces modèles de réseaux trophiques restent trop complexes à étudier

analytiquement. C'est pourquoi nous avons recours à des simulations numériques pour étudier ces systèmes.

Nous souhaitons ensuite appliquer ces équations à des réseaux trophiques réalistes. Pour cela, nous générons des réseaux trophiques complexes grâce à un algorithme éco-évolutif introduit par Loeuille & Loreau (2005) : initialement constitué d'un morphe consommant une resource primaire, le système évolue par mutation et sélection de nouvelles tailles, et donc de nouveaux morphes. Contrairement au *niche model* (Williams & Martinez 2000), et aux modèles de type *allometric trophic network* (Berlow et al. 2009), cet algorithme ne nécessite pas de spécifier le nombre d'espèces ou la connectance du réseau : ces caractéristiques émergent de la dynamique éco-évolutive. Comme le montrent Loeuille & Loreau (2005) et Allhoff et al. (2015), ce type de modèle permet de générer des réseaux dont les caractéristiques sont proches des réseaux empiriques. De plus, il permet de considérer les conséquences évolutives de la pêche sur la structure en taille des réseaux trophiques exploités (Brännström et al. 2016).

B. Modélisation de la pêcherie

1. Modélisation des captures et du profil de pêche

Plaçons-nous dans le cas général d'une pêcherie multi-espèces et multi-flottilles, bien que l'aspect multi-flottilles ne soit étudié que dans l'Annexe. La pêche réduit la croissance de chaque stock *i* exploité par un terme correspondant aux captures :

$$h_i = x_i \sum_j F_{ij} \tag{9}$$

où x_i est la biomasse du stock *i*, et F_{ij} est la mortalité du stock *i* due à la flottille *j*. La mortalité due à une flottille de pêche *j* est généralement décrite comme une fonction dépendant de deux termes : l'effort de pêche E_j, désignant l'intensité d'exploitation (en nombre d'heures passées en mer par exemple), et la capturabilité q_{ij}, décrivant la probabilité

qu'un individu ou qu'une unité de biomasse de l'espèce *i* soit capturée par unité d'effort de pêche de la flottille *j*, et donc liée à la technologie utilisée par la flottille. Potentiellement, les politiques de gestion peuvent agir sur l'un ou l'autre de ces termes : sur la capturabilité, notamment à travers des régulations sur les tailles de filets, et sur l'effort de pêche, par exemple grâce à des régulations sur la durée passée en mer. Par souci de simplicité, nous considérons que la mortalité due à la pêche dépend linéairement de la capturabilité et de l'effort de pêche:

$$F_{ij} = q_{ij} E_j \tag{10}$$

Les captures d'un stock par une flottille sont donc le produit de l'abondance, de la capturabilité et de l'effort de pêche. Cette fonction de captures, la plus simple, est appelée *fonction de Schaefer*. Dans les annexes du Chapitre III, nous montrons que nos résultats peuvent être appliqués à des fonctions de captures non-linéaires, notamment de type Cobb-Douglas.

Dans une pêcherie multi-espèces, la manière dont les mortalités dues à la pêche sont réparties entre les espèces caractérise le profil de pêche, ou *fishing pattern*. S'il n'y a qu'une flottille (Chapitres VI et VII), alors le profil de pêche est décrit par l'ensemble des capturabilités des espèces pêchées. S'il y a plusieurs flottilles (Annexe), alors le profil de pêche est décrit par l'ensemble des capturabilités, ainsi que par la manière dont se répartit l'effort total entre les flottilles de pêche. Dans le Chapitre V, nous considérons que le profil de pêche est adaptatif : l'effort total est alloué dynamiquement selon la profitabilité marginale des espèces pêchées.

2. Modélisation des revenus

Dans l'ensemble des modèles présentés, les prix sont fixes, et ne dépendent donc pas de l'abondance ou des captures du stock à travers des relations prix-quantités. Cette hypothèse simplifie l'analyse du modèle, mais peut être critiquée. Les fonctions de demande classiques

impliquent en effet une corrélation négative entre les prix et les quantités demandées, et donc entre les prix et les quantités produites à l'équilibre de marché (Regnier & Schubert 2016). Cependant l'estimation de la fonction de demande nécessite des données complexes, qui n'étaient pas disponibles pour les cas d'étude considérés. Par souci de simplicité et en accord avec les cas d'étude, nous avons donc considéré des prix fixes.

Nous avons également considéré une relation linéaire entre les coûts et l'effort de pêche. Les coûts variables augmentent donc linéairement avec l'effort de pêche, ce qui est une hypothèse commune (Sumaila et al. 2008). Cependant, une hypothèse plus réaliste est que l'ensemble des coûts variables (incluant le carburant, les réparations, etc.) augmentent plus que proportionnellement à l'effort de pêche (Clark 2006). De plus, nous n'avons pas considéré de coûts fixes, liés par exemple à l'acquisition de bateaux ou de licences de pêche. Par ailleurs, dans le Chapitre IV, les coûts sont décrits par une variable aléatoire, introduisant ainsi de l'incertitude dans les coûts liés à la pêche, en lien avec les incertitudes sur les coûts des carburants.

C. Objectifs de gestion

1. Objectifs économiques

Dans le cadre d'une pêcherie multi-spécifique, nous supposons que le gestionnaire s'intéresse à deux objectifs économiques : les captures totales (exprimées en biomasse ou en nombre d'individus) et les profits totaux. Les captures totales correspondent à la somme des captures de l'ensemble des espèces :

$$H(\boldsymbol{x},\boldsymbol{E}) = \sum_i h_i = \sum_i x_i \sum_j q_{ij} E_j \tag{11}$$

où $\boldsymbol{x}$ et $\boldsymbol{E}$ désignent respectivement les vecteurs de biomasses et d'efforts. Les captures totales sont maximisées au MSY multispécifique (ou MMSY). Les profits totaux

correspondent à la différence entre la somme des revenus de l'ensemble des espèces et la somme des coûts de l'ensemble des flottilles de pêche :

$$\pi(\boldsymbol{x},\boldsymbol{E}) = \sum_i \pi_i = \sum_i x_i p_i \sum_j q_{ij} E_j - \sum_j c_j E_j \tag{12}$$

où p_i est le prix de l'espèce *i* et c_j est le coût par unité d'effort de la flottille *j*. Les profits totaux sont maximisés au MEY multispécifique (ou MMEY). Dans le Chapitre IV, nous utilisons une fonction d'utilité incluant un terme d'aversion au risque, permettant de prendre en compte la variabilité des coûts. Les agents sont ainsi supposés averses au risque, c'est-à-dire qu'ils cherchent à éviter une forte variabilité des profits. Ce type de comportement est en effet commun dans les activités associées à des incertitudes biologiques et économiques, comme l'agriculture ou les pêcheries (Brick et al. 2012; Mouysset et al. 2013).

2. Objectifs écologiques

Une approche écosystémique de la gestion des pêches suppose de prendre en compte des objectifs écologiques, en plus des objectifs économiques. Un premier objectif écologique est la conservation des espèces pêchées, c'est-à-dire leur maintien à des abondances suffisantes pour éviter leur extinction. Cet objectif est associé au maintien de la biodiversité des systèmes exploités. Pour décrire la biodiversité, nous utilisons plusieurs mesures d'hétérogénéité, dont l'index de Shannon (Peet 1974) :

$$S(\boldsymbol{x}) = -\sum_i u_i \log(u_i), \quad \text{avec} \quad u_i = \frac{x_i}{\sum_i x_i} \tag{13}$$

Cet index décrit la manière dont la biomasse est répartie entre les espèces, et est utilisé dans les Chapitres III et VII. La valeur de cet index est faible lorsque la diversité du système est faible, mais également lorsque que peu d'espèces représentent une grande partie de la biomasse du système. Dans le Chapitre IV nous utilisons également l'inverse de l'index de Simpson comme mesure de diversité. L'index de Simpson décrit la probabilité que deux individus tirés au hasard dans une communauté proviennent de la même population (Peet

1974) ; plus cette probabilité est grande, moins la communauté est hétérogène. L'inverse de l'index de Simpson augmente donc avec l'hétérogénéité de la communauté.

En lien avec l'objectif de conservation des espèces, nous nous intéressons également au statut d'exploitation des stocks. D'après la FAO, un stock est surexploité lorsque sa biomasse est inférieure à la biomasse permettant d'atteindre le MSY (FAO 2016). Dans les Chapitre III, IV et dans l'Annexe, nous cherchons ainsi à décrire l'impact de différentes stratégies de pêche sur la surexploitation des stocks.

Les objectifs de gestion classiques sont majoritairement des services écosystémiques d'approvisionnement, comme la production d'une pêcherie. Ces objectifs sont dépendants de services de régulation, dont la résilience des écosystèmes marins. La résilience est un concept complexe, associé à de nombreuses mesures (Donohue et al. 2016; Béné & Doyen 2018). Parmi ces mesures, nous utilisons dans les Chapitres V et VI le temps de retour à l'équilibre du système à la suite d'une perturbation. Celui-ci se calcule analytiquement à partir de la matrice Jacobienne du système à l'équilibre, c'est-à-dire la matrice des dérivées premières du système. Un faible temps de retour indique que le système est très résilient face aux perturbations, tandis qu'un long temps de retour est associé à une faible résilience. Dans le Chapitre V, nous étudions d'autres facettes de la résilience du système : la propension à subir un changement de régime, et la possibilité d'oscillations instables.

3. Approches d'optimisation

Dans les Chapitres III, IV et VI, nous cherchons à évaluer les conséquences de stratégies d'optimisation mono-critère dans des pêcheries multi-espèces. Nous nous intéressons en particulier à la maximisation des captures (MMSY):

$$max_E\left(H\left(\boldsymbol{x}^*, E\right)\right) \tag{14}$$

et des profits agrégés (MMEY):

$$max_E\left(\pi\left(\boldsymbol{x}^*, E\right)\right), \tag{15}$$

où H et π sont définis dans les équations (11) et (12). L'optimisation est toujours effectuée sous contrainte d'équilibre.

Dans les Chapitres VI, VII et dans l'Annexe, nous recherchons des stratégies de gestion permettant de concilier enjeux écologiques et économiques. Pour cela, nous utilisons des outils d'optimisation multi-objectifs, ou multi-critères (Mardle & Pascoe 1999). Pour illustrer ces outils, considérons une pêcherie mono-spécifique visant à optimiser simultanément un objectif économique - les captures h - et un objectif écologique - la quantité de biomasse x^* - à l'équilibre :

$$max_E\left(h\left(x^*, E\right), x^*\left(E\right)\right) \tag{16}$$

Cet exemple est illustré Figure 2a. Si le système est dans un état tel qu'il est possible d'améliorer au moins l'un des objectifs sans nuire à l'autre, alors cet état n'est pas optimal. C'est le cas d'une pêcherie surexploitée, c'est-à-dire dont la biomasse est inférieure à la biomasse au MSY (courbe en tiretés gris dans la Figure 2a) : diminuer l'effort de pêche permet d'augmenter à la fois le rendement et la biomasse du stock. Diminuer l'effort permet ainsi ce que l'on appelle une *amélioration de Pareto*.

Au contraire, lorsqu'il n'est pas possible d'améliorer l'un des objectifs sans nuire à l'autre, le système est dit *Pareto-optimal*. C'est le cas d'une pêcherie sous-exploitée, ou exploitée au maximum, c'est-à-dire dont la biomasse est supérieure ou égale à la biomasse au MSY (courbe pleine dans la Figure 2a) : réduire l'effort de pêche augmente l'abondance du stock, mais réduit aussi les captures. Du point de vue des objectifs de biomasse et de rendement, tous les efforts de pêche à l'équilibre menant à des biomasses supérieures ou égales à la biomasse au MSY sont optimaux du point de vue de Pareto ; ils constituent donc une *frontière de Pareto* entre les captures et la biomasse. C'est cette frontière optimale entre objectifs écologiques et économiques que nous cherchons à identifier dans des pêcheries

multi-espèces, et pour des objectifs écologiques plus complexes, comme le maintien de la biodiversité ou de la résilience. Une illustration générale d'une frontière de Pareto entre un objectif économique et un objectif écologique est donnée Figure 2b et c.

L'existence d'une frontière de Pareto souligne les compromis (ou *trade-offs*) entre objectifs de gestion. Ces compromis naissent de l'interaction entre ces objectifs (Lester et al. 2013) : dans l'exemple précédent, cette interaction est évidente entre l'objectif de préservation de la biomasse et l'objectif de captures. Le fait de prendre en compte plusieurs objectifs montre également que des situations non-optimales dans un cadre mono-critère peuvent l'être dans un cadre multi-critères. Par exemple, la sous-exploitation est optimale dans l'exemple précédent. Enfin, l'existence d'une frontière de Pareto souligne le fait que plusieurs situations très différentes peuvent être considérées comme optimales.

Notons également que la forme du compromis entre objectifs informe sur l'interaction entre objectifs (Lester et al. 2013). Par exemple, un compromis fortement concave (Fig. 2b) indique une interaction positive et donc des synergies entre deux objectifs. En effet, lorsque la performance économique est élevée, un petit sacrifice en termes de performance économique engendre d'importants bénéfices écologiques, et inversement ; un gestionnaire soucieux de performance économique et écologique devrait ainsi chercher à équilibrer ces objectifs (point rouge, Fig. 2b). Au contraire, un compromis fortement convexe (Fig. 2c) indique une interaction négative entre deux objectifs. En effet, si la performance économique est élevée, d'importants sacrifices économiques sont nécessaires pour de faibles bénéfices écologiques ; un gestionnaire sera donc en grande difficulté pour réconcilier les objectifs, et privilégiera soit l'objectif écologique, soit l'objectif économique, selon ses préférences pour ces objectifs (point rouge, Fig. 2c).

D'un point de vue économique, la frontière de Pareto est similaire à une frontière de possibilités de production, ou *production-possibility frontier* (Varian 2010). La pente de cette frontière correspond au taux marginal de transformation, qui informe sur le coût d'opportunité

d'un bien, c'est-à-dire la quantité de bien qui doit être sacrifiée pour acquérir une unité de l'autre bien. Par exemple, sur la Fig. 2b, la pente de la frontière s'accentue avec l'objectif écologique, indiquant un coût d'opportunité croissant. Au contraire, sur la Fig. 2c, la pente de la frontière se rapproche de zéro, indiquant un coût d'opportunité décroissant.

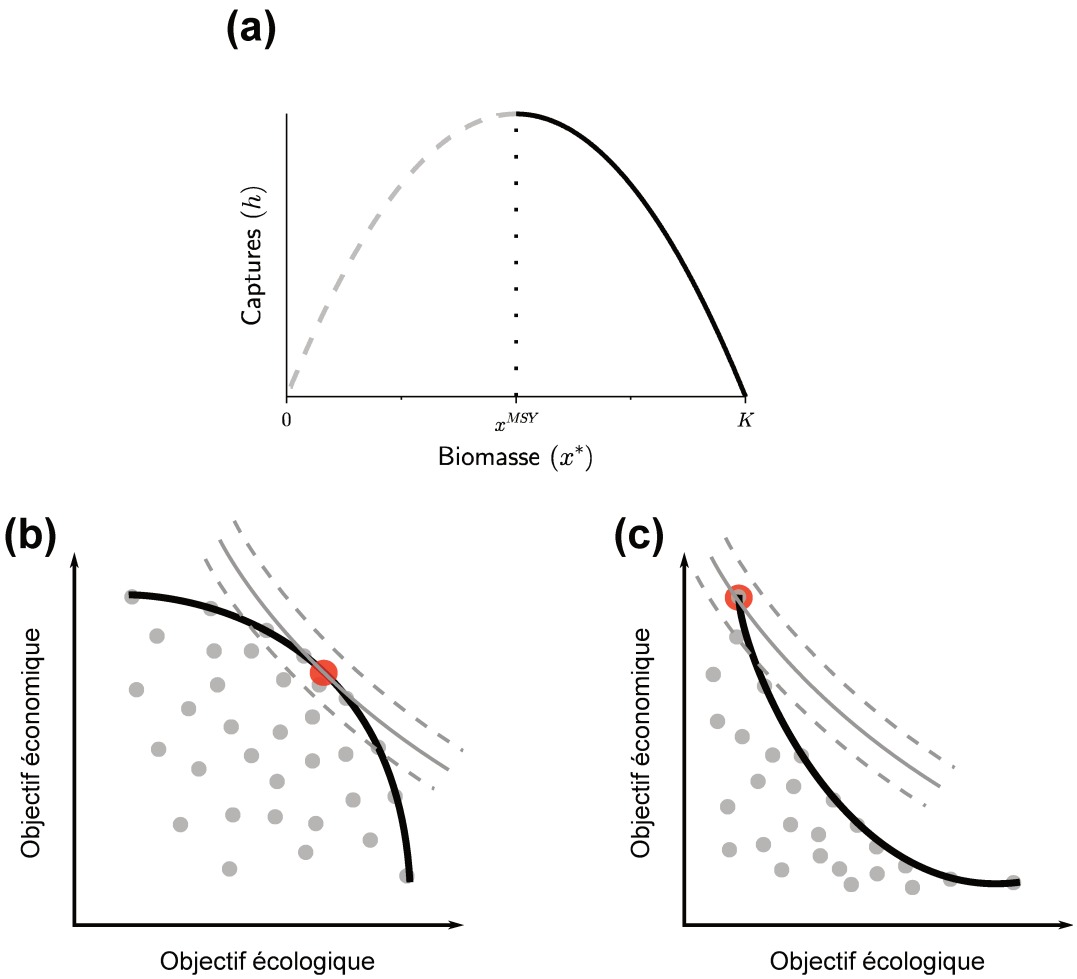


Figure 2: Illustration du concept de frontière de Pareto. (a) Frontière de Pareto entre les captures et la biomasse dans une pêcherie mono-spécifique. La frontière de Pareto est indiquée par la ligne pleine noire. La ligne tiretée grise indique les équilibres non-optimaux du point de vue de Pareto. (b,c) Illustration générale d'une frontière de Pareto concave (b) et convexe (c) entre un objectif écologique et un objectif économique. Les points gris représentent un ensemble d'équilibres possibles, et la courbe noire représente la frontière de Pareto. Les courbes grises sont des courbes d'indifférence, représentant les préférences des gestionnaires ; chaque point d'une courbe d'indifférence est apprécié au même niveau, et correspond donc au même niveau d'utilité. Le niveau d'utilité des courbes supérieures est plus important. Ces courbes sont typiquement convexes, car lorsqu'un bien est abondant, le bien le plus rare est plus désiré ; une forte perte du bien abondant peu donc être compensée par un faible gain du bien rare. La tangente entre la frontière de Pareto et l'une des courbes d'indifférence indique les valeurs optimales des deux objectifs.

D. Cas d'étude et données empiriques

Afin de souligner l'applicabilité des résultats obtenus, nous avons cherché à confronter nos modèles à des cas d'études empiriques. Nous avons ainsi utilisé deux modèles calibrés vis-à-vis de cas d'étude de pêcheries mixtes, en lien étroit avec l'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (Ifremer) et le Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (CSIRO) en Australie. Ces collaborations ont bénéficié de financements de la part du projet SEAVIEW (financé par le Belmont Forum), des ANR ACROSS, RESUS et NAVIRE, ainsi que de la Pépinière Interdisciplinaire de Guyane (PIG CNRS).

1. Pêcherie côtière guyanaise (Guyane française)

Le premier cas d'étude (Chapitre III et Annexe) est celui de la pêcherie côtière artisanale guyanaise, calibré à partir de données empiriques par Cissé et al. (2015). Cette pêcherie repose sur l'exploitation d'une trentaine d'espèces ; cependant, dans la calibration considérée, seule une dizaine d'espèces, représentant la majorité des captures, sont prises en compte. Parmi celles-ci, l'espèce la plus commune est l'Acoupa rouge (*Cynoscion acoupa*), qui représente 40% des débarquements (Cissé et al. 2014). Ces espèces sont exploitées par plusieurs types de flottilles, généralement classées en 4 catégories : les pirogues, les canots créoles, les canots créoles améliorés, et les tapouilles. Ces catégories reflètent notamment la capacité de pêche de ces flottilles : les pirogues ne peuvent pêcher que quelques heures, tandis que les tapouilles peuvent pêcher plusieurs jours durant. Ces flottilles débarquent chaque année environ 30000 tonnes de poissons, pour une valeur totale d'environ 9 millions d'euros (Cissé et al. 2015). Comme l'indique la Figure 3, cette pêcherie côtière coexiste avec une pêcherie ciblant le vivaneau rouge (*Lutjanus purpureus*) et une pêcherie ciblant la crevette brune (*Penaeus subtilis*) et la crevette rose (*Penaeus brasiliensis*), qui opèrent au large des côtes.

Cette pêcherie est soumise à une pression de pêche croissante, portée notamment par la poussée démographique en Guyane française, et par la pêche illégale des pays voisins. La régulation de cette pêcherie est basée sur un système de licences de pêches, permettant de limiter partiellement l'effort de pêche. L'enjeu est ainsi à la fois de définir un effort total durable, mais également d'établir une allocation des efforts de pêche entre les différentes flottilles permettant de répondre aux enjeux de sécurité alimentaire, de profitabilité et de préservation de la biodiversité posés par cette pêcherie.

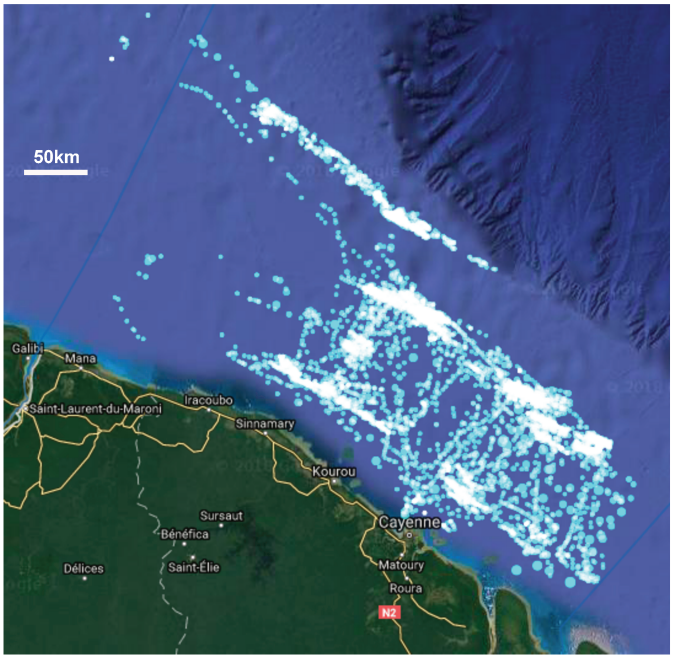


Figure 3: Activité des vaisseaux de pêche sur la côte guyanaise (points bleus), entre octobre 2017 et avril 2018. Les données proviennent de systèmes d'identification et de surveillance des vaisseaux. La majorité des points se situent loin des côtes et ne correspondent donc pas à la pêcherie côtière, mais aux pêcheries de crevettes et de vivaneau. La faible densité de points dans la zone côtière peut s'expliquer par le fait que les petites embarcations caractérisant la pêcherie côtière ne sont pas perçues par les systèmes d'identification et de surveillance des vaisseaux utilisés. Dans la zone côtière, l'activité se concentre notamment autour de Cayenne. Source : image tirée du site *globalfishingwatch.com*, soutenu par Google.

2. South-East Fishery (Australie)

Le second cas d'étude (Chapitre IV) est celui de la South East Fishery (SEF) australienne, calibré à partir de données empiriques par Violaine Tarizzo lors de son stage (Tarizzo et al. 2018). Comme la pêcherie guyanaise, la SEF est une pêcherie mixte, et donc caractérisée par des interactions techniques. Elles diffèrent cependant par le fait que la SEF est une pêcherie industrielle, tandis que la pêcherie guyanaise est qualifiée d'artisanale. La flottille de pêche de la SEF est en effet majoritairement composée de chalutiers (51 bateaux en 2014), capturant 18000 tonnes de différentes stocks de poissons chaque année, pour une valeur totale d'environ 40 millions de dollars australiens. L'activité des bateaux de pêche repérés par les systèmes d'identification et de surveillance est représentée Figure 4. Dans l'analyse faite au Chapitre IV, nous modélisons cette pêcherie mixte par une flottille exploitant conjointement 8 espèces. Les espèces caractéristiques de cette pêcherie sont notamment le *morwong* (*Nemadactylus macropterus*) et le *mirror dory* (*Zenopsis nebulosa*).

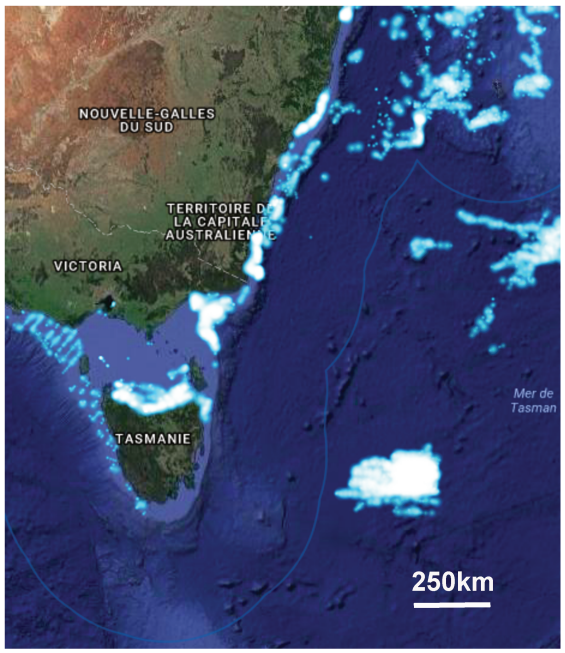


Figure 4: Activité des vaisseaux de pêche dans les zones côtières du sud-est de l'Australie (points bleus), correspondant à la South-East Fishery, entre octobre 2017 et avril 2018. Les données proviennent de systèmes d'identification et de surveillance des vaisseaux. Tous les vaisseaux de pêche opérant dans la SEF ne sont pas repérés par ces systèmes. Le liseré bleu délimite la zone économique exclusive (ZEE) australienne. Les points situés en dehors de la ZEE ne font donc pas partie de la SEF. Source : image tirée du site *globalfishingwatch.com*, soutenu par Google.

3. Réseaux trophiques empiriques

Dans le Chapitre VII, nous comparons les réseaux trophiques générés numériquement à des réseaux trophiques empiriques de la base de données EcoBase. Cette base de données regroupe l'ensemble des informations sur les modèles *Ecopath with Ecosim* publiés (Colléter et al. 2015). Pour chacun des modèles, nous avons extrait la matrice *diet*, décrivant les interactions de prédation entre les espèces présentes. Cette matrice est basée sur des informations empiriques, issues par exemple de l'analyse de contenus stomachaux. En tout nous avons extrait 139 réseaux trophiques empiriques, dont un exemple est donné Figure 5.

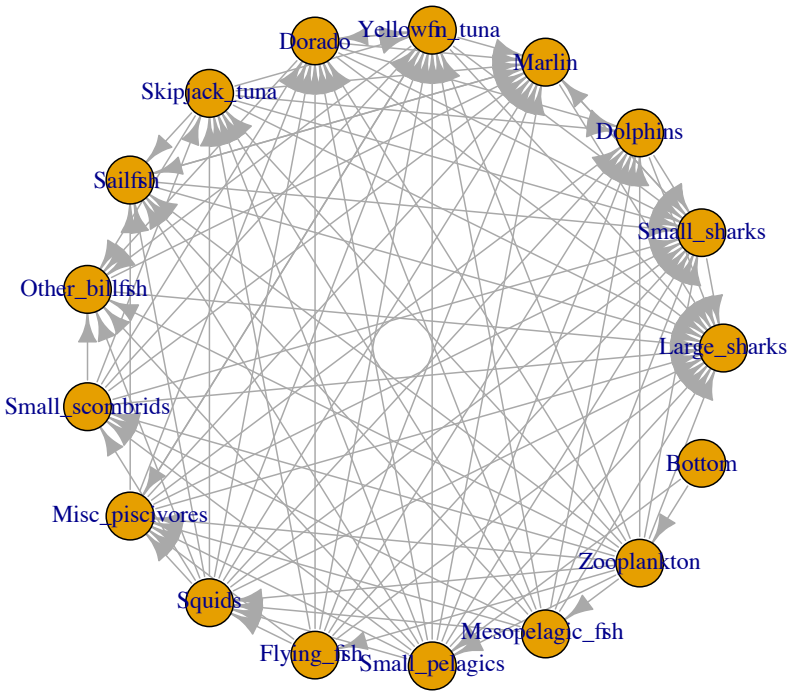


Figure 5: Réseau trophique marin de la péninsule de Basse Californie, issu de la base de données EcoBase. Les flèches grises indiquent les transferts d'énergie et vont donc de la proie au prédateur. Le groupe "Bottom" agrège le phytoplancton et les détritus.

III. Synthèse et discussion des résultats

A. Les stratégies de gestion mono-critère menacent la durabilité des pêcheries mixtes

Le premier principe de la gestion écosystémique des pêches consiste à intégrer la complexité des écosystèmes pêchés, et en particulier la dimension multi-spécifique des pêcheries. Une solution pourrait être d'exporter les concepts de MSY et MEY dans un cadre multi-spécifique, et ainsi de rechercher à maximiser l'ensemble des captures (*multispecies* MSY, ou MMSY) ou des profits (*multispecies* MEY, ou MMEY) d'une pêcherie (Mueter & Megrey 2006; Guillen et al. 2013; Voss et al. 2014). Mais comme nous le montrons dans les Chapitres III et VI, ces stratégies mono-critère peuvent menacer la durabilité des écosystèmes pêchés. Dans le Chapitre V, nous trouvons également qu'une pêcherie adaptative cherchant à optimiser ses profits peut mener à des changements de régime catastrophiques.

1. Les MSY et MEY multispécifiques entraînent la surexploitation des espèces à faible productivité et à faible valeur

Nous cherchons d'abord à caractériser ces stratégies de maximisation des rendements et des profits agrégés, respectivement nommées MMSY et MMEY. Dans le Chapitre III, associé à la publication Tromeur & Doyen (2018) à paraître dans *Environmental Modeling and Assessment*, nous calculons l'expression analytique des efforts menant au MMSY et au MMEY dans une pêcherie multispécifique composée d'espèces indépendantes et pêchées conjointement (i.e. en présence d'interactions techniques et en l'absence d'interactions écologiques). Nous trouvons que les efforts au MMSY et au MMEY sont respectivement des moyennes pondérées des efforts de chaque espèce au MSY et au MEY (voir Figure 6a). Au MMSY le poids de chaque espèce augmente avec sa capturabilité et diminue avec l'intensité de la compétition intraspécifique. Au MMEY, le poids de chaque espèces augmente également

avec son prix : plus la valeur d'une espèce est élevée, plus l'effort au MMEY est proche de l'effort de cette espèce au MEY.

Plusieurs auteurs sont parvenus à calculer les efforts au MMSY et au MMEY de systèmes similaires (Clark 2006; Legović & Geček 2010). L'apport de notre travail est de montrer que ces expressions sont en fait des moyennes pondérées des MSY et MEY monospécifiques, facilitant l'interprétation des conséquences écologiques de ces stratégies multispécifiques. De plus, les expressions obtenues prennent en compte les extinctions possibles aux MMSY et MMEY, et sont donc plus complètes que celles dérivées par Legović & Geček (2010) ou Clark (2006). Par ailleurs, nous montrons que lorsque les espèces à forte productivité ont des prix élevés, l'effort au MMEY peut être supérieur à l'effort au MMSY. Contrairement au cas monospécifique, le MMEY peut donc être moins soutenable écologiquement que le MMSY. Ce résultat a déjà été suggéré (Guillen et al. 2013), mais n'avait jamais été démontré théoriquement.

D'après la FAO, une espèce peut être considérée comme surexploitée si sa biomasse est inférieure à sa biomasse au MSY, c'est-à-dire si l'effort de pêche est supérieur à l'effort au MSY (FAO 2016). Au contraire, si l'effort de pêche est inférieur à l'effort au MSY, cette espèce est sous-exploitée. L'expression des efforts aux MMSY et MMEY comme moyennes pondérées des efforts monospécifiques aux MSY et MEY permet de comprendre l'influence de ces stratégies sur la surexploitation des stocks de la pêcherie. En effet, dans la mesure où l'effort au MMSY est une moyenne des efforts au MSY, si deux espèces différentes sont exploitées, alors l'effort au MMSY est nécessairement supérieur à l'un des efforts au MSY et inférieur à l'autre (Fig. 6a) ; en d'autres termes, au MMSY, il y a toujours au moins une espèce surexploitée, et une espèce sous-exploitée. L'espèce surexploitée est celle dont l'effort au MSY est le plus faible, c'est-à-dire dont la productivité biotechnique (ratio r/q) est la plus basse ; c'est donc l'espèce la moins résistante à un effort de pêche élevé. Le MMSY entraîne ainsi la surexploitation, voire l'extinction des espèces à faible productivité biotechnique.

Ces résultats sont illustrés par l'exemple de la pêcherie côtière guyanaise (Fig. 6b). Au MMSY comme au MMEY, les espèces à faibles productivité biotechnique (comme les *South weakfish*, S.w.) sont surexploitées, tandis que les espèces à forte productivité biotechnique (comme les *Crucifix sea catfish*, C.s.c.) sont sous-exploitées. De la même manière, au MMEY, les espèces à faible productivité biotechnique sont surexploitées. De plus, puisque le poids d'une espèce dans le calcul du MMEY augmente avec son prix, le MMEY est plus proche du MEY des espèces à forte valeur. Ainsi, les espèces de faible valeur ont plus de risque d'être surexploitées, voire éteintes au MMEY.

Dans le Chapitre IV, associé à l'article Tarizzo et al. (2018) et soumis au *Journal of Environmental Economics and Management*, nous étudions les conséquences d'un MMEY dans une pêcherie mixte confrontée à une incertitude sur les coûts d'effort. En plus de considérer la surexploitation biologique (vis-à-vis du MSY), nous nous intéressons à la surexploitation économique (vis-à-vis du MEY). Le cas d'étude de la South-East Fishery montre que les espèces dont les efforts au MSY et au MEY sont faibles sont plus susceptibles d'être surexploités, d'un point de vue biologique comme économique. Ceci confirme le fait que les espèces peu productives ou valorisables ont plus de risque d'être surexploitées au MMSY comme au MMEY.

Le constat de la surexploitation des espèces peu productives au MMSY date des travaux de Ricker (1958), et a été établi à plusieurs reprises (Clark 2006; Legović & Geček 2010). Notre travail offre un cadre théorique facilitant la compréhension des conséquences écologiques comme économiques de ces stratégies multispécifiques en présence d'interactions techniques. L'ensemble de ces résultats souligne les risques de surexploitation et d'extinction associés aux stratégies multispécifiques et mono-critère. Ces conclusions suggèrent donc que la définition de points de référence multi-spécifiques, basées sur l'optimisation d'un seul critère économique, n'est pas satisfaisante dans un cadre écosystémique.

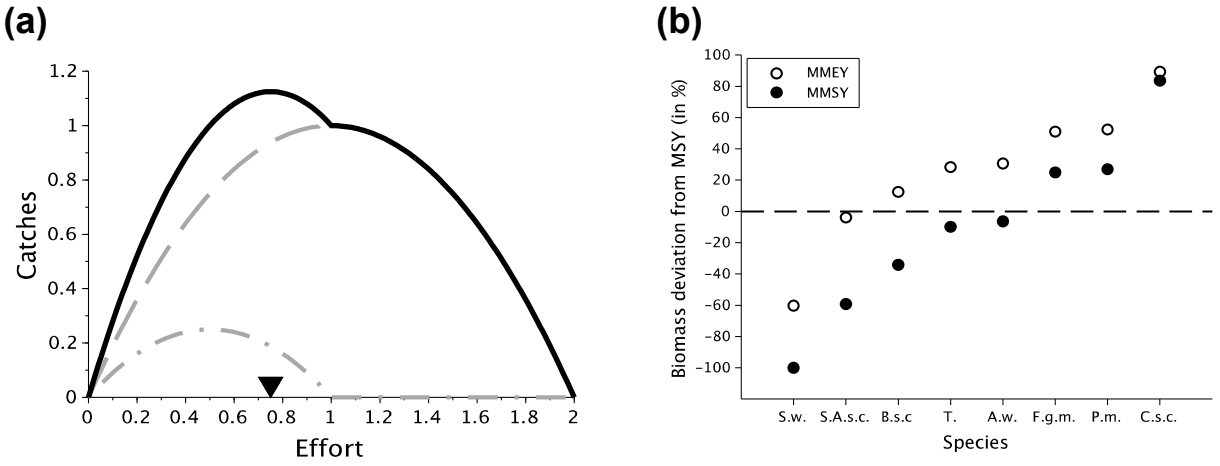


Figure 6: Conséquences du MMSY et du MMEY sur la surexploitation des espèces pêchées. (a) Captures totales à l'équilibre dans un système à deux espèces indépendantes. Les captures de l'espèce de faible productivité biotechnique sont représentées par une ligne grise alternant les points et les tirets, et celles de l'espèce de plus forte productivité biotechnique sont représentées par une ligne grise tiretée : les captures totales sont représentées par la ligne noire. L'effort au MMSY est indiqué par un triangle. (b) Déviation des biomasses par rapport au MSY de chaque stock, en Guyane française. Les espèces sont rangées de gauche à droite par productivité biotechnique croissante. Les déviations au MMEY sont représentées par des cercles blancs, et les déviations au MMSY par des cercles noirs. Si la déviation est positive, l'espèce est sous-exploitée, tandis que si elle est négative, l'espèce est surexploitée.

2. Le MMSY menace la conservation et la résilience de systèmes prédateur-proie lorsque la pêcherie est orientée vers la proie

Les résultats précédents proviennent de modèles dans lesquels les espèces n'interagissent pas entre elles. Or les stocks exploités peuvent être liés par des interactions écologiques, comme des interactions de prédation. La définition et les conséquences de stratégies multi-espèces dépendent alors de ces interactions. En particulier, nous souhaiterions savoir si la maximisation des captures totales est possible dans un système structuré par des

interactions trophiques, et si elle peut être durable. Ainsi dans le Chapitre VI, associé à l'article Tromeur & Loeuille (2017), paru dans *Oikos*, nous étudions les conséquences d'une maximisation des captures sur la coexistence et la résilience d'une communauté prédateur-proie.

Nous montrons que lorsque seule la proie est pêchée, la maximisation des captures implique l'extinction préalable du prédateur. Au contraire, lorsque seul le prédateur est pêché, la maximisation des captures permet la coexistence des deux espèces. L'effort permettant d'atteindre le MSY du prédateur est alors deux fois moins grand que l'effort menant à son extinction. Nous montrons également que lorsque les deux espèces sont pêchées, le MMSY n'entraîne pas nécessairement l'extinction du prédateur (Fig. 7a). En accord avec Legović et al. (2010) et Kar & Ghosh (2013), ce résultat indique que la maximisation des captures totales peut être compatible avec la coexistence d'espèces en interaction trophique.

Cependant, il est possible de montrer que l'effort au MMSY est toujours supérieur à l'effort au MSY du prédateur, et inférieur à l'effort au MSY de la proie. Le prédateur est donc toujours surexploité lorsque les captures sont maximisées. Par ailleurs, lorsque la capturabilité de la proie (q_N) augmente, le MMSY augmente le risque d'extinction du prédateur, c'est-à-dire que l'effort au MMSY s'approche de l'effort auquel le prédateur disparaît (Fig. 7a). Au contraire, lorsque la capturabilité du prédateur (q_P) augmente, son risque d'extinction diminue. Ainsi, le MMSY peut menacer la durabilité du système lorsque la pêcherie est orientée vers la proie.

Nous avons également cherché à caractériser les impacts du MMSY sur la résilience du système. Pour cela, nous avons calculé le temps de retour à l'équilibre du système suite à une perturbation au MMSY (Fig. 7b). Pour de faibles valeurs de capturabilité de la proie, c'est-à-dire pour une pêcherie orientée vers le prédateur, la résilience au MMSY est assez forte, mais les captures sont faibles. Au contraire, lorsque la pêcherie est orientée vers la

proie, la résilience au MMSY est faible, mais les captures sont élevés. Ainsi, une pêcherie orientée vers la proie peut menacer la résilience du système.

Selon le profil de pêche, des synergies et des compromis apparaissent entre captures et résilience. Lorsque la pêcherie est orientée vers le prédateur (faibles valeurs de q_N), augmenter la capturabilité de la proie permet d'améliorer conjointement les captures et la résilience ; il y a donc synergie entre ces deux objectifs. Au contraire, lorsque la pêcherie est orientée vers la proie (valeurs de q_N élevées), augmenter la capturabilité de la proie entraîne une légère augmentation des captures et une forte diminution de la résilience ; il y a donc un compromis (ou *trade-off*) entre ces objectifs (Fig. 7b).

Notre conclusion qu'un profil de pêche orienté vers le prédateur favorise la résilience est cohérent avec les résultats de Rip & McCann (2011), qui suggèrent que réduire les flux d'énergie vers le prédateur permet de stabiliser les interactions prédateur-proie. Une conclusion similaire est présentée par Plank & Law (2012). Par ailleurs, notre conclusion qu'un profil de pêche orienté vers la proie favorise les captures est cohérent avec l'idée que les captures potentielles diminuent avec le niveau trophique (Christensen 1996). Cependant ce profil de pêche réduit fortement les densités de prédateur et affecte négativement la résilience du système, en accord avec les résultats de Smith et al. (2011), selon lesquels pêcher les bas niveaux trophiques peut fortement réduire la durabilité des réseaux trophiques marins.

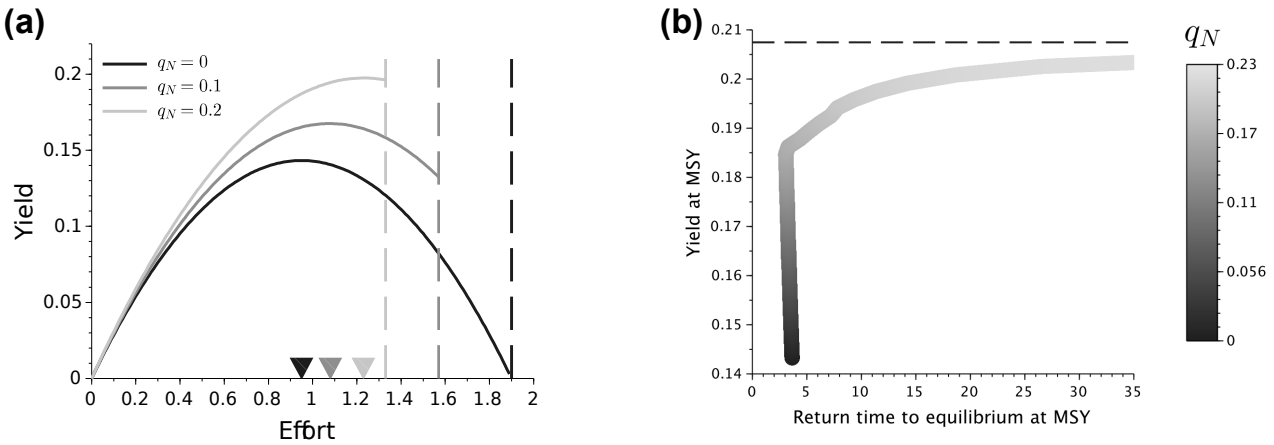


Figure 7 : Conséquences du MMSY sur les captures totales et la résilience d'un système prédateur-proie. (a) Captures totales à l'équilibre en fonction de l'effort de pêche, pour différentes capturabilités de proie. Les lignes pleines représentent les captures totales du système prédateur-proie, la couleur indiquant la valeur de la capturabilité de la proie. Les lignes verticales indiquent l'effort auquel le prédateur s'éteint. Les triangles indiquent, pour chaque valeur de q_N , l'effort au MMSY. (b) Relation entre rendement et résilience (temps de retour à l'équilibre suite à une perturbation) au MMSY dans une pêcherie prédateur-proie pour différentes valeurs de capturabilité de la proie.

3. Une maximisation adaptative des profits peut entraîner des phénomènes de "fishing down" et menacer la résilience d'une communauté prédateur-proie

La section précédente indique que la manière dont la mortalité due à la pêche est répartie entre le prédateur et la proie influence la durabilité de la pêcherie. Mais le modèle utilisé suppose un profil de pêche fixe, indépendant des densités et profitabilités relatives des prédateurs et des proies. Or des études révèlent que les pêcheurs peuvent modifier leur profil de pêche afin d'optimiser la profitabilité de leur activité (Acheson 1988). Cette rétroaction bio-économique peut avoir des impacts importants sur la structure et la dynamique de la pêcherie. Les conséquences d'un profil de pêche adaptatif sont étudiées dans le Chapitre V, associé à l'article Tromeur & Loeuille (2018), soumis à la revue *American Naturalist*.

Nous considérons une pêcherie dans laquelle l'exploitant oriente son effort de pêche vers un prédateur ou une proie. L'effort total de pêche est alloué dynamiquement entre la pêche du prédateur et celle de la proie, selon leurs profitabilités marginales. Par exemple, si la proie augmente en densité et devient plus profitable que le prédateur, alors la part de l'effort total allouée à la pêche de la proie augmente. L'exploitant cherche ainsi à maximiser ses profits pour un effort défini. En ce sens, l'exploitant suit donc une stratégie mono-critère de maximisation des profits, basée sur une adaptation dynamique du profil de pêche.

À l'équilibre, trois profils de pêche émergent : un profil visant seulement le prédateur, un profil visant seulement la proie, et un profil visant conjointement la proie et le prédateur. Le profil de pêche émergent dépend notamment de la valeur de l'effort total. Nous montrons que pour des efforts faibles, la pêcherie est toujours orientée vers le prédateur, tandis que pour des efforts élevés la pêcherie est orientée vers la proie (Figure 8a). Ainsi, une pêcherie qui se développe, et qui voit son effort augmenter, passe d'un profil de pêche orienté vers le prédateur à un profil orienté vers la proie.

Cette transition correspond à ce que Pauly nomme "fishing down marine food webs" (Pauly et al. 1998) : les pêcheries se concentrent d'abord sur les hauts niveaux trophiques, puis se recentrent progressivement sur les niveaux inférieurs, à mesure que l'abondance des hauts niveaux trophiques diminue. Ceci induit une diminution du niveau trophique moyen des captures, comme illustré dans l'Introduction. Ce phénomène est cependant souvent attribué uniquement à une diminution des abondances des hauts niveaux trophiques (Essington et al. 2006). Nos résultats montrent au contraire que le phénomène de "fishing down" est un processus endogène, provenant d'une baisse d'abondance du prédateur et d'un recentrage adaptatif de la pêcherie sur la proie. Ce phénomène émerge alors de la dynamique bio-économique du système.

Nous étudions également l'impact de profils de pêche adaptatifs sur la résilience de la pêcherie. Nous considérons pour cela plusieurs mesures de résilience : la sensibilité aux

changements de régime brutaux (*catastrophic regime shifts*), la capacité d'un système à revenir à l'équilibre suite à une perturbation, et la rapidité de ce retour. Nous montrons notamment que le passage d'une pêcherie orientée vers le prédateur à une pêcherie orientée vers la proie peut se faire de façon progressive, en passant par une pêcherie mixte (Fig. 8a), ou de façon brutale, sans passer par une pêcherie mixte (Fig. 8b). Dans ce dernier cas, le système subit donc un changement de régime catastrophique (Scheffer et al. 2001). La simplicité du modèle autorise une analyse complète des conditions de ce phénomène. Un tel changement de régime est plus probable lorsque que le contrôle top-down du prédateur sur la proie est fort, et lorsque le prix du prédateur est élevé. Ceci montre donc un premier effet négatif de profils de pêche adaptatifs sur la résilience de la pêcherie. De plus, ces résultats soulignent l'influence conjointe de paramètres écologiques et économiques dans le déclenchement de changements de régime socio-écologiques (Lade et al. 2015).

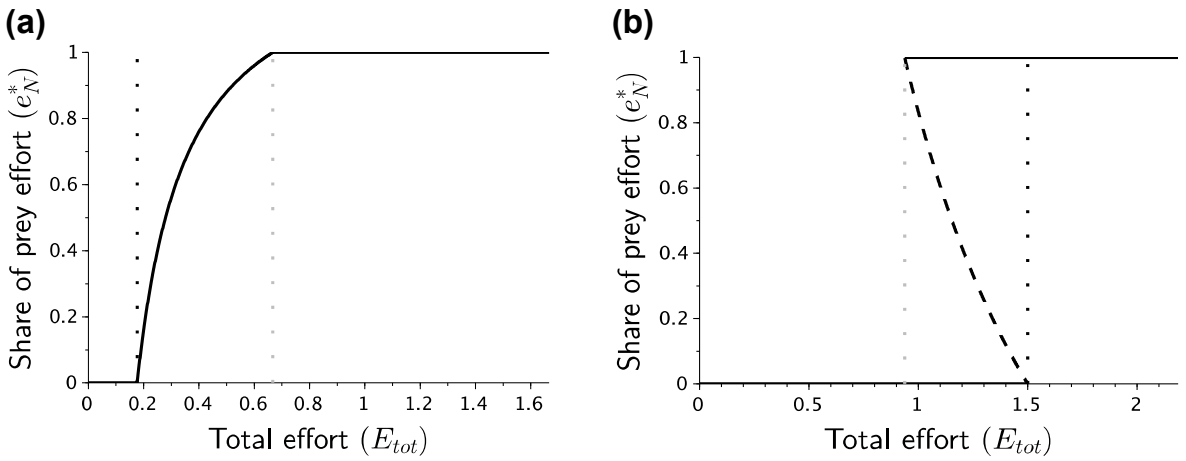


Figure 8: Pêcherie adaptative exploitant un système prédateur-proie. (a,b) Relation entre le profil de pêche (part de l'effort total alloué à la pêche de la proie) et l'effort total. (a) Lorsqu'une pêcherie mixte est possible, augmenter l'effort total entraîne une réorientation progressive de l'effort de pêche depuis la pêche du prédateur vers celle de la proie. (b) Lorsqu'une pêcherie mixte est instable, augmenter l'effort total entraîne une réorientation brutale de l'effort de pêche depuis la pêche du prédateur vers celle de la proie.

Nous avons également cherché à caractériser l'effet de la vitesse d'adaptation sur la résilience du système. Nous montrons que pour des profils de pêche orientés vers la proie ou le prédateur, augmenter la vitesse d'adaptation réduit le temps de retour à l'équilibre, et donc stabilise le système (Fig. 9a, lignes grises), ce qui est en accord avec les travaux sur l'*adaptive foraging* dans les réseaux trophiques (Kondoh 2003; Loeuille 2010). Nous montrons cependant que pour un profil de pêche mixte, où les deux espèces sont pêchées conjointement, des vitesses d'adaptation élevées peuvent réduire la résilience du système (Fig. 9a, ligne noire). Afin de confirmer la robustesse de ce résultat nous avons étudié l'effet de la vitesse d'adaptation dans un modèle de type Rosenzweig-MacArthur (voir l'équation 6) ; ce modèle plus complexe indique qu'augmenter la vitesse d'adaptation peut également réduire la stabilité du système, ce qui se traduit par l'apparition d'oscillations (Fig. 9b). Ces résultats suggèrent donc que dans une pêcherie mixte, des rétro-actions rapides entre variables écologiques et décisions économiques peuvent réduire la résilience bio-économique de la pêcherie.

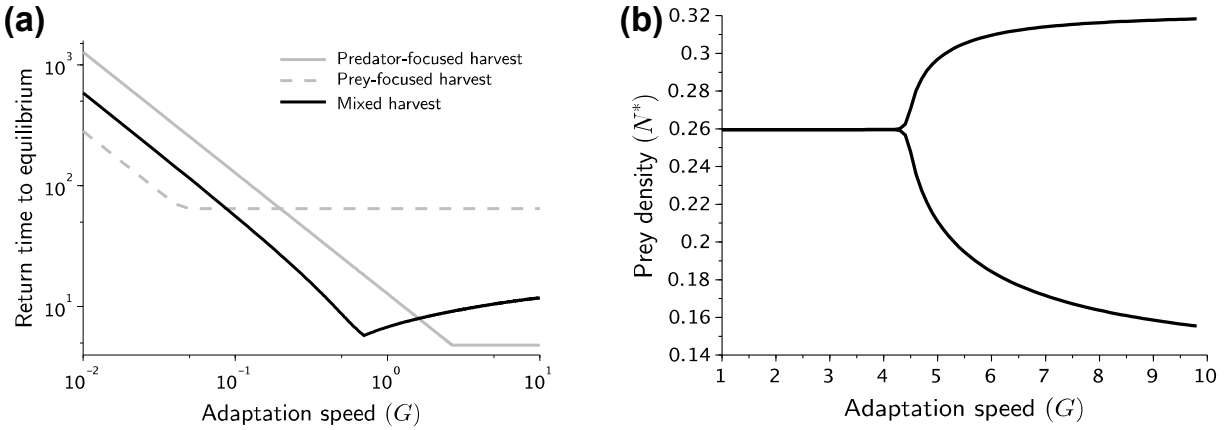


Figure 9: Résilience d'une pêcherie adaptative exploitant un système prédateur-proie. (a) Relation entre le temps de retour à l'équilibre et la vitesse d'adaptation. Ligne noire : pêcherie mixte ; ligne grise : pêcherie orientée uniquement vers le prédateur ; ligne tiretée grise : pêcherie orientée uniquement vers la proie. (b) Relation entre densités minimales et maximales à l'équilibre et vitesse d'adaptation, lorsque le taux d'attaque du prédateur ne dépend pas linéairement de l'abondance des proies.

B. Exploration des compromis et synergies entre objectifs écologiques et économiques

Comme nous l'avons établi, les stratégies de maximisation mono-critère des rendements ou des profits dans des pêcheries multispécifiques peuvent menacer leur durabilité. Cette conclusion peut être attribuée au fait que le service de provision des écosystèmes exploités interagit avec d'autres services écosystémiques et objectifs de gestion, comme la résilience ou la préservation de la biodiversité. Maximiser le seul service de provision peut ainsi amoindrir d'autres services et valeurs en jeu dans les pêcheries. Une gestion écosystémique implique au contraire de trouver un équilibre entre l'ensemble des services et objectifs d'une pêcherie. Une gestion écosystémique doit donc être fondée sur une connaissance des interactions entre objectifs de gestion, afin de dévoiler les compromis et synergies potentiels entre ces objectifs.

1. Compromis et synergies entre production et résilience

Dans le Chapitre VI (Tromeur & Loeuille 2017, paru dans *Oikos*), nous calculons les captures totales et la résilience du système pour un ensemble d'efforts de pêche et de capturabilités. Nous obtenons un ensemble délimité par une frontière sur laquelle on ne peut augmenter les captures sans diminuer la résilience, et inversement (ligne grise épaisse sur les Fig. 10a,b). L'ensemble des points de cette frontière sont donc optimaux au sens de Pareto. Au contraire, la majorité des points représentant le MMSY (cercles pleins sur les Fig. 10a,b) ne sont pas optimaux au sens de Pareto. Il est donc possible d'augmenter à la fois les captures et la résilience par rapport au MMSY, en modifiant l'effort de pêche et les capturabilités. Ces résultats signifient donc que des synergies sont possibles entre ces deux objectifs de gestion.

Cependant, une fois la frontière de Pareto atteinte, il n'est plus possible de trouver de synergies entre ces objectifs. Les politiques optimales du point de vue de Pareto soulignent ainsi un compromis entre résilience et production. De plus cette frontière de Pareto est fortement concave : lorsque les captures sont élevées, une faible diminution des captures entraîne une forte augmentation de la résilience ; inversement, lorsque la résilience est élevée, il suffit de sacrifier un peu de résilience pour augmenter les captures de façon importante. Un gestionnaire désireux de maintenir production et résilience a donc tout intérêt à favoriser un équilibre entre ces deux objectifs.

Ces résultats soulignent des interactions positives et négatives entre production et résilience dans les pêcheries exploitées. En particulier, nous montrons qu'il existe un trade-off général concave entre production et résilience. La concavité de ce trade-off signale néanmoins une interaction positive entre ces objectifs économique et écologique, suggérant qu'il est possible de concilier ces objectifs (Lester et al. 2013).

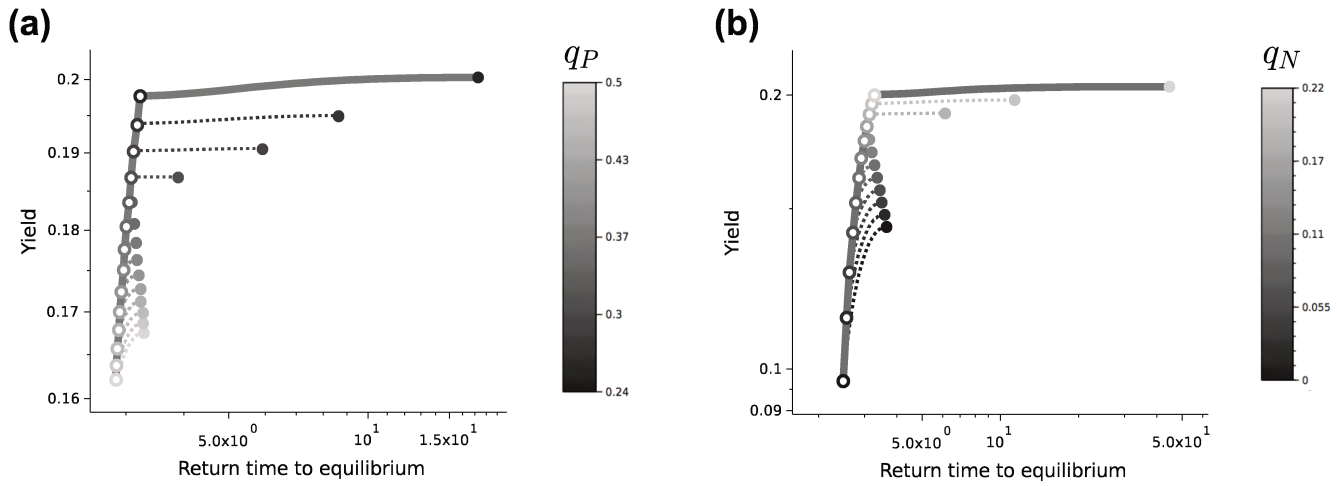


Figure 10: Relation entre production et résilience dans une pêcherie prédateur-proie pour différentes valeurs de capturabilité du prédateur (a) et de la proie (b). Pour chaque valeur de capturabilité, correspondant à une nuance de gris, un cercle vide correspond au maximum de résilience, et un cercle plein au maximum de captures. La frontière de Pareto est représentée par un trait épais gris foncé.

2. Compromis et synergies entre objectifs économiques et conservation de la biodiversité

Dans l'article placé en Annexe, nous étudions les interactions entre objectifs de conservation, de production et de profit dans une pêcherie multi-espèces et multi-flottilles. L'index de conservation correspond à la somme des déviations par rapport aux MSY monospécifiques de l'ensemble des espèces pêchées, divisé par le nombre d'espèces. Nous considérons en particulier le cas d'étude de la pêcherie guyanaise française, dans laquelle quatre flottilles pêchent une dizaine d'espèces. Nous calculons grâce à un algorithme génétique les allocations d'efforts de pêche permettant de maximiser conjointement production et conservation d'une part, et profit et conservation d'autre part. Nous mettons en évidence dans chacun de ces cas une frontière de Pareto, signalant un compromis entre conservation et l'objectif économique considéré ; la Figure 11a illustre par exemple le compromis entre conservation et captures totales. Cette frontière est constituée de trois parties

concaves, signalant une interaction positive entre production et maintien de la biodiversité. La relation entre l'allocation optimale d'efforts et l'effort total est représentée Fig. 11b. Favoriser les captures implique d'allouer un effort total élevé aux seules pirogues, tandis que favoriser la conservation implique d'allouer un effort total faible aux seules tapouilles. Au contraire, concilier les objectifs de production et de conservation implique de diversifier les flottilles (Fig. 11a). Les données historiques indiquent qu'entre 2006 et 2010, la pêcherie se situait en-dessous de la frontière de Pareto. Modifier l'allocation des efforts permettrait donc d'améliorer simultanément les objectifs de conservation et de profits, et d'atteindre ainsi la frontière de Pareto.

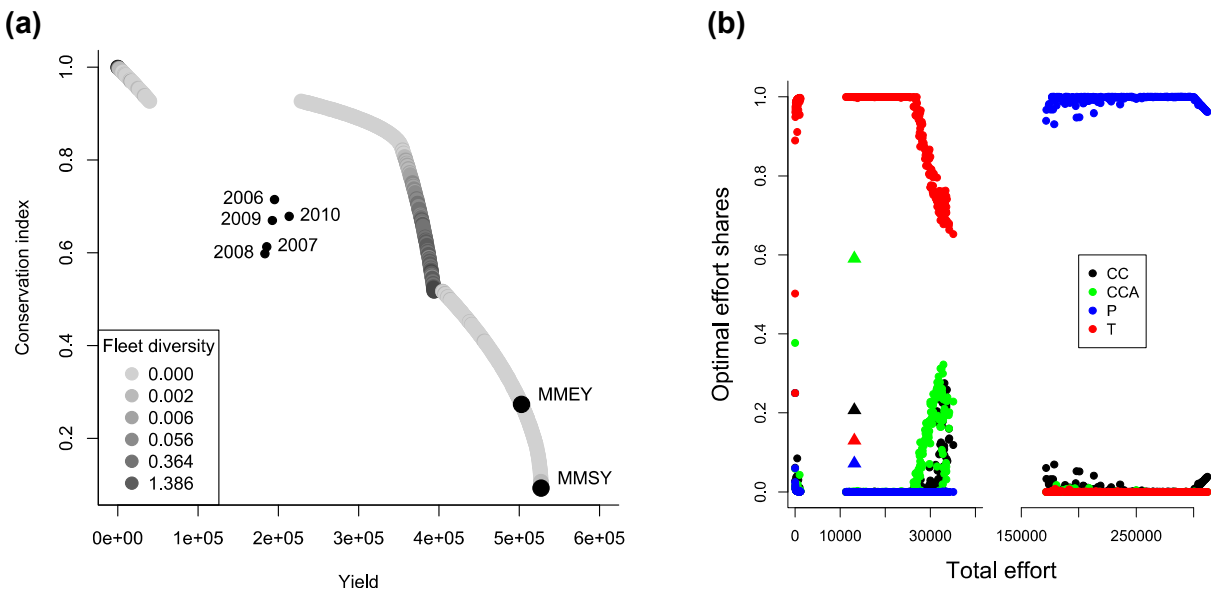


Figure 11 : Exploration des interactions entre objectifs économiques et écologiques dans une pêcherie multi-espèces et multi-flottilles sans interactions trophiques (a,b). (a) Frontière de Pareto entre conservation et production. Les nuances de gris indiquent la diversité des flottilles, mesurée avec un indice de Shannon. Les points de la frontière de Pareto optimisant les captures et les profits sont respectivement nommés MMSY et MMEY. (b) Allocation optimale de l'effort total de pêche entre les différentes flottilles. Les triangles indiquent l'allocation d'efforts actuelle (CC : canots créoles, CCA : canots créoles améliorés, P : pirogues, T : tapouilles).

Dans le Chapitre VII, nous comparons les objectifs de rendement et de biodiversité pour des réseaux trophiques structurés en tailles. Ces réseaux émergent selon un algorithme éco-évolutif inspiré de Loeuille & Loreau (2005), sous une pression de pêche constante, et selon un profil de pêche indiscriminé (McCann et al. 2016), toutes les espèces ayant la même capturabilité. Puis nous cherchons les capturabilités permettant d'atteindre la frontière de Pareto entre production et biodiversité, ou entre profits et biodiversité, en utilisant un algorithme génétique. Nous mettons notamment en évidence un compromis entre production et biodiversité, qui ne dépend que des valeurs de capturabilités (Fig. 12a). En moyenne, ce compromis est concave, suggérant une interaction positive entre production et biodiversité. Favoriser la production (en rouge Fig. 12b) implique de focaliser la pêche sur les plus petites tailles, tandis que favoriser la biodiversité (en bleu Fig. 12b) implique de focaliser la pêche sur des tailles intermédiaires (entre 5% et 40% de la plus grande taille) et de mettre en œuvre des capturabilités significativement moins élevées. Ainsi pour des petites tailles, favoriser la production implique une relation négative entre capturabilité et taille, tandis que favoriser la biodiversité implique une relation positive entre capturabilité et taille. Une stratégie équilibrée entre ces deux objectifs (en vert Fig. 12b) suppose un profil de pêche plus plat et donc moins discriminant. Notons que dans tous les cas, les plus hauts niveaux trophiques (dont la taille est supérieure à 40% de la plus grande taille) sont relativement épargnés.

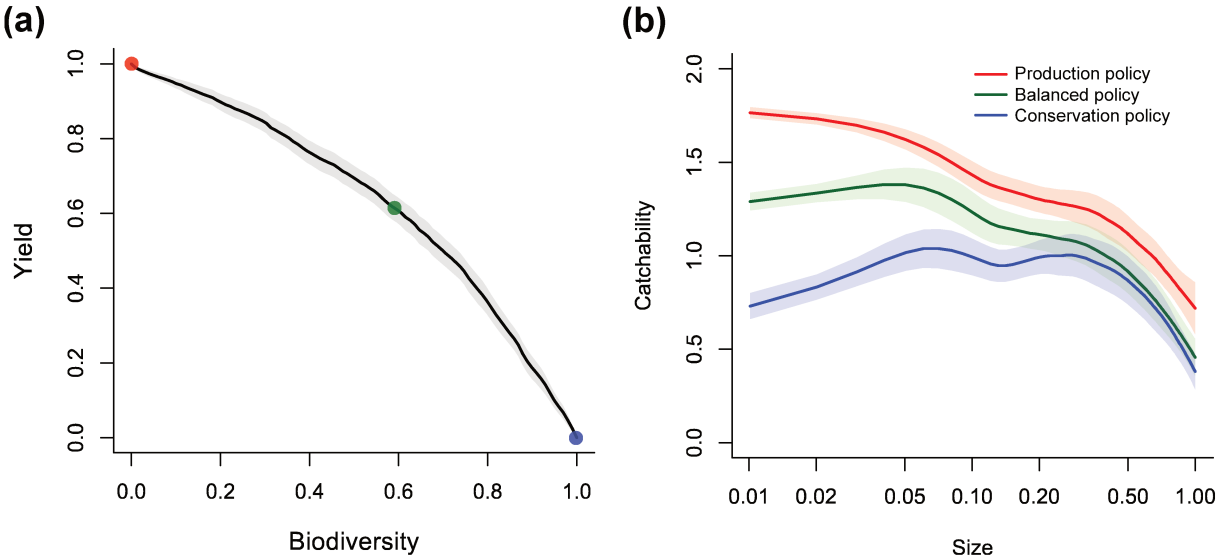


Figure 12 : Exploration des interactions entre objectifs économiques et écologiques dans une pêcherie résultant de l'exploitation d'un réseau trophique structuré en tailles. Les résultats sont moyennés sur les 72 réseaux trophiques théoriques obtenus. (a) Frontière de Pareto moyenne entre rendement et biodiversité (indice de Shannon). La surface grisée indique l'intervalle de confiance à 95%. (b) Profils de pêche moyens correspondant aux trois politiques de gestion identifiées en (a) : politique de production (en rouge), politique de conservation (en bleu), ou politique équilibrée (en vert). Les lignes représentent les valeurs moyennes, tandis que les surfaces plus claires indiquent les intervalles de confiance à 95%.

C. Conciliation des objectifs écologiques et économiques

Les résultats précédents suggèrent que la gestion écosystémique des pêches se heurte à des arbitrages entre objectifs écologiques et économiques. Par exemple, la maximisation des captures ou profits agrégés menace la durabilité des écosystèmes pêchés. De plus, l'optimisation conjointe d'objectifs écologiques et économiques révèle des compromis entre ces objectifs. Cependant, nous suggérons qu'une conciliation entre ces objectifs est possible, grâce à des régulations économiques et techniques.

1. Des incitations économiques favorisent une conciliation entre objectifs écologiques et économiques

a. Incitations sur les prix et les coûts de la pêche

Nous avons montré précédemment que la maximisation des profits dans une pêcherie multispécifique (MMEY) peut entraîner la surexploitation ou l'extinction des espèces les moins productives et les moins valorisables. Dans le Chapitre III, nous définissons des incitations économiques permettant de réduire la surexploitation dans des pêcheries mixtes gérées au MMEY. En particulier, nous montrons que subventionner les espèces surexploitées et taxer les espèces sous-exploitées permet de réduire l'effort de pêche et donc d'atténuer la surexploitation au MMEY. Ces résultats semblent en contradiction avec les enseignements tirés des modèles mono-spécifiques, suggérant qu'une taxe réduit la pression de pêche (Clark 2006), tandis qu'une subvention l'augmente (OECD 2017). Ces conclusions soulignent donc l'importance de prendre en compte la dimension multi-spécifique des pêcheries afin de mettre au point un système d'incitations efficace et durable.

Augmenter le coût de la pêche réduit également l'effort au MMEY ; il est ainsi possible de calculer le coût permettant d'éviter la surexploitation de l'ensemble des stocks pêchés. Cependant, dans le cas d'étude de la pêcherie côtière guyanaise, ce coût est très supérieur au coût actuel. De manière générale, nous montrons que les incitations économiques visant à réduire la surexploitation entraînent toujours un coût pour la société, porté soit par les pêcheurs (dans le cas d'une taxe sur les espèces sous-exploitées ou d'une diminution des subventions aux coûts de pêche), ou par l'Etat (dans le cas d'une subvention sur les espèces surexploitées). Notons cependant que ce coût associé à la préservation des écosystèmes pourrait potentiellement être compensé par l'ensemble des services prodigués par la biodiversité, qui ne sont pas pris en compte dans ce modèle.

Des incitations économiques permettent également de réguler la résilience du système. Dans le Chapitre V, nous montrons en effet qu'une pêcherie adaptative peut entraîner des

changements de régime catastrophiques dans un système prédateur-proie (Fig. 9b), notamment si le prix du prédateur est élevé. Aussi une réduction de ce prix permettrait-elle d'éviter ces transitions brutales et les impacts associés sur la conservation. Par ailleurs, nous montrons que dans une pêcherie visant à la fois la proie et le prédateur, augmenter la vitesse d'adaptation peut entraîner des pertes de résilience (Fig. 9a,b). La vitesse d'adaptation peut notamment dépendre des coûts de transition impliqués par le passage d'un type de pêcherie à une autre (Noailly et al. 2003). Ainsi maintenir des coûts de transition suffisamment élevés favoriserait la résilience de ce système. Par exemple, réduire des subventions à l'achat de matériel permettrait d'augmenter les coûts de transition. Des exemples de régulations existent également, imposant aux pêcheurs d'exploiter un seul stock pendant une période donnée, et ralentissant de fait la transition vers l'exploitation d'autres stocks (Bischi et al. 2013).

b. Prise en compte de l'aversion au risque

La gestion des pêches est soumise à de nombreuses incertitudes, portant sur la croissance des stocks (Beddington & May 1977), les prix de marché (Gourguet et al. 2014), et les coûts associés à la pêche, du fait par exemple de la variabilité des cours du pétrole (Cheilari et al. 2013). Ces différentes incertitudes affectent le comportement des pêcheurs et des gestionnaires, qui sont généralement averses au risque et préfèrent donc des profits stables (Brick et al. 2012). Nous intégrons dans le Chapitre IV une incertitude sur les coûts liés à la pêche, et nous considérons que l'exploitant cherche à maximiser une fonction d'utilité incluant à la fois les profits et l'aversion au risque. En ce sens, cette fonction d'utilité intègre donc plusieurs objectifs. Nos résultats analytiques indiquent que l'aversion au risque réduit l'effort de pêche, diminuant ainsi le risque de surexploitation, et limitant les impacts sur la biodiversité. Une synergie similaire entre conservation de la biodiversité et réduction de la variabilité des profits est soulignée par Mouysset et al. (2013) dans des agro-écosystèmes. De plus, une analyse multi-critères de la South-East Fishery indique que des niveaux d'aversion

au risque intermédiaires permettent de favoriser un équilibre entre les critères de gestion considérés (Figure 13). Cette étude souligne donc le fait que la prise en compte de l'aversion au risque peut permettre de concilier objectifs écologiques et économiques dans des pêcheries mixtes, favorisant ainsi leur durabilité.

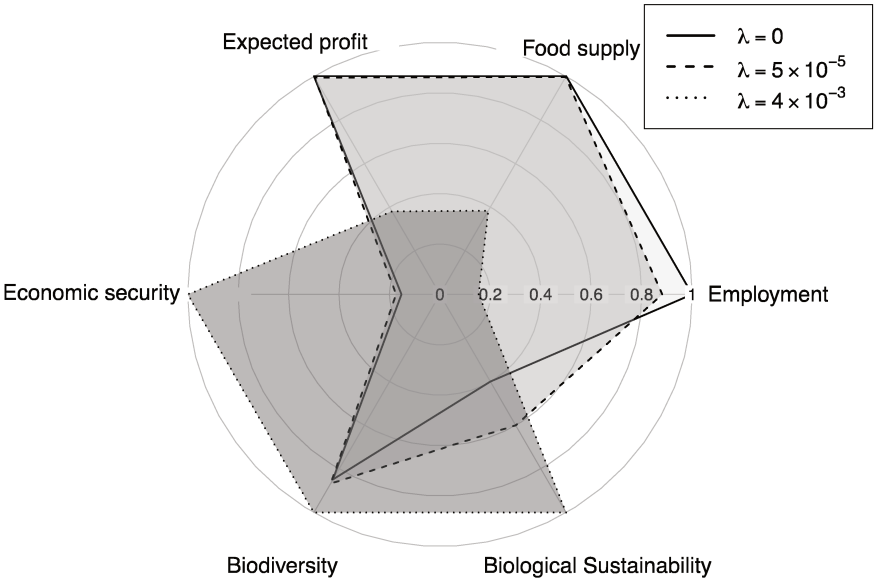


Figure 13 : Illustration de l'effet de différents niveaux d'aversion au risque sur les indicateurs bio-économiques de la South-East Fishery. La surface correspondant au niveau intermédiaire d'aversion au risque λ (enveloppe en tiretés) est la plus grande, et son centroïde est le plus proche de l'origine. Cela signifie qu'un niveau intermédiaire d'aversion au risque permet une meilleure performance bio-économique agrégée, ainsi qu'un meilleur équilibre entre objectifs.

2. La diversification des profils de pêche favorise une conciliation entre objectifs écologiques et économiques

Nous avons montré précédemment que les synergies et compromis entre objectifs écologiques et économiques dépendent du profil de pêche (*fishing pattern*), c'est-à-dire de la manière dont la mortalité due à la pêche est répartie entre les espèces pêchées, pour une

intensité de pêche donnée (Kolding et al. 2015). Il faut donc distinguer le profil de pêche, généralement défini par les capturabilités, de l'intensité de pêche, généralement définie par l'effort. Nous avons préféré le concept de profil de pêche à celui de sélectivité, dans la mesure où il est difficile de définir ce qui est sélectif et ce qui ne l'est pas. Par exemple, pêcher un grand nombre d'espèces selon leur taille ou leur productivité implique un certaine forme de sélectivité (Zhou et al. 2010). De plus, le concept de profil de pêche prend peu à peu le pas sur celui de sélectivité dans la littérature scientifique (Gascuel & Pauly 2009; Andersen et al. 2015; Kolding et al. 2015). Dans cette thèse, le profil de pêche est défini par les capturabilités (Chapitre VI et VII), mais également par la manière dont l'effort de pêche est réparti entre les espèces pêchées (Chapitre V) ou entre les flottilles de pêche (Annexe).

La frontière de Pareto mise en évidence au Chapitre VI montre qu'un profil de pêche orienté vers le prédateur favorise la résilience au détriment de la production, tandis qu'un profil de pêche orienté vers la proie favorise la production au détriment de la résilience (Fig. 10a,b). Notons également que les captures élevées sont associées à un fort risque d'extinction du prédateur. Toutes les solutions situées sur la frontière sont optimales du point de vue de Pareto. Le choix du profil de pêche dépend donc des préférences du gestionnaire : s'il préfère favoriser la production, alors il choisira un profil de pêche orienté vers la proie, tandis que s'il préfère favoriser la résilience il choisira un profil de pêche orienté vers le prédateur. Cependant, la frontière de Pareto étant fortement concave, un gestionnaire soucieux de préserver à la fois la production et la résilience choisira un profil de pêche équilibré entre la capture du prédateur et de la proie. Notons qu'un profil de pêche orienté vers la proie peut permettre d'atteindre un compromis entre rendement et résilience pour de faibles efforts de pêche, mais est associé à des densités de prédateurs plus faibles qu'un profil plus diversifié. La prise en compte des trois objectifs de rendement, résilience et conservation du prédateur implique donc le choix d'un profil de pêche diversifié. Des résultats similaires sont obtenus par Lundström et al. (2017), dans un modèle dans lequel le stock exploité est composé de

juvéniles et d'adultes consommant une même ressource. En étudiant des frontières de Pareto entre rendement et objectifs de conservation, les auteurs concluent qu'un profil de pêche équilibré entre adultes et juvéniles favorise une conciliation entre ces objectifs de gestion.

Nous avons souhaité savoir si cette conclusion est toujours valide dans un réseau trophique complexe, en prenant en compte un objectif écologique de maintien de la biodiversité et des objectifs économiques de captures et de profits. Pour cela, nous avons étudié l'impact de différents profils de pêche sur les captures, les profits et la biodiversité de réseaux trophiques structurés en taille (Chapitre VII). Nous montrons qu'un profil de pêche optimal orienté vers les niveaux trophiques moyens (les tailles intermédiaires) favorise le maintien de la biodiversité, tandis qu'un profil de pêche orienté vers les bas niveaux trophiques (les petites tailles) favorise les captures (Fig. 12b). Un profil de pêche intermédiaire, équilibré entre les les petites tailles et les tailles intermédiaires favorise un équilibre entre ces objectifs. Encore une fois, un profil de pêche diversifié entre différents niveaux trophiques permettrait donc d'atteindre un équilibre entre objectifs écologiques et économiques. Notons cependant que les plus grandes tailles sont toujours épargnées, ce qui peut s'expliquer par le souci de ne pas trop réduire la biodiversité.

Dans une pêcherie mixte multi-flottilles, le profil de pêche est dépendant de la manière dont l'effort de pêche est réparti entre les flottilles. Nous étudions cette répartition dans l'article placé en Annexe, dans un cas théorique et pour le cas d'étude de la pêcherie côtière guyanaise (Figure 11). Les résultats indiquent qu'une diversification des flottilles permet d'atteindre un équilibre entre conservation et production, ou entre conservation et profits. Ce phénomène pourrait s'expliquer par une complémentarité entre flottilles, permettant d'obtenir un rendement satisfaisant pour un impact écologique limité (Burgess 2015). Ces conclusions confirment donc qu'un profil de pêche diversifié dans un cadre multi-flottilles favorise une conciliation entre enjeux écologiques et économiques.

La quête d'un profil de pêche durable motive de nombreuses recherches dans le domaine des pêcheries. Des études récentes suggèrent qu'un profil de pêche durable, voire optimal, serait caractérisé par une intensité d'exploitation dépendante de la productivité de chaque espèce, stratégie appelée *balanced harvesting* (Zhou et al. 2010; Garcia et al. 2012). Ce profil de pêche serait optimal dans la mesure où il maximiserait les rendements potentiels tout en diminuant l'impact de la pêche sur la structure des réseaux trophiques exploités. Notre travail permet de nuancer ces conclusions. En effet, un profil de pêche dépendant de la productivité intrinsèque de chaque espèce entraînerait une exploitation plus intense des petites tailles (Kolding et al. 2015). Or comme le montrent nos résultats, un tel profil de pêche réduirait l'énergie disponible pour les niveaux trophiques supérieurs, affectant en retour la biodiversité et la résilience des réseaux trophiques exploités. Comme le suggèrent Froese et al. (2016a), les modèles de réseaux trophiques ne soutiennent donc pas les conclusions des promoteurs du *balanced harvesting*.

Notre conclusion qu'une diversification des profils de pêche favorise une gestion équilibrée entre plusieurs objectifs n'est pas sans rappeler la théorie de la gestion de portefeuilles, ou *portfolio theory* (Markowitz 1952). Cette théorie issue de la finance suggère qu'un gestionnaire de portefeuille cherchant à favoriser les rendements et à limiter leur variance a tout intérêt à choisir un portefeuille d'actifs diversifiés (Markowitz 1952). Ce résultat conforte l'adage populaire selon lequel "il ne faut pas mettre tout ses œufs dans le même panier". Plusieurs études appliquent cette théorie aux pêcheries (Edwards et al. 2004; Sanchirico et al. 2008; Gourguet et al. 2014; Jin et al. 2016), suggérant qu'une pêche diversifiée favoriserait souvent des revenus élevés pour une faible variance. Dans des réseaux trophiques, cela peut provenir du fait que la covariance d'espèces en interaction de prédation est négative, réduisant ainsi la variance totale de la pêcherie (Edwards et al. 2004). Dans la mesure où ce *portfolio management* est à la fois multispécifique et multi-objectifs, il favorise l'implémentation d'une approche écosystémique des pêches (Sanchirico et al. 2008).

Cependant, la gestion de portefeuilles ne considère que les revenus et leur variabilités comme paramètres de gestion. Nos résultats suggèrent une théorie plus générale, selon laquelle diversifier le portefeuille d'espèces pêchées permet d'équilibrer le portefeuille de services et de valeurs écosystémiques recherchés.

Comme le souligne Markowitz (1952), la diversification des actifs devient intéressante dès lors que plusieurs objectifs sont pris en compte. Lorsqu'un seul objectif est pris en compte, comme la maximisation des rendements, alors le gestionnaire a tout intérêt à se concentrer sur l'actif au plus fort rendement. De la même manière, si seule la production importe au gestionnaire, alors celui-ci a tout intérêt à choisir un profil de pêche privilégiant l'espèce ou la flottille la plus productive. Par conséquent, tout profil de pêche focalisé sur une seul espèce ou une seule flottille signale une stratégie de gestion mono-critère, et donc non-écosystémique. Au contraire, prendre en compte plusieurs objectifs de gestion implique un profil de pêche diversifié ; par conséquent, la nécessité d'un profil de pêche diversifié provient directement des principes de la gestion écosystémique des pêches.

IV. Conclusion générale

A. Recommandations pour une approche écosystémique de la gestion des pêches

1. Favoriser des approches de gestion multi-critères

Nos travaux montrent que dans une pêcherie mixte, la maximisation des rendements totaux (MMSY) ou des profits totaux (MMEY) peut nuire à la diversité et à la résilience des écosystèmes marins. Les espèces peu productives et peu valorisables sont particulièrement menacées par ces approches de gestion mono-critère. Au contraire, nous montrons que la prise en compte conjointe d'objectifs écologiques et économiques peut favoriser des compromis entre ces objectifs, et garantir une pêche productive et durable.

La mise en œuvre d'une gestion multi-critères nécessite de connaître les interactions entre les objectifs considérés. Ces objectifs sont en effet associés à des services écosystémiques, et donc au fonctionnement des écosystèmes. Ainsi un même écosystème est-il souvent associé à plusieurs services bénéficiant directement ou non aux populations humaines. Ces services peuvent varier dans la même direction ou dans des directions opposées, selon les pressions appliquées sur le système (Bennett et al. 2009). Par exemple, démarrer l'exploitation d'un stock favorise les captures et les profits, au détriment de la biomasse du stock. Il semble ainsi nécessaire de comprendre les interactions entre services écosystémiques afin de tirer partie des synergies et compromis entre ces services et de mettre en place une gestion écosystémique des pêches.

Une gestion multi-critères nécessite également le développement de concepts de gestion alternatifs au MSY et MEY. Comme le soulignent Patrick & Link (2015a), le concept d'*optimum yield* (OY) utilisé aux Etats-Unis suppose déjà la prise en compte de plusieurs objectifs de gestion. De la même manière, la Politique Commune des Pêches de l'Union Européenne préconise une approche multi-objectifs (European Union 2013). Cependant, dans

ces deux cas, la référence de gestion reste le rendement maximal durable (MSY), réduit par tout objectif écologique ou économique pris en compte. Or, comme nous l'avons montré, le MSY mono-spécifique comme multi-spécifique n'est pas un concept satisfaisant dans un contexte écosystémique.

De plus l'approche consistant à définir d'abord un point de référence (le MSY), avant de prendre en compte d'autres objectifs de gestion ne semble pas efficace d'un point de vue écosystémique. À l'inverse, il serait plus cohérent de prendre en compte d'abord les multiples objectifs de gestion, avant de définir des points de référence, qui pourront être très différents du MSY. Nous suggérons ainsi une approche en deux temps : d'abord une identification des objectifs de gestion importants pour l'ensemble des acteurs, ainsi que des synergies et compromis entre ces objectifs ; puis une définition commune des points de référence, basée notamment sur des modèles et des scénarios prospectifs.

Cette approche nécessite de repenser les schémas institutionnels de gestion des pêcheries. L'identification commune des objectifs de gestion suppose en effet d'impliquer l'ensemble des acteurs d'une pêcherie. Dans ce cadre, les institutions fondées sur la co-gestion des pêcheries entre l'Etat et les autres parties prenantes (Jentoft 1989), ou sur la gestion locale par une communauté (Berkes et al. 1989; Berkes 2006), semblent adaptées à la mise en œuvre d'une gestion multi-objectifs. L'évaluation des synergies et compromis entre objectifs et services écosystémiques suppose également la participation des parties prenantes, ainsi que l'implication d'une communauté pluri-disciplinaire de scientifiques. Enfin, la mise au point de scénarios prospectifs permettant de comparer différentes alternatives de gestion peut se baser sur des modèles de complexité intermédiaire, ou sur des modèles plus complexes, intégrant des rétro-actions entre les stocks et les mesures de gestion (Plagányi 2007; Collie et al. 2016).

2. Favoriser des profils de pêche diversifiés

Nos travaux suggèrent également qu'une diversification des profils de pêche favoriserait un équilibre entre différents objectifs de gestion. En particulier, un profil de pêche diversifié permet un équilibre entre production, biodiversité et résilience. Au contraire, un profil de pêche orienté vers les bas niveaux trophiques favorise la production au détriment de la biodiversité et de la résilience, tandis qu'un profil de pêche orienté vers des niveaux trophiques plus élevés favorise la biodiversité et la résilience au détriment de la production.

Ces résultats appellent une critique des profils de pêche visant sélectivement certains groupes, ce qui rapproche nos travaux de la théorie du *balanced harvesting*. Cependant, contrairement au *balanced harvesting*, nous ne concluons pas qu'il faille pêcher l'ensemble des espèces d'un système selon leurs productivités (Zhou et al. 2010), ce qui impliquerait une concentration de l'intensité de pêche sur les bas niveaux trophiques. Au contraire, nous montrons qu'une telle concentration réduirait la résilience et la biodiversité du système. De plus, les études portant sur le *balanced harvesting* définissent un profil de pêche a priori, avant d'étudier ses conséquences sur les objectifs écologiques et économiques de la pêcherie (Kolding et al. 2015). Au contraire, nous suggérons qu'il est plus efficace de raisonner dans l'autre sens : définir les objectifs considérés avant d'identifier les meilleurs profils de pêche. Le profil de pêche sélectionné dépend ensuite des préférences des gestionnaires.

Ces résultats s'apparentent également aux conclusions de la théorie de la gestion de portefeuilles (Markowitz 1952) : un investisseur cherchant à favoriser ses revenus attendus et à limiter le risque associé a tout intérêt à diversifier son portefeuille d'actifs. Au contraire, si l'investisseur ne s'intéresse qu'au rendement, alors il a tout intérêt à investir dans l'actif le plus productif. De la même manière, dans les pêcheries, équilibrer revenu et prise de risque implique de diversifier le portefeuille d'espèces pêchées (Edwards et al. 2004). Nos résultats suggèrent que ce raisonnement peut s'étendre à d'autres objectifs de gestion : si un gestionnaire (ou un pêcheur) ne s'intéresse qu'à la production ou aux profits, alors il a tout

intérêt à orienter le profil de pêche sur l'espèce la plus productive ou la plus valorisable ; mais dès lors qu'il s'intéresse également à des objectifs écologiques comme le maintien de la biodiversité et de la résilience, il a alors tout intérêt à diversifier son profil de pêche. En effet, les espèces pêchées participent différemment aux objectifs de la pêcherie, certaines espèces ayant une forte productivité, d'autres ayant un rôle important en termes de maintien de la résilience ; ainsi, diversifier le portefeuille de services obtenus implique de diversifier le portefeuille d'espèces pêchées.

La diversification du profil de pêche ne suppose pas d'appliquer une même intensité de pêche sur toutes les espèces. Le profil de pêche précis dépend en effet des objectifs considérés et de l'approche d'optimisation mise en œuvre. Ainsi, le profil de pêche obtenu peut varier selon les objectifs considérés et selon les préférences des gestionnaires. Cette approche suppose également de mettre en œuvre des outils permettant de contrôler finement le profil de pêche, tels que des régulations sur les tailles de filets (Kolding et al. 2016). Enfin, la diversification des profils de pêche ne peut être bénéfique que si elle s'accompagne d'une régulation de l'accès aux ressources, via une limitation des efforts de pêche ou des captures.

B. Modèles et approches de la gestion écosystémique des pêches

1. Quels modèles pour une gestion écosystémique des pêches ?

Les modèles classiques de gestion des pêches représentent généralement un seul stock exploité par une seule flottille, ou subissant une mortalité de pêche globale. De nombreux modèles mono-spécifiques intègrent aussi une structuration en âge ou en tailles de la population exploitée. L'approche écosystémique de la gestion des pêches requiert une complexification de ces modèles, selon plusieurs axes possibles (Collie et al. 2016) : une prise en compte de déterminants environnementaux influençant la croissance ou la survie des

populations ; une prise en compte d'un plus grand nombre d'espèces, exploitées ou non, et liées par des interactions trophiques ; une prise en compte des dynamiques anthropiques, par exemple à travers la structure et la dynamique des flottilles de pêche. Mais si l'augmentation de la complexité des modèles utilisés permet de mieux décrire certains aspects des systèmes modélisés, elle accroît l'incertitude associée aux nouveaux paramètres pris en compte (Collie et al. 2016). Ceci pose la question du degré de complexité requis pour les modèles de gestion écosystémique des pêches.

Selon Levins (1966), la construction d'un modèle en écologie théorique repose sur un compromis entre trois axes : la précision, la généralité et le réalisme. L'auteur détaille ainsi trois stratégies de construction de modèles, qui peuvent être adaptées aux modèles de gestion des pêches. La première associe réalisme et précision, au détriment de la généralité ; c'est le cas des modèles monospécifiques utilisés dans la gestion classique des pêches, fondés sur la description précise d'un stock, de sa structure en âge ou dans l'espace. La seconde associe généralité et réalisme, au détriment de la précision ; c'est le cas des modèles numériques dits *end-to-end*, comme Atlantis ou Ecosim (Plagányi 2007), qui cherchent à décrire de façon générale et exhaustive le fonctionnement d'écosystèmes marins exploités ; les formes fonctionnelles précises utilisées sont ainsi reléguées au second plan (Carlotti and Poggiale 2010). La troisième associe généralité et précision, au détriment du réalisme ; c'est le cas de modèles simples et analytiques, tels que les modèles de type Lotka-Volterra ; c'est également l'approche que nous avons favorisée dans cette thèse. Des stratégies mixtes existent aussi ; c'est notamment le cas des *models of intermediate complexity* (MICE), qui visent à combiner généralité, réalisme et précision, en identifiant d'abord la question de gestion, puis en isolant les variables écologiques et économiques qui y sont associées (Plagányi et al. 2014). C'est donc un intermédiaire entre des modèles mono-spécifiques et les modèles *end-to-end*.

Les modèles utilisés durant cette thèse sont généraux, car il sont fondés sur des équations décrivant des dynamiques très générales ; de plus, ces modèles sont précis, car ils

permettent de comprendre les résultats obtenus, et de les associer à des mécanismes écologiques ou économiques précis. Cependant, les modèles utilisés ne permettent pas de décrire avec réalisme des dynamiques de stocks intégrés dans des écosystèmes complexes. Ils constituent une première approximation, qui permet de formuler des hypothèses pour des modèles plus réalistes. D'ailleurs, comme le souligne Levins, "Un modèle n'est pas validé parce qu'il est 'vrai', mais parce qu'il génère des hypothèses testables et pertinentes pour des problèmes importants."

L'intérêt d'un modèle réside également dans sa capacité à formuler des résultats robustes, c'est-à-dire qui peuvent être reproduits par des modèles fondés sur des hypothèses différentes (Levins 1966). Par exemple, notre conclusion que la maximisation des rendements et des profits dans une pêcherie mixte entraîne la surexploitation des espèces les moins productives et valorisables peut être considérée comme robuste, dans la mesure où elle est soutenue par de nombreuses études fondées sur des modèles différents du nôtre (Ricker 1958; Larkin 1977; Legović & Geček 2010; Guillen et al. 2013). De plus, notre conclusion qu'une diversification des profils de pêche permet de concilier objectifs écologiques et économiques peut être considérée comme relativement robuste, dans la mesure où des modèles différant dans leurs structures et hypothèses y aboutissent (Chapitres VI, VII et Annexe). Des résultats similaires ont de plus été mis en évidence récemment (Lundström et al. 2017). Des études supplémentaires seraient néanmoins nécessaires, afin d'accroître la robustesse de ce résultat.

Aussi n'existe-t-il pas d'approche idéale pour construire un modèle de gestion des pêches ; toutes ces approches sont au contraire complémentaires. De plus, chaque modèle répond à des problématiques différentes. Par exemple, un modèle visant à décrire la réponse qualitative d'une pêcherie à une nouvelle politique favorisera plutôt le réalisme. Un modèle cherchant à établir des politiques quantitatives comme des quotas favorisera plutôt la précision et le réalisme. Enfin, un modèle visant à comprendre les impacts précis de la pêche dans les écosystèmes marins se placera plutôt du côté de la précision et de la généralité.

2. Mise en œuvre opérationnelle de l'approche écosystémique

La gestion écosystémique des pêches appelle la mise en œuvre de nouvelles approches de gestion, intégrant le caractère multi-espèces et multi-objectifs des pêcheries. Plusieurs alternatives à l'approche développée dans cette thèse sont possibles. Gascuel (2009) et Froese et al. (2016b) proposent par exemple de remplacer la recherche de l'impact maximal admissible par la recherche de l'impact minimal sur les écosystèmes marins et leur fonctionnement. Plusieurs auteurs ont également suggéré le concept de *minimum sustainable whinge*, visant à minimiser la contestation des acteurs d'une pêcherie, c'est-à-dire à minimiser les impacts négatifs de la pêche sur l'ensemble des objectifs d'une pêcherie, écologiques comme économiques (Pope 1983; Doyen et al. 2017*a*). Une autre alternative consiste en la recherche de stratégies de pêche viables, c'est-à-dire vérifiant un ensemble de contraintes écologiques, économiques et sociales. L'application de cette approche appelée *écoviabilité* à plusieurs cas d'études indique qu'elle favorise à la fois la viabilité écologique et économique des pêcheries (Doyen et al. 2017*b*).

La mise en œuvre opérationnelle de ces approches achoppe cependant sur un ensemble de difficultés. Premièrement, la connaissance des écosystèmes pêchés, et notamment des interactions entre espèces, est souvent faible. Les réseaux écologiques exploités sont de plus généralement liés entre eux par des migrations ; cette structuration spatiale en méta-communautés (Leibold et al. 2004) complique ainsi la connaissance de ces systèmes. Deuxièmement, la gestion écosystémique des pêches requiert souvent une gestion adaptative (Holling 1978), et donc des mécanismes de surveillance potentiellement coûteux. Enfin, la gestion écosystémique nécessite de définir les objectifs et les préférences de l'ensemble des acteurs concernés, ce qui requiert un important exercice de coordination. Cependant, comme le signalent Patrick & Link (2015b), ces difficultés ne sont pas rédhibitoires ; en particulier, la plupart d'entre elles s'appliquent également à la gestion des pêcheries monospécifiques, qui requiert une connaissance biologique approfondie des populations exploitées, et une gestion

adaptative impliquant souvent plusieurs acteurs. La plupart des outils institutionnels et scientifiques nécessaires à la mise en œuvre opérationnelle de l'approche écosystémique des pêche existent donc déjà et peuvent être mis à profit (Patrick & Link 2015b).

C. Les défis de la gestion écosystémique des pêches

1. Changements environnementaux globaux

Les changements globaux constituent un enjeu majeur pour la gestion écosystémique des pêches et la biodiversité marine en général (Goulletquer et al. 2014). Les émissions anthropiques de CO_2 menacent particulièrement la structure et le fonctionnement des écosystèmes marins. Ces émissions sont d'abord associées à une augmentation des températures de surface, aux nombreux effets potentiels. D'une part, le réchauffement des eaux de surface augmente le métabolisme des hétérotrophes (Hoegh-Guldberg & Bruno 2010), accentuant potentiellement le contrôle exercé par les niveaux trophiques supérieurs (O'Connor et al. 2009; Shurin et al. 2012). D'autre part, le réchauffement affecte la phénologie des organismes marins (Edwards & Richardson 2004), ainsi que leur répartition spatiale. L'étude de la mer Méditerranée indique par exemple que l'augmentation des températures est associée à une modification des aires de répartition de certaines espèces, ainsi qu'à l'expansion d'espèces invasives (Lejeusne et al. 2010). Cheung et al. (2013) montrent également que l'augmentation des températures entraîne une "tropicalisation" des captures dans plusieurs écosystèmes, c'est-à-dire un accroissement des captures d'espèces adaptées à des températures supérieures à la moyenne.

L'augmentation des émissions de CO_2 occasionne également une diminution du pH de surface, et du niveau de saturation en aragonite (Goulletquer et al. 2014; Gattuso et al. 2015). Ces changements compliquent la calcification et donc le développement de nombreux

organismes marins. En particulier, ils fragilisent des écosystèmes emblématiques tels que les récifs coralliens (Hoegh-Guldberg et al. 2007), induisant potentiellement des changements de régime catastrophiques (Mumby et al. 2013). L'augmentation des émissions de CO_2 est également associée à une diminution du niveau d'oxygène dans les océans, provoquant la multiplication de zones hypoxiques, et réduisant ainsi la distribution en profondeur de nombreuses espèces marines (Gattuso et al. 2015).

2. Changements éco-évolutifs

Ces changements globaux, associés au développement des pêcheries, modifient les jeux de pressions évolutives ; ils ont donc un impact à terme sur l'évolution des espèces marines, notamment leur évolution en taille. D'une part, de nombreuses études indiquent que la pêche induit une réduction de l'âge et de la taille à maturité des espèces exploitées (Sharpe & Hendry 2009), qui peut nuire à la productivité des stocks (Barneche et al. 2018). Cette évolution en taille affecte les décisions de gestion, en modifiant les points de référence tels que le MSY (Heino et al. 2013). L'évolution en taille due à la pêche peut également avoir des conséquences sur la profitabilité des pêcheries (Eikeset et al. 2013).

D'autre part, le réchauffement climatique influence la structure en taille des réseaux trophiques marins, en favorisant les organismes de petite taille (Daufresne et al. 2009). Les changements de taille dus à la température peuvent être plastiques, mais également génétiques (Hoffmann & Sgrò 2011). En effet, dans la mesure où le réchauffement climatique peut favoriser la prolifération d'espèces non-indigènes, il peut également promouvoir l'expansion de mutants aux taux de survie ou de reproduction supérieurs à ceux de l'espèce initiale, et ainsi induire des changements phénotypiques affectant la structure des écosystèmes exploités (Norberg et al. 2012).

Les changements éco-évolutifs induits par les changements globaux risquent de remodeler profondément les écosystèmes marins et d'affecter les services et performances écosystémiques qui en dépendent. En particulier, les captures de pêche devraient être composées d'espèces plus petites et mieux adaptées aux eaux chaudes et faibles en oxygène. Les écosystèmes marins dont dépendent les pêcheries seront également transformés par l'ensemble des effets directs et indirects de la pêche et des changements globaux. Ces changements offrent souvent un avantage aux espèces généralistes, réduisant de fait la biodiversité fonctionnelle des écosystèmes affectés (Clavel et al. 2011). Ces modifications affecteront également la résilience de ces systèmes, et donc leur capacité à résister aux changements futurs.

3. Pour une gestion durable fondée sur le principe de précaution

L'ensemble changements globaux (changement climatique, développement des pêcheries, etc.) auxquels sont confrontés les écosystèmes marins affecte leur capacité future à contribuer au bien-être des populations humaines. Ces changements menacent donc la *durabilité* des pêcheries, c'est-à-dire leur capacité à répondre aux besoins des générations présentes, sans compromettre la capacité des générations futures à satisfaire leurs besoins (Brundtland 1987). Assurer la durabilité des pêcheries suppose donc de concilier enjeux économiques et écologiques, mais également de promouvoir une équité intergénérationnelle, de sorte que générations présentes et futures bénéficient d'avantages similaires.

Dans cette thèse, nous avons étudié les impacts de différentes stratégies de gestion à l'équilibre, c'est-à-dire dans un temps très long, supposant ainsi que les agents n'ont pas de préférence pour le présent. En appliquant ce critère proche de la *green golden rule* (Chichilnisky et al. 1995), nous avons privilégié le long terme au détriment des générations présentes, favorisant ce que Chichilnisky (1996) nomme une "dictature du futur". Au

contraire, les stratégies classiques de maximisation de l'utilité escomptée privilégient le court terme, du fait de la préférence des agents pour le présent, favorisant ainsi une "dictature du présent" (Chichilnisky 1996; Heal 1997). Des critères de durabilité alternatifs favorisent un meilleur équilibre entre générations présentes et futures. C'est le cas du *maximin*, ou critère de Rawls, qui consiste à maximiser l'utilité de la génération la plus mal dotée, ou du critère de Chichilnisky, qui pondère court et long termes (Martinet & Doyen 2007).

Les critères de durabilités mentionnés ci-dessus supposent que bien économiques et environnementaux sont substituables, s'inscrivant ainsi dans le cadre d'une durabilité faible (Cabeza Gutés 1996). Au contraire, les tenants d'une durabilité forte soutiennent que le capital naturel n'est pas substituable, et que des baisses de capital naturel ne peuvent être compensées par un investissement dans d'autres formes de capital (Garmendia et al. 2010). Dans cette thèse, l'approche multi-critères utilisée ne suppose pas de préférence des agents pour l'objectif écologique ou économique. Nous cherchons simplement à identifier les possibilités de production de ces services, sans considérer de préférence des agents pour l'un ou l'autre. En ce sens, notre démarche est donc compatible avec une approche de durabilité forte. De la même manière, les démarches de viabilité cherchent à maintenir des niveaux minimum d'objectifs écologiques et économiques, sans supposer de préférence ou de substituabilité pour l'un ou l'autre, ce qui les rend compatibles avec une approche de durabilité forte (Baumgärtner & Quaas 2009).

Durant cette thèse, nous avons cherché à clarifier le cadre de la gestion écosystémique des pêches, caractérisée par une prise en compte de la complexité écosystémique des pêcheries et de multiples objectifs de gestion. La gestion des pêches reste néanmoins soumise à de nombreuses incertitudes, liées aux dynamiques écologiques et économiques, mais également au développement des connaissances scientifiques. Ces incertitudes, amplifiées par les défis des changements globaux, soulignent l'intérêt du *principe de précaution*, énoncé par la Déclaration de Rio de 1992 : "En cas de risque de dommages graves ou irréversibles,

l'absence de certitude scientifique absolue ne doit pas servir de prétexte pour remettre à plus tard l'adoption de mesures effectives visant à prévenir la dégradation de l'environnement" (Nations Unies 1992). Le principe de précaution implique donc des actions de gestion pour prévenir les risques potentiels. De plus, dans le droit français (Charte de l'environnement de 2004), le principe de précaution suppose "la mise en œuvre de procédures d'évaluation des risques" (France 2004), mettant ainsi en exergue le rôle de la recherche et de l'évaluation scientifique.

La gestion écosystémique des pêches et le principe de précaution sont souvent associés, et parfois même confondus (Sanchirico et al. 2008). Ces associations sont cependant généralement basées sur des définitions vagues du principe de précaution, comme principe d'évitement des dommages environnementaux ou de prise en compte des incertitudes environnementales. Au contraire, nous suggérons de nous conformer à la définition juridique du principe de précaution, comme principe d'évaluation et d'action. Nous proposons ainsi que le principe de précaution devienne le troisième pilier de la gestion écosystémique des pêches, en complément de l'intégration de complexités écosystémiques et de la dimension multi-critères. Ce troisième pilier est une condition nécessaire pour que la gestion écosystémique puisse répondre aux changements globaux anthropiques, et qu'elle favorise, d'un point de vue écologique comme économique, des pêcheries authentiquement *durables*.

Références

Acheson, J. M. 1988. Patterns of gear changes in the Maine fishing industry: Some implications for management. Marine Anthropological Studies 1:49–65.

Allhoff, K. T., D. Ritterskamp, B. C. Rall, B. Drossel, and C. Guill. 2015. Evolutionary food web model based on body masses gives realistic networks with permanent species turnover. Scientific Reports 5:10955.

Andersen, K. H., K. Brander, and L. Ravn-Jonsen. 2015. Trade-offs between objectives for ecosystem management of fisheries. Ecological Applications 25:1390–1396.

Anderson, L. G. 1975. Analysis of open-access commercial exploitation and maximum economic yield in biologically and technologically interdependent fisheries. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 32:1825–1842.

Barneche, D. R., D. R. Robertson, C. R. White, and D. J. Marshall. 2018. Fish reproductive-energy output increases disproportionately with body size. Science 360:642–645.

Baumgärtner, S., and M. F. Quaas. 2009. Ecological-economic viability as a criterion of strong sustainability under uncertainty. Ecological Economics 68:2008–2020.

Beddington, J. R., and R. M. May. 1977. Harvesting natural populations in a randomly fluctuating environment. Nature 197:463–465.

Béné, C., and L. Doyen. 2018. *From resistance to transformation : a generic metric of resilience through viability*.

Bennett, E. M., G. D. Peterson, and L. J. Gordon. 2009. Understanding relationships among multiple ecosystem services. Ecology Letters 12:1394–1404.

Berkes, F. 2006. From community-based resource management to complex systems: The scale issue and marine commons. Ecology and Society 11:art45.

Berkes, F., D. Feeny, B. J. McCay, and J. M. Acheson. 1989. The benefits of the commons. Nature 340:91–93.

Berlow, E. L., J. A. Dunne, N. D. Martinez, P. B. Stark, R. J. Williams, and U. Brose. 2009. Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. Proceedings of the National Academy of Sciences 106:187–191.

Bischi, G.-I., F. Lamantia, and D. Radi. 2013. A prey–predator fishery model with endogenous switching of harvesting strategy. Applied Mathematics and Computation 219:10123–10142.

Brännström, A., N. Loeuille, and U. Dieckmann. 2016. *Ecological and evolutionary consequences of harvesting on species extinction in food webs*.

Brick, K., M. Visser, and J. Burns. 2012. Risk aversion: Experimental evidence from South African fishing communities. American Journal of Agricultural Economics 94:133–152.

Brose, U., T. Jonsson, E. L. Berlow, P. Warren, C. Banasek-Richter, L.-F. Bersier, J. L. Blanchard, et al. 2006. Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. Ecology 87:2411–2417.

Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage, and G. B. West. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. Ecology 85:1771–1789.

Brundtland, G. H. 1987. *Our Common Future: Report of the World Commission on Environment and Development*. United Nations Commission (Vol. 4).

Burgess, M. G. 2015. Consequences of fleet diversification in managed and unmanaged fisheries. (M.-J. Rochet, ed.)Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 72:54–70.

Cabeza Gutés, M. 1996. The concept of weak sustainability. Ecological Economics 17:147–156.

Carlotti, F., and J. C. Poggiale. 2010. Towards methodological approaches to implement the zooplankton component in "end to end" food-web models. Progress in Oceanography 84:20–38.

Cheilari, A., J. Guillen, D. Damalas, and T. Barbas. 2013. Effects of the fuel price crisis on the energy efficiency and the economic performance of the European Union fishing fleets. Marine Policy 40:18–24.

Cheung, W. W. L., and U. R. Sumaila. 2008. Trade-offs between conservation and socio-economic objectives in managing a tropical marine ecosystem. Ecological Economics 66:193–210.

Cheung, W. W. L., R. Watson, and D. Pauly. 2013. Signature of ocean warming in global fisheries catch. Nature 497:365–368.

Chichilnisky, G. 1996. An axiomatic approach to sustainable development. Social Choice and Welfare 13:231–257.

Chichilnisky, G., G. Heal, and A. Beltratti. 1995. The green golden rule. Economics Letters 49:175–179.

Christensen, V. 1996. Managing fisheries involving predator and prey species. Reviews in Fish Biology and Fisheries 6:417–442.

Cissé, A. A., F. Blanchard, and O. Guyader. 2014. Sustainability of tropical small-scale fisheries: Integrated assessment in French Guiana. Marine Policy 44:397–405.

Cissé, A. A., L. Doyen, F. Blanchard, C. Béné, and J.-C. Péreau. 2015. Ecoviability for small-scale fisheries in the context of food security constraints. Ecological Economics 119:39–52.

Clark, C. W. 2006. The worldwide crisis in fisheries: Economic models and human behaviour. Cambridge University Press.

———. 2010. Mathematical bioeconomics: The mathematics of conservation (3rd ed.). Wiley.

Clavel, J., R. Julliard, and V. Devictor. 2011. Worldwide decline of specialist species : toward a global functional homogenization ? Frontiers in ecology and the environment 9:222–228.

Colléter, M., A. Valls, J. Guitton, D. Gascuel, D. Pauly, and V. Christensen. 2015. Global overview of the applications of the Ecopath with Ecosim modeling approach using the EcoBase models repository. Ecological Modelling 302:42–53.

Collie, J. S., L. W. Botsford, A. Hastings, I. C. Kaplan, J. L. Largier, P. A. Livingston, E. Plagányi, et al. 2016. Ecosystem models for fisheries management: finding the sweet spot. Fish and Fisheries 17:101–125.

Daufresne, M., K. Lengfellner, and U. Sommer. 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. Proceedings of the National Academy of Sciences 106:12788–12793.

Donohue, I., H. Hillebrand, J. M. Montoya, O. L. Petchey, S. L. Pimm, M. S. Fowler, K. Healy, et al. 2016. Navigating the complexity of ecological stability. (F. Adler, ed.)Ecology Letters 19:1172–1185.

Doyen, L., C. Armstrong, S. Baumgärtner, C. Béné, F. Blanchard, A. A. Cissé, R. Cooper, et al. 2017*a*. *From no whinge policy to viability tree*. Cahiers du GREThA (Vol. 33).

Doyen, L., C. Béné, M. Bertignac, F. Blanchard, A. A. Cissé, C. Dichmont, S. Gourguet, et al. 2017*b*. Ecoviability for ecosystem-based fisheries management. Fish and Fisheries 1–17.

Edwards, M., and A. J. Richardson. 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. Nature 430:881–884.

Edwards, S. F., J. S. Link, and B. P. Rountree. 2004. Portfolio management of wild fish stocks. Ecological Economics 49:317–329.

Eikeset, A. M., A. Richter, E. Dunlop, U. Dieckmann, and N. C. Stenseth. 2013. Economic repercussions of fisheries-induced evolution. Proceedings of the National Academy of Sciences 110:12259–12264.

Essington, T. E., A. H. Beaudreau, and J. Wiedenmann. 2006. Fishing through marine food webs. Proceedings of the National Academy of Sciences 103:3171–3175.

European Union Regulation (EU) No 1380/2013 of the European Parliament and the Council (2013). European Union.

FAO. 2016. *The state of world fisheries and aquaculture*.

Fox, W. W. 1970. An exponential surplus-yield model for optimizing exploited fish populations. Transactions of the American Fisheries Society 99:80–88.

France Charte de l'environnement (2004).

Froese, R., C. Walters, D. Pauly, H. Winker, O. L. F. Weyl, N. Demirel, A. C. Tsikliras, et al. 2016*a*. A critique of the balanced harvesting approach to fishing. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil 73:1640–1650.

Froese, R., H. Winker, D. Gascuel, U. R. Sumaila, and D. Pauly. 2016*b*. Minimizing the impact of fishing. Fish and Fisheries 17:785–802.

Garcia, S. M., J. Kolding, J. Rice, M.-J. Rochet, S. Zhou, T. Arimoto, J. E. Beyer, et al. 2012. Reconsidering the consequences of selective fisheries. Science 335:1045–1047.

Garmendia, E., R. Prellezo, A. Murillas, M. Escapa, and M. Gallastegui. 2010. Weak and strong sustainability assessment in fisheries. Ecological Economics 70:96–106.

Gascuel, D. 2009. L'approche écosystémique des pêches, une condition pour l'exploitation durable des océans. Pour 3:199–206.

Gascuel, D., and D. Pauly. 2009. EcoTroph : Modelling marine ecosystem functioning and impact of fishing. Ecological Modelling 220:2885–2898.

Gattuso, J.-P., A. Magnan, R. Bille, W. W. L. Cheung, E. L. Howes, F. Joos, D. Allemand, et al. 2015. Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO2 emissions scenarios. Science 349:aac4722-aac4722.

Goulletquer, P., P. Gros, G. Boeuf, and J. Weber. 2014. Biodiversity in the marine environment. Springer Netherlands, Dordrecht.

Gourguet, S., O. Thébaud, C. Dichmont, S. Jennings, L. R. Little, S. Pascoe, R. A. Deng, et al. 2014. Risk versus economic performance in a mixed fishery. Ecological Economics 99:110–120.

Guillen, J., C. Macher, M. Merzéréaud, M. Bertignac, S. Fifas, and O. Guyader. 2013. Estimating MSY and MEY in multi-species and multi-fleet fisheries, consequences and limits: An application to the Bay of Biscay mixed fishery. Marine Policy 40:64–74.

Heal, G. 1997. Discounting and climate change. Climatic Change 37:335–343.

Heino, M., L. Baulier, D. S. Boukal, B. Ernande, F. D. Johnston, F. M. Mollet, H. Pardoe, et al. 2013. Can fisheries-induced evolution shift reference points for fisheries management? ICES Journal of Marine Science 70:707–721.

Hoegh-Guldberg, O., and J. F. Bruno. 2010. The impact of climate change on the world's marine ecosystems. Science 328:1523–1528.

Hoegh-Guldberg, O., P. J. Mumby, A. J. Hooten, R. S. Steneck, P. Greenfield, E. Gomez, C. D. Harvell, et al. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. Science 318:1737–1742.

Hoffmann, A. A., and C. M. Sgrò. 2011. Climate change and evolutionary adaptation. Nature 470:479–485.

Holling, C. S. 1978. Adaptive environmental assessment and management. International Series on Applied Systems Analysis. International Institute for Applied Systems Analysis.

Jacobsen, N. S., M. G. Burgess, and K. H. Andersen. 2017. Efficiency of fisheries is increasing at the ecosystem level. Fish and Fisheries 18:199–211.

Jentoft, S. 1989. Fisheries co-management. Marine Policy 13:137–154.

Jin, D., G. DePiper, and P. Hoagland. 2016. Applying portfolio management to implement ecosystem-based fishery management (EBFM). North American Journal of Fisheries Management 36:652–669.

Kar, T. K., and B. Ghosh. 2013. Impacts of maximum sustainable yield policy to prey-predator systems. Ecological Modelling 250:134–142.

Kolding, J., N. S. Jacobsen, K. H. Andersen, P. A. M. van Zwieten, and H. Giacomini. 2016. Maximizing fisheries yields while maintaining community structure. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 73:644–655.

Kolding, J., R. Law, M. Plank, and P. A. M. Van Zwieten. 2015. The optimal fishing pattern. Freshwater Fisheries Ecology 524–540.

Kondoh, M. 2003. Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability. Science 299:1388–1391.

Lade, S. J., S. Niiranen, J. Hentati-Sundberg, T. Blenckner, W. J. Boonstra, and K. Orach. 2015. An empirical model of the Baltic Sea reveals the importance of social dynamics for ecological regime shifts. Proceedings of the National Academy of Sciences.

Larkin, P. A. 1977. An epitaph for the concept of maximum sustained yield. Transactions of the American Fisheries Society 106:1–11.

Legović, T., and S. Geček. 2010. Impact of maximum sustainable yield on independent populations. Ecological Modelling 221:2108–2111.

Legović, T., J. Klanjšček, and S. Geček. 2010. Maximum sustainable yield and species extinction in ecosystems. Ecological Modelling 221:1569–1574.

Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, et al. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. Ecology Letters 7:601–613.

Lejeusne, C., P. Chevaldonné, C. Pergent-Martini, C. F. Boudouresque, and T. Pérez. 2010. Climate change effects on a miniature ocean: the highly diverse, highly impacted Mediterranean Sea. Trends in Ecology & Evolution 25:250–260.

Lester, S. E., C. Costello, B. S. Halpern, S. D. Gaines, C. White, and J. A. Barth. 2013. Evaluating tradeoffs among ecosystem services to inform marine spatial planning. Marine Policy 38:80–89.

Levins, R. 1966. The strategy of model building in population biology. American Scientist 54:421–431.

Loeuille, N. 2010. Consequences of adaptive foraging in diverse communities. Functional Ecology 24:18–27.

Loeuille, N., and M. Loreau. 2005. Evolutionary emergence of size-structured food webs. Proceedings of the National Academy of Sciences 102:5761–5766.

Lundström, N. L. P., N. Loeuille, X. Meng, M. Bodin, and A. Brännström. 2017. Meeting yield and conservation objectives by balancing harvesting of juveniles and adults. ArXiv.

Mardle, S., and S. Pascoe. 1999. A review of applications of multiple-criteria decision-making techniques to fisheries. Marine Resource Economics 14:41–63.

Markowitz, H. 1952. Portfolio selection. The Journal of Finance 7:77–91.

Martinet, V., and L. Doyen. 2007. Sustainability of an economy with an exhaustible resource: A viable control approach. Resource and Energy Economics 29:17–39.

May, R. M., J. R. Beddington, C. W. Clark, S. J. Holt, and R. M. Laws. 1979. Management of multispecies fisheries. Science 205:267–277.

McCann, K. S., G. Gellner, B. C. McMeans, T. Deenik, G. Holtgrieve, N. Rooney, L. Hannah, et al. 2016. Food webs and the sustainability of indiscriminate fisheries. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 73:656–665.

Mouysset, L., L. Doyen, and F. Jiguet. 2013. How does economic risk aversion affect biodiversity? Ecological Applications 23:96–109.

Mueter, F. J., and B. A. Megrey. 2006. Using multi-species surplus production models to estimate ecosystem-level maximum sustainable yields. Fisheries Research 81:189–201.

Mumby, P. J., R. S. Steneck, and A. Hastings. 2013. Evidence for and against the existence of alternate attractors on coral reefs. Oikos 122:481–491.

Nations Unies Déclaration de Rio sur l'environnement et le développement durable (1992).

Noailly, J., J. C. J. M. van den Bergh, and C. A. Withagen. 2003. Evolution of harvesting strategies: replicator and resource dynamics. Journal of Evolutionary Economics 13:183–200.

Norberg, J., M. C. Urban, M. Vellend, C. A. Klausmeier, and N. Loeuille. 2012. Eco-evolutionary responses of biodiversity to climate change. Nature Climate Change 2:747–751.

O'Connor, M. ., M. F. Piehler, D. M. Leech, A. Anton, and J. F. Bruno. 2009. Warming and resource availability shift food web structure and metabolism. PLoS Biology 7.

OECD. 2017. Support to fisheries: Levels and impacts.

Patrick, W. S., and J. S. Link. 2015*a*. Hidden in plain sight : Using optimum yield as a policy framework to operationalize ecosystem-based fisheries management. Marine Policy 62:74–81.

———. 2015*b*. Myths that continue to impede progress in ecosystem-based fisheries management. Fisheries 40:155–160.

Pauly, D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese, and F. Torres Jr. 1998. Fishing down marine food webs. Science 279:860–863.

Peet, R. K. 1974. The measurement of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 5:285–307.

Plagányi, E. E. 2007. *Models for an ecosystem approach to fisheries* (Vol. 477). Rome.

Plagányi, E. E., A. E. Punt, R. Hillary, E. B. Morello, O. Thébaud, T. Hutton, R. D. Pillans, et al. 2014. Multispecies fisheries management and conservation: tactical applications using models of intermediate complexity. Fish and Fisheries 15:1–22.

Plank, M. J., and R. Law. 2012. Ecological drivers of stability and instability in marine ecosystems. Theoretical Ecology 5:465–480.

Pope, J. G. 1983. Fisheries resource management theory and practice. Pages 56–62 *in* J. L. Taylor and G. . Baird, eds. New Zealand finfish fisheries : the resources and their management. Trade Publications Limited.

Regnier, E., and K. Schubert. 2016. To what extent is aquaculture socially beneficial? A theoretical analysis. American Journal of Agricultural Economics 00:1–21.

Ricker, W. E. 1958. Maximum sustained yields from fluctuating environments and mixed stocks. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 15:991–1006.

Rip, J. M. K., and K. S. McCann. 2011. Cross-ecosystem differences in stability and the principle of energy flux. Ecology Letters 14:733–740.

Rosenzweig, M. L. 1971. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. Science 171:385–387.

Sanchirico, J. N., M. D. Smith, and D. W. Lipton. 2008. An empirical approach to ecosystem-based fishery management. Ecological Economics 64:586–596.

Scheffer, M., S. Carpenter, J. A. Foley, C. Folke, and B. Walker. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. Nature 413:591–596.

Sharpe, D. M. T., and A. P. Hendry. 2009. Life history change in commercially exploited fish stocks: an analysis of trends across studies. Evolutionary Applications 2:260–275.

Shurin, J. B., J. L. Clasen, H. S. Greig, P. Kratina, and P. L. Thompson. 2012. Warming shifts top-down and bottom-up control of pond food web structure and function. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 367:3008–3017.

Sibly, R. M. 2005. On the regulation of populations of mammals, birds, fish, and insects. Science 309:607–610.

Smith, A. D. M., C. J. Brown, C. M. Bulman, E. A. Fulton, P. Johnson, I. C. Kaplan, H. Lozano-Montes, et al. 2011. Impacts of fishing low-trophic level species on marine ecosystems. Science 333:1147–1150.

Sumaila, U. R., L. Teh, R. Watson, P. Tyedmers, and D. Pauly. 2008. Fuel price increase, subsidies, overcapacity, and resource sustainability. ICES Journal of Marine Science 65:832–840.

Tarizzo, V., E. Tromeur, O. Thébaud, R. Little, S. Jennings, and L. Doyen. 2018. *Risk averse policies foster bio-economic sustainability in mixed fisheries*. Cahiers du GREThA (Vol. 33).

Tromeur, E., and L. Doyen. 2018. Optimal harvesting policies threaten biodiversity in mixed fisheries. Environmental Modeling & Assessment.

Tromeur, E., and N. Loeuille. 2017. Balancing yield with resilience and conservation objectives in harvested predator-prey communities. Oikos 126:1780–1789.

Tsoularis, A., and J. Wallace. 2002. Analysis of logistic growth models. Mathematical Biosciences 179:21–55.

Varian, H. R. 2010. Intermediate microeconomics: a modern approach. (J. Repcheck, ed.) (8th ed.). Norton & Company.

Voss, R., M. F. Quaas, J. O. Schmidt, and J. Hoffmann. 2014. Regional trade-offs from multi-species maximum sustainable yield (MMSY) management options. Marine Ecology Progress Series 498:1–12.

Walters, C. J., V. Christensen, S. J. Martell, and J. F. Kitchell. 2005. Possible ecosystem impacts of applying MSY policies from single-species assessment. ICES Journal of Marine Science 62:558–568.

Williams, R. J., and N. D. Martinez. 2000. Simple rules yield complex food webs. Nature 404:180–183.

Zhou, S., A. D. M. Smith, A. E. Punt, A. J. Richardson, M. Gibbs, E. A. Fulton, S. Pascoe, et al. 2010. Ecosystem-based fisheries management requires a change to the selective fishing philosophy. Proceedings of the National Academy of Sciences 107:9485–9489.

CHAPITRE III

Optimal harvesting policies threaten biodiversity in mixed fisheries

À paraître dans la revue *Environmental Modeling & Assessment*

Environmental Modeling and Assessment ENMO-D-17-00132

Optimal harvesting policies threaten biodiversity in mixed fisheries

Eric Tromeur · Luc Doyen

Received: 13 May 2017 / Accepted: 7 June 2018

Acknowledgements This work was supported by the following projects: SEAVIEW (funded by the Belmont Forum, ANR-14-JPF1-0003), ANR ACROSS (ANR-14-CE03-0001), ANR RESUS (ANR-14-CE03-0009), NAVIRE (Cluster of Excellence COTE, ANR-10-LABX-45), PIG CNRS VOGUE and PIG CNRS ECOPE. We thank Fabian Blanchard and Abdoul Cissé who provided useful insights into the case study of the fishery in French Guiana. We are also grateful to two anonymous reviewers for comments that greatly improved this manuscript.

E. Tromeur
AgroParisTech, Univ Paris-Saclay, 16 rue Claude Bernard, 75231, Paris, France
Sorbonne Université, Univ Paris Diderot, Univ Paris-Est Créteil, CNRS, INRA, IRD, Institute of Ecology and Environmental Sciences of Paris (iEES Paris), 4 place Jussieu, 75252, Paris, France
GRETHA, CNRS, University of Bordeaux, avenue Léon Duguit, 33608 Pessac, France
ORCID: 0000-0003-0620-7902
Tel.: +33 1 44 27 32 49
E-mail: eric.tromeur@agroparistech.fr

L. Doyen
GRETHA, CNRS, University of Bordeaux, avenue Léon Duguit, 33608 Pessac, France
ORCID: 0000-0001-8272-6187

Abstract As marine ecosystems are under pressure worldwide, many scientists and stakeholders advocate the use of ecosystem-based approaches for fishery management. In particular, management policies are expected to account for the multispecies nature of fisheries. However, numerous fisheries management plans remain based on single-species concepts such as Maximum Sustainable Yield (MSY) and Maximum Economic Yield (MEY), that respectively aim at maximizing catches or profits of single species or stocks. In this study, we assess the bioeconomic sustainability of multispecies MSY and MEY in a mixed fishery, characterized by technical interactions and therefore joint production. First, we analytically show how multispecies MSY and MEY can induce overharvesting and extinction of species with low productivity and low value. Second, we identify and discuss incentives on effort costs and landing prices, as well as technical regulations, that could promote biodiversity conservation and more globally sustainability. Finally, a numerical example based on the coastal fishery in French Guiana illustrates the analytical findings.

Keywords Multispecies fishery · ecosystem-based fisheries management · maximum sustainable yield · maximum economic yield · overexploitation · technical interaction

1 Introduction

Acceletaring losses in marine biodiversity are affecting the productivity and the resilience of marine and coastal ecosystems worldwide [57]. These changes are significantly due to increasing fishing pressures [37], and induce severe economic loss in world fisheries [56].

As a consequence, designing management tools and public policies that ensure the long-term bioeconomic sustainability of marine fisheries has become a major challenge [20, 16]. In response, many scientists and experts advocate the use of an ecosystem-based fishery management (EBFM) [44], that aims at integrating the ecological and economic complexities of fisheries, instead of focusing on isolated target species. But the management of multispecies fisheries is challenged by two main complexities. First, because of ecological interactions among species, harvesting a species has indirect effects on other trophic levels [50]. Second, because of technical interactions (several species being jointly harvested), modifying the fishing effort simultaneously affects several stocks [25]. The present paper investigates this latter kind of complexity.

The way to operationalize the EBFM approach remains challenging [47, 18], especially from the bioeconomic viewpoint. New models are needed, to integrate the multiple complexities at play [45]. These models are expected to account for the multispecies nature of fisheries, as well as for the multiple ecosystem services they provide. They should also help evaluating the bioeconomic effectiveness and sustainability of current regulatory instruments such as fishing quotas or financial incentives, and designing relevant ecosystem-based management tools [43, 42]. Our paper intends to give some insights into these EBFM issues through the investigation of multispecies optimum yield policies.

Many fish stocks are currently managed to reach their maximum sustainable yield (MSY), through limitations on fishing quotas or efforts [35]. At the MSY biomass, the growth rate of the stock is maximized, thus allowing for the maximization of catches. This strategy has been set as the main reference point of many

world fisheries, and has been introduced in the US' Magnuson-Stevens Act [40], and more recently in the European Union's Common Fishery Policy [19]. However the sustainability of this monospecific strategy in multispecies contexts is disputed [32]. In particular, applying MSY policies from single-species assessments in multispecies trophic communities has been shown to induce biodiversity losses [54].

Instead of MSY, many resource economists advocate the use of maximum economic yield (MEY) targets, at which profits are maximized [17]. Harvesting at MEY is notably known to favor higher biomasses than harvesting at MSY [27, 13]. In a single-species context, harvesting at MEY is thus a more profitable and viable strategy than maximizing yield. In that perspective, the maximum economic yield has been chosen as a reference point for Australian fisheries, although its implementation remains difficult [17, 41]. However, maximizing profits from a single stock can also induce overexploitation and extinction, provided its price is higher than the cost of depleting the stock [11]. Moreover, in a dynamical context, extinction can result from maximization of present value, whenever discount rates are sufficiently high [11, 14].

To account for the multispecies nature of fisheries, there have been suggestions to set objectives at the level of the fishery, by defining multispecies reference points [38]. However, the potential bioeconomic consequences of such multispecies harvesting policies remain largely unknown. There have been attempts at defining multispecies MSY (MMSY) policies, at which total catches are maximized [39]. But in mixed fisheries where technical interactions occur, that is when one fishing fleet harvests different species, maximizing total yields has been suggested to endanger some species [46, 33, 28].

Potential consequences of multispecies MEY (MMEY), at which total profits are maximized, have also been investigated [2]. As in the single-species case, MMEY is found to be more profitable than MMSY [28]. However, it has been suggested that a combined MEY is susceptible to induce the overexploitation of stocks with low value [8, 12, 28]. In other words, if a multispecies fishery is seen as a portfolio of natural assets, maximizing total profits implies to neglect the conservation of inferior assets, thus inducing biodiversity losses [49]. In food webs, upper trophic levels would thus be eliminated if their price is too low relative to lower trophic levels [29].

The aim of this paper is to evaluate and compare the bioeconomic merits of multispecies MSY and MEY policies respectively, as well as to question their relevance for operationalizing ecosystem-based management. We use a bioeconomic model with multiple species and a single fleet, that allows us to derive analytical conditions for sustainable MMSY and MMEY. Thereby, we build a general analytical framework to understand the impacts of MMSY and MMEY in multispecies fisheries with technical interactions. We also describe technical and monetary regulations mitigating or preventing these biodiversity losses, to allow for the sustainable exploitation of species at MMSY and MMEY. These analytical results are used to assess the performances of multispecies strategies on a coastal fishery in French Guiana.

2 Bioeconomic model

2.1 Dynamical model and equilibrium

We consider N species harvested by a single fleet. It is assumed that no ecological interaction occurs between species. The dynamics of every species $i = 1, \ldots, N$ is thus described by the following discrete time equation:

$$x_i(t+1) = x_i(t)\big(1 + r_i - s_i x_i(t) - q_i e(t)\big), \tag{1}$$

where $x_i(t)$ denotes the stock of species i at time t, r_i its intrinsic rate of growth, s_i the intraspecific competition term, q_i its catchability and $e(t)$ the fishing effort at time t. Parameters r_i, s_i and q_i are assumed to be strictly positive. In usual models of logistic growth, the intraspecific competition term is $s_i = r_i/K_i$, where K_i is the carrying capacity of the species, or its strictly positive equilibrium stock when unharvested. However we chose here to keep s_i as a general parameter, to clearly distinguish the effects of intraspecific competition from the effects of the intrinsic rate of growth. Equilibrium conditions relating stocks and effort are given by

$$x_i^+(e) = \begin{cases} \dfrac{r_i - q_i e}{s_i} & \text{if } e < \frac{r_i}{q_i} \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases} \tag{2}$$

When the fishing effort is smaller than r_i/q_i, the equilibrium stock decreases linearly with the fishing effort, and when the fishing effort is larger or equal to r_i/q_i, the stock goes extinct.

2.2 Definition of overharvest

In accordance with the FAO's State of World Fisheries and Aquaculture report (see p. 38 in [20]), we consider that a species is overharvested if its biomass is smaller than MSY levels. We thus focus on biological overharvest instead of economic overharvest, which can be defined relative to MEY levels. In the case of a logistic dynamics given by (1), it is well-known that MSY, where catch at equilibrium is maximal, is characterized by

$$x_i^{\text{MSY}} = \frac{r_i}{2s_i} \quad \text{and} \quad e_i^{\text{MSY}} = \frac{r_i}{2q_i} \tag{3}$$

The equilibrium condition (2) can then be written

$$x_i^+(e) = \begin{cases} x_i^{\text{MSY}}\left(2 - \dfrac{e}{e_i^{\text{MSY}}}\right) & \text{if } e < 2e_i^{\text{MSY}} \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases} \tag{4}$$

Consequently, the equilibrium biomass of species i is smaller than its MSY biomass when the global harvesting effort is larger than the monospecific MSY effort of this species. A species is thus considered overharvested when the harvesting effort is larger than its monospecific MSY effort. On the contrary, if it is smaller than

the MSY effort, the species is underharvested. If it is equal to the MSY effort, the species is said to be fully exploited. If the fishing effort is larger or equal to twice the MSY effort, the stock is extinct.

2.3 Multispecies maximum sustained yield

Expanding the concept of MSY to multispecies and ecosystem contexts, we define the multispecies maximum sustained yield (MMSY) as the situation where total catches are maximized at equilibrium. In multispecies contexts, we use the term of *sustained* yield instead of *sustainable*, as maximizing total catches in mixed fisheries has been shown to be potentially unsustainable for some species [32]. The optimization problem reads as follows:

$$\max_{e} \sum_{i=1}^{N} x_i^+(e) q_i e. \tag{5}$$

Let us suppose that species are ranked according to their r_i/q_i ratios, also called *biotechnical productivities* [13]:

$$\frac{r_1}{q_1} \leq \frac{r_2}{q_2} \leq ... \leq \frac{r_N}{q_N} \tag{6}$$

Equation (2) implies that if the fishing effort is larger than the biotechnical productivity of species j, then at least species 1 to j are extinct. The expression of the optimal MMSY effort is given in the following proposition:

Proposition 1 *The optimal MMSY effort can be expressed as*

$$e^{\text{MMSY}} = \frac{1}{2} \frac{\sum_{i=j^*}^{N} r_i q_i s_i^{-1}}{\sum_{i=j^*}^{N} q_i^2 s_i^{-1}}, \tag{7}$$

with

$$j^* = \underset{j=1...N}{\text{argmax}} \left(\frac{1}{4} \frac{\left(\sum_{i=j}^{N} r_i q_i s_i^{-1} \right)^2}{\sum_{i=j}^{N} q_i^2 s_i^{-1}} \right) \tag{8}$$

Proof of Proposition 1 can be found in Appendix A.1. This expression is a generalization of the formula derived in [33] as it accounts for potential species extinction at MMSY, and as it includes the catchabilities of all species.

2.4 Multispecies maximum economic yield

Similarly, extending the concept of MEY to multispecies frameworks, the multispecies maximum economic yield (MMEY) aims at maximizing total profits, defined as the difference between total revenues derived from fishing the different species and costs of effort. The optimization problem reads as follows:

$$\max_{e} \sum_{i=1}^{N} x_i^+(e) p_i q_i e - ce, \tag{9}$$

where c is the unit fishing cost of effort, and p_i is the price of species i. As previously, we rank species according to (6). We obtain the following proposition:

Proposition 2 *The optimal MMEY effort can be expressed as*

$$e^{\text{MMEY}} = \frac{1}{2}\frac{\sum_{i=k^*} r_i p_i q_i s_i^{-1} - c}{\sum_{i=k^*} p_i q_i^2 s_i^{-1}}, \tag{10}$$

with

$$k^* = \underset{k=1\ldots N}{\text{argmax}} \left(\frac{1}{4} \frac{\left(\sum_{i=k}^{N} r_i p_i q_i s_i^{-1} - c\right)^2}{\sum_{i=k}^{N} p_i q_i^2 s_i^{-1}} \right) \tag{11}$$

Proof of Proposition 2 can be found in Appendix A.2. To guarantee that the computed effort is positive, the condition $\sum_{i=k^*} r_i p_i q_i s_i^{-1} > c$ must hold. Introducing the average cost per species, namely the costs per unit effort divided by the number of remaining species $\tilde{c} = c/(N - (k^* - 1))$, the MMEY can also be expressed as

$$e^{\text{MMEY}} = \frac{1}{2}\frac{\sum_{i=k^*}^{N} (r_i p_i q_i s_i^{-1} - \tilde{c})}{\sum_{i=k^*}^{N} p_i q_i^2 s_i^{-1}}, \tag{12}$$

where k^* is defined in (11).

This expression is a generalization of the formula derived in [12], as it accounts for potential biodiversity losses. In what follows, we show how the expressions of e^{MMSY} and e^{MMEY} are dependent on monospecific efforts at MSY and MEY and we explore the sustainability consequences of these multispecies policies.

3 Sustainability of MMSY

3.1 Comparing multispecies and monospecies strategies

We now intend to compare the global MMSY effort with monospecific efforts at MSY in order to characterize its sustainability. As captured by the following proposition, it turns out that the global effort at MMSY as defined in (7) directly relates to the different monospecific efforts e_i^{MSY} of equation (3):

Proposition 3 *The effort at MMSY is a convex combination of monospecific MSY efforts of all surviving species:*

$$e^{\text{MMSY}} = \sum_{i=j^*}^{N} \alpha_i e_i^{\text{MSY}}, \qquad \textit{with weights} \qquad \alpha_i = \frac{q_i^2 s_i^{-1}}{\sum_{j=j^*}^{N} q_j^2 s_j^{-1}}, \tag{13}$$

and where j^* is defined in Proposision 1.

In other words, the effort at MMSY is a weighted mean of the monospecific MSY efforts of all extant species e_i^{MSY} since the sum of α_i is equal to 1. It thus depends on the monospecific MSY efforts of all harvested species and on their respective weights.

Monospecific MSY efforts are positively correlated with the biotechnical productivities (or r_i/q_i ratios) of the harvested species. Monospecific MSY efforts thus depend positively on the rate of growth r_i and

negatively on the catchability q_i of the harvested species. The MMSY effort is expected to be close to the MSY effort of a species if this species is given much weight in the calculation. In particular, the weight α_i of a species is high when its catchability q_i is high and intraspecific competition s_i is low.

3.2 Overharvest and extinction

Hereafter, a species is considered to be overharvested if the MMSY effort is larger than its monospecific MSY effort. To simply classify overharvested and underharvested stocks, the species are supposed to be ranked as in (6). In terms of MSY efforts, it is equivalent to:

$$e_1^{\text{MSY}} \leq e_2^{\text{MSY}} \leq ... \leq e_N^{\text{MSY}}, \tag{14}$$

all efforts being positive. The following proposition, claiming that at least one species will be overharvested at MMSY, can be derived:

Proposition 4 *If two species differ in the sense that $e_i^{\text{MSY}} < e_j^{\text{MSY}}$, then the species with the lowest MSY effort is overharvested and the species with the largest MSY effort is underharvested (see proof in Appendix A.3).*

It follows that at MMSY, as soon as at least two biotechnical productivities r_i/q_i and r_j/q_j do not coincide, the species with the lowest biotechnical productivity will always be overharvested, while the species with the highest biotechnical productivity will always be underharvested. This is exemplified with two species in Figure 1a: both species display the same catchabilities, but as species 1 displays a lower growth rate than species 2, species 1 is overharvested while species 2 is underharvested.

Furthermore, maximizing total catches can lead to the extinction of some species. In that case, the number of surviving species is given by

$$S^{\text{MMSY}} = N - \left(j^* - 1\right), \tag{15}$$

where j^* is defined in Proposition 1. The case of species extinction is illustrated in Figure 1b, where species 1 disappears at MMSY; the total maximum yield then corresponds to the yield of species 2, and $j^* = 2$. The different outcomes in Fig. 1a and Fig. 1b are due to a change in the catchability of species 2. It shows that modifying catchabilities through technical regulations on fishing gears can help regulating fishing patterns. This issue is examined in the next subsection.

3.3 Selectivity policy for conservation

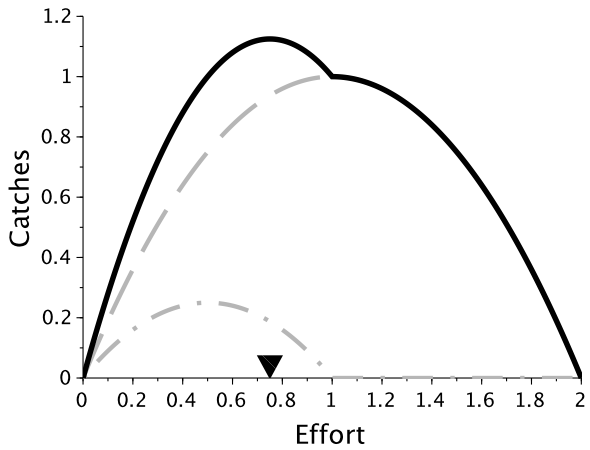
As pointed out previously, especially by Propositions 3 and 4, overharvesting and extinction at MMSY result from differences between species and more quantitatively between the monospecific MSY efforts e_i^{MSY} of harvested species. Thus, bringing these efforts closer can promote coexistence and sustainability at MMSY.

Decision makers can achieve such a sustainability goal by regulating the catchability of the different species through selectivity of gears.

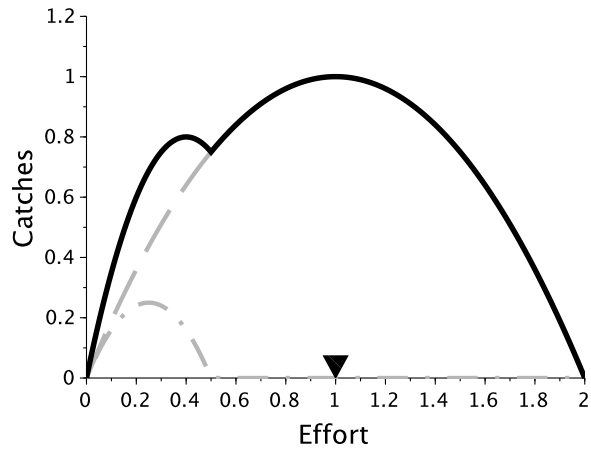
Proposition 5 *Defining new catchabilities* $(q'_1, ..., q'_N)$ *so that for all* i *and* j, $r_i/q'_i = r_j/q'_j$, *makes it possible to sustainably harvest all species at MMSY, in the sense that all species are then harvested at their monospecific MSY.*

In fact, following Proposition 4, if there exists i, j so that $r_i/q_i < r_j/q_j$, then at least one species is always overharvested. Therefore, the condition $\forall\ i, j\ r_i/q_i = r_j/q_j$ is necessary and sufficient to ensure the sustainability of MMSY, in the sense that all species are then harvested at their monospecific MSY (as $\forall\ i, j\ e_i^{\text{MSY}} = e_j^{\text{MSY}} = e^{\text{MMSY}}$). This can be achieved by changing the catchabilities so that all monospecific MSY efforts are equal. However, finding the sustainable catchabilities implies to solve a system of $N - 1$ equations with N unknowns, which has an infinite number of solutions. A feasible procedure for approaching a sustainable set of catchabilities could be to increase the catchabilities of underharvested species, thus reducing their monospecific MSY, and to decrease the catchabilities of overharvested species, thus increasing their monospecific MSY. By homogenizing the monospecific MSY efforts, this would reduce the pressure on overharvested species.

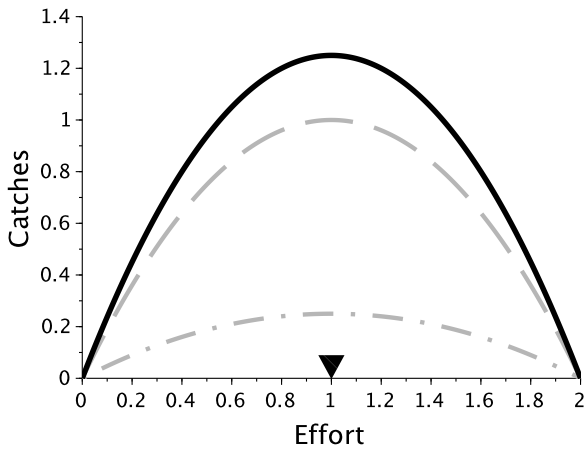
Balancing catchabilities with growth rates can thus improve sustainability at MMSY. This idea of harvesting species in relation to their growth rates, known as balanced harvesting, has been suggested as a more sustainable alternative to the selective harvest of groups of species [59]. An example of balanced harvest is shown for two species on Figure 1c. In this example, the catchability of the species with the lowest growth rate (species 1) is reduced so as to equalize all biotechnical productivities. However, it can be pointed out that the changes in selectivity underlying such a policy based on catchability can be too demanding in the case of real applications. For instance in this example, the technological changes consist in reductions of 50 % of the catchability for species 1. Also note that in the absence of technical interactions, the sustainability of the fishery could be improved by changing harvest levels of each species independently, instead of catchabilities. In that case, the MMSY is reached when all monospecific MSY are reached (as all species are independent and harvested independently), which ensures the sustainability of the fishery.



(a)



(b)



(c)

Fig. 1: Multispecies maximum sustained yield (MMSY) for two species. Catches are shown for increasing harvesting efforts. Black lines represent total catches. Dot-dashed grey lines and dashed grey lines respectively represent catches of the species with the lowest growth rate (species 1), and of the species with the highest growth rate (species 2). Black triangles indicate MMSY efforts at which total catches are maximized. (a) Parameters are set to $r_1 = 1$, $r_2 = 2$, $s_1 = s_2 = 1$, $q_1 = 1$, $q_2 = 1$. (b) Idem, except $q_1 = 2$. (c) Idem, except $q_1 = 0.5$.

4 Sustainability of MMEY

4.1 Comparing multispecies and monospecies strategies

In the same vein than for MMSY, we now aim at comparing the formulation of the MMEY effort with monospecific efforts at MEY. As shown in [13], monospecific MEY efforts with costs c are equal to

$$e_i^{\text{MEY}} = \frac{r_i}{2q_i}(1 - \frac{cs_i}{p_i q_i r_i}). \tag{16}$$

As all species are harvested with a shared cost c, we consider an average cost by species $\tilde{c}$ defined previously and a corresponding MEY effort $\tilde{e}_i^{\text{MEY}}$. The following proposition directly derives from this characterization:

Proposition 6 *The effort at MMEY can be written as a convex combination of monospecific MEY efforts of all surviving species, with costs $\tilde{c}$:*

$$e^{\text{MMEY}} = \sum_{i=k^*}^{N} \beta_i \tilde{e}_i^{\text{MEY}} \qquad \textit{with weights} \qquad \beta_i = \frac{p_i q_i^2 s_i^{-1}}{\sum_{j=k^*}^{N} p_j q_j^2 s_j^{-1}}, \tag{17}$$

where k^* is defined in Proposition 2. Therefore the effort at MMEY is a weighted average of monospecific MEY efforts $\tilde{e}_i^{\text{MEY}}$, since the sum of β_i is equal to 1. Again, the effort at MMEY thus depends on the monospecific MEY efforts of all harvested species, and on their respective weights. The weight of a species is high when its catchability and price are high and intraspecific competition is limited. Species with high prices thus display high monospecific MEY efforts and high weights in the MMEY computation.

4.2 Overharvest and extinction

As previously, we consider that if the MMEY effort is larger than the MSY effort of a species, this species is overharvested at MMEY. As regards overharvesting, Proposition 6 entails that MMEY is more detrimental to species with low monospecific MEY efforts or low weights. This is the case of species with low growth and price, and high intraspecific competition and catchability. For instance in Fig. 2a, species 1 is overharvested as it displays a lower growth and a lower price than species 2.

In single-species equilibrium models, MEY has been shown to be more sustainable than MSY [13], in the sense that it induces higher levels of stocks at equilibrium as compared to MSY. We want to know whether this result still holds in mixed fisheries. Comparing efforts at MMSY and MMEY as designed in Propositions 3 and 6, we derive the following proposition:

Proposition 7 *It is possible to find systems of prices, catchabilities and costs for which MMEY is less sustainable than MMSY ($e^{\text{MMEY}} > e^{\text{MMSY}}$). In particular, it can occur when species with high MSY efforts (or high biotechnical productivities) are associated with high prices.*

In what follows, we use a simple example to show under which conditions MMEY is less sustainable than MMSY. Let us consider that $\forall i \neq j$, $q_i = q_j = q$, $s_i = s_j = s$, and $j^* = k^*$. Then,

$$e^{\text{MMEY}} > e^{\text{MMSY}} \Leftrightarrow \sum_{i=k^*}^{N} \frac{p_i}{\sum_{j=k^*}^{N} p_j} \tilde{e}_i^{\text{MEY}} > \sum_{i=j^*}^{N} \frac{1}{N} e_i^{\text{MSY}}. \tag{18}$$

MMEY is less sustainable than MMSY if the price-weighted average of MEY efforts is higher than the simple average of MSY efforts. This occurs if high MEY efforts are associated with high prices, as illustrated in Fig. 2b with two species. This is due to the fact that species 1 is characterized by both the highest growth and price, and that costs are relatively low.

As in the case of MMSY, maximizing total profits can induce extinctions and therefore biodiversity losses. At MMEY, the number of surviving species is given by

$$S^{\text{MMEY}} = N - \left(k^* - 1\right), \tag{19}$$

where k^* is defined in Proposition 2. Therefore, only species with high productivity and high value are preserved from extinction at MMEY.

4.3 Conservation incentives

As stressed in Proposition 7, maximizing total profits can entail unsustainability in multispecies contexts. Thus, it makes sense to investigate incentives promoting sustainable outcomes. We focus on two economic parameters, namely costs and prices, that significantly influence the intensity of harvest at MMEY.

4.3.1 Incentives on costs

The effort at MMEY depends on the variable costs of harvesting c. In particular, an increased cost decreases all monospecific MEY efforts (16) and reduces the global MMEY effort (17). Thus we can derive a fishing cost that promotes sustainability, so that for all species k, $e^{\text{MMEY}} < e_k^{\text{MSY}}$, which implies that $k^* = 1$. We obtain the sustainability threshold

$$c_{sus} = \max_{k=1,\ldots,N} \sum_{i=1}^{N} \frac{p_i q_i^2}{s_i} \left(\frac{r_i}{q_i} - \frac{r_k}{q_k}\right), \tag{20}$$

from which we derive the following proposition:

Proposition 8 *If fishing costs are high enough in the sense that $c \geq c_{sus}$, then the MMEY effort is smaller or equal to the lowest monospecific MSY effort, and no species is overharvested or extinct at MMEY.*

In other words, if costs are sufficiently high as compared to the sustainability threshold (20), then no species is overharvested at MMEY. This threshold is dependent on ecological and economic parameters, and on the heterogeneity between species. To study this sustainability threshold, let us assume that species only differ with respect to their growth rates. Its expression becomes:

$$c_{sus} = \frac{pq}{s} \sum_{i=1}^{N} (r_i - r_1), \tag{21}$$

which is positive as $r_1 < \ldots < r_N$. If prices and catchabilities are high, and if the intraspecific competition term is low, costs must be high to ensure sustainability. This threshold is also high if the growth rates of many species are large compared to the lowest growth rate. Therefore, if one species has a low productivity compared to the other ones, sustainably harvesting this species (and thus also the other ones) implies large increases in variable costs.

In terms of regulation and public policies, such a situation can be obtained for instance by introducing taxes on fuel or on fishing licenses. Introducing such a tax can however come at a cost. With a tax on costs, profits at MMEY can be written as:

$$\pi^{\text{MMEY}'} = \sum_{i=k^{*'}}^{N} p_i h_i^{\text{MMEY}'} - (c+\tau)e^{\text{MMEY}'}, \tag{22}$$

where $h_i^{\text{MMEY}'}$ are the catches of species i at the subsidized MMEY and τ is the tax on costs. The first non-extinct species at the new MMEY is denoted $k^{*'}$. As without tax profits are maximized at the effort e_i^{MMEY}, then profits are lower at $e_i^{\text{MMEY}'}$ than at e_i^{MMEY}. We thus have

$$\sum_{i=k^{*'}}^{N} p_i h_i^{\text{MMEY}'} - ce^{\text{MMEY}'} < \sum_{i=k^{*}}^{N} p_i h_i^{\text{MMEY}} - ce^{\text{MMEY}}, \tag{23}$$

with $\sum_{i=k^*}^{N} p_i h_i^{\text{MMEY}} - ce^{\text{MMEY}} = \pi^{\text{MMEY}}$. Relations (22) and (23) imply

$$\Delta_F + \Delta_G < 0, \tag{24}$$

where $\Delta_F = \pi^{\text{MMEY}'} - \pi^{\text{MMEY}} < 0$ is the variation in fishing profits and $\Delta_G = \tau e^{\text{MMEY}'} > 0$ is the net government balance. The cost-effectiveness of a tax on costs is thus negative, as government gains are lower than losses in fishing profits.

An example of such a tax is exemplified in Figure 2, where species 2 is overharvested when the cost is low (Fig. 2a) and fully harvested when the cost is high (Fig. 2c). In this example, the sustainable cost is 2 times higher than the initial cost. Such an increase would obviously turn out to be difficult to apply in the real world.

4.3.2 Incentives on prices

As species with low prices are associated with low monospecific MEY efforts and low weights in the MMEY calculation, risks of their overexploitation and extinction are major. On the contrary, species with high prices display a higher weight, and are less vulnerable in terms of overexploitation. Thus, incentives relying on prices are expected to mitigate extinction risks and improve sustainability at MMEY.

Proposition 9 *For all species i, if $e_i^{\text{MSY}} < e^{\text{MMEY}}$, subsidizing price to $p_i' = p_i + \tau_i$ reduces the MMEY effort. Likewise if $e_i^{\text{MSY}} > e^{\text{MMEY}}$, taxing price to $p_i' = p_i - \tau_i$ reduces the MMEY effort. In other words, subsidies on overharvested species and taxes on underharvested species improve sustainability at MMEY (see proof in Appendix A.4).*

As previously, introducing taxes and subsidies on under- and overharvested species comes at a cost. With a price subsidy on species k, profits can be written as

$$\pi^{\text{MMEY}'} = \sum_{i=k^{*'}} p_i h_i^{\text{MMEY}'} + \tau_k h_k^{\text{MMEY}'} - ce^{\text{MMEY}'}, \tag{25}$$

where τ_k is the subsidy on species k. Using the same calculations as the example of a tax on costs, we obtain

$$\Delta_F + \Delta_G < 0, \tag{26}$$

where $\Delta_F = \pi^{\text{MMEY}'} - \pi^{\text{MMEY}} > 0$ is the variation in fishing profits and $\Delta_G = -\tau_k h_k^{\text{MMEY}'} > 0$ is the net government balance. The cost-effectiveness of subsidies on overharvested species is thus negative, as government expenditures are higher that gains in fishing profits. Likewise, it can be shown that the cost-effectiveness of taxes on underharvested species is also negative, as government gains are lower than fishermen's losses.

Proposition 9 implies that decreasing prices of species with high monospecific MSY efforts can reduce overharvest at MMEY. In particular, on ecosystems with only two species, it is possible to define a theoretical price at which overharvest vanishes: let us consider two species, 1 and 2, with $r_2/q_2 > r_1/q_1$. We have

$$e^{\text{MMEY}} \leq e_1^{\text{MSY}} \Leftrightarrow p_2' \leq \frac{q_1}{q_2} \frac{cs_2}{r_2 q_1 - r_1 q_2}, \tag{27}$$

with $p_2' = p_2 - \tau_2$ the new price of species 2. The price of species 2 can thus be reduced to make the MMEY effort reach the lowest MSY effort. An example is shown in Figure 2, where species 1 is overharvested when the price of species 2 is high (Fig. 2a) and fully harvested when the price of species 2 is low (Fig. 2d). In this example, the new price is 2 times lower than the initial price. As fishers can be reluctant to such a sharp decrease, it could turn out to be more efficient to combine subsidies on overharvested species and taxes on underharvested species. This is generalized in the following proposition:

Proposition 10 *A system of subsidies and taxes on species that are respectively overharvested and underharvested at MMEY can be found that allows to avoid overharvest and extinction at MMEY (see proof in Appendix A.5).*

Consequently, through a fine-tuned system of subsidies and taxes, overharvest can be avoided at MMEY. Such a system could turn out to be more acceptable to fishermen than either increasing costs or reducing prices of underharvested species. Incentives on prices could also be used jointly with incentives on costs to achieve a sustainable MMEY. However, price and cost incentives for a sustainable MMEY can turn out to be at a high and non viable cost for governments and fishers. In fact, as shown before, all conservation incentives come at a cost, either beared by governments or by fishers. However, considering the value of preserving biodiversity may change this conclusion by counterbalancing the social cost of such conservation policies.

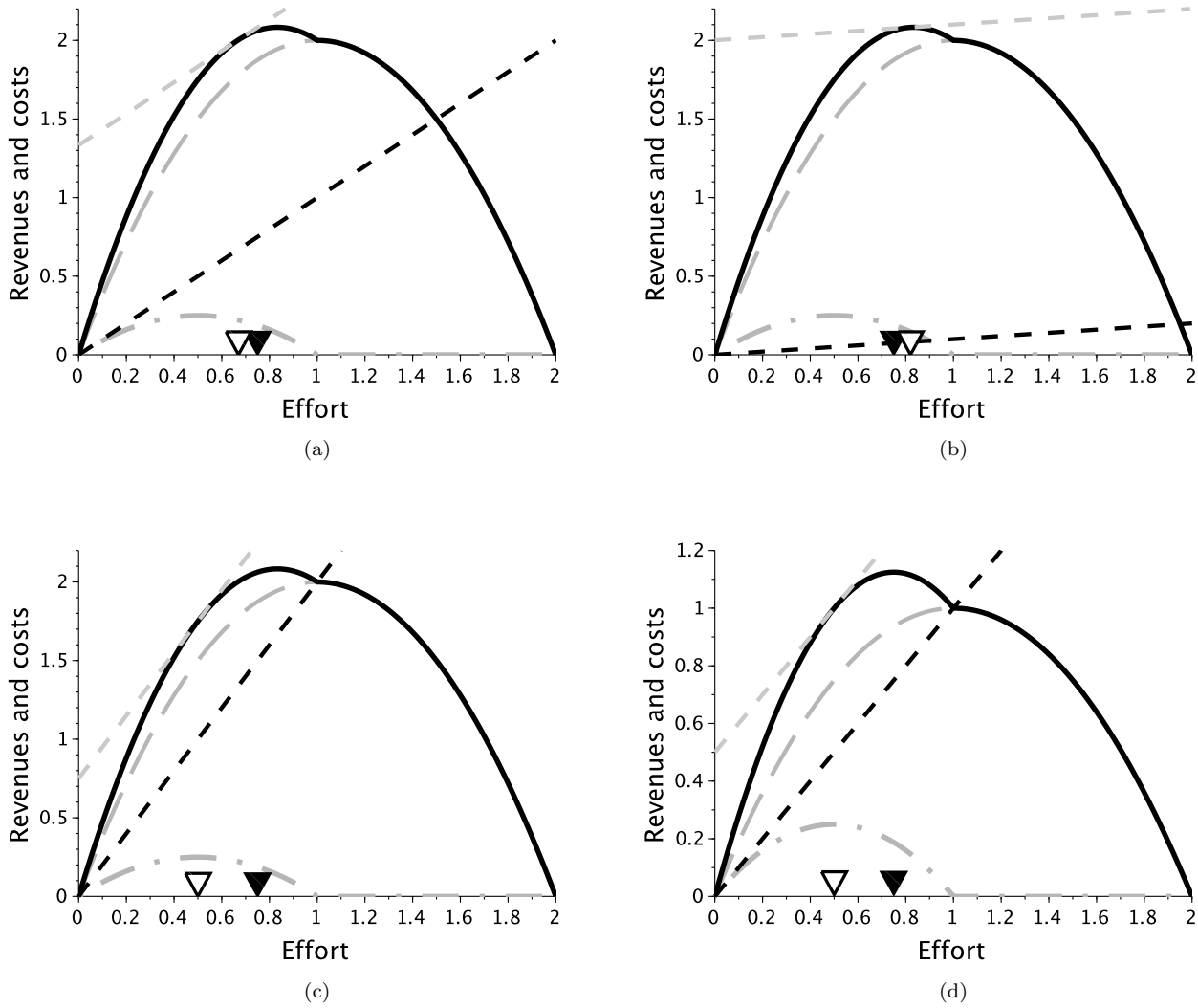


Fig. 2: Multispecies maximum economic yield (MMEY) for two species. Revenues and costs are shown for increasing harvesting efforts. Plain black lines represent total revenues, while dashed black lines represent costs of harvesting. Dot-dash dark-grey lines and dashed dark-grey lines respectively represent revenues that arise from catching the species with the lowest growth rate (species 1), and the species with the highest growth rate (species 2). Black triangles indicate MMSY efforts at which total catches are maximized. White triangles indicate MMEY efforts at which total profits are maximized. At this effort, the slope of the tangent to the revenue curve (the dashed light-grey line) is equal to the slope of the cost curve. (a) Parameters are set to $r_1 = 1$, $r_2 = 2$, $s_1 = s_2 = 1$, $q_1 = 1$, $q_2 = 1$, $p_1 = 1$, $p_2 = 2$, $c = 1$. (b) Idem, except $c = 0.1$. (c) Same as (a), except $c = 2$. (d) Same as (a), except $p_2 = 1$.

5 Case study: coastal fishery in French Guiana

5.1 Calibration

We apply our analytical results to the coastal artisanal fishery in French Guiana, which has been studied in [10] and [9]. This small-scale fishery involves thirty species, but previous studies only considered 13 species that capture an important part of the catches (88% between 2006 and 2009) [10, 9]. This fishery has been modeled in discrete time, and parameters are calibrated with monthly catch data from 2006 to 2010. The

management of the fishery is currently based on the regulation of fishing effort, through a system of fishing licenses. Our approach of computing an optimal fishing effort is thus relevant with respect to this case study.

To apply this calibration to our results, we use two simplifying assumptions. First, we consider that ecological interactions are negligible, as in the calibration from [9], trophic interactions coefficients are at least 10^5 times lower than intraspecific competition coefficients. We do not include in our analysis the two top predators species (shark and groupers) that display negative rates of growth and are extinct at the unfished equilibrium, even in the presence of trophic interactions. We thus focus our analysis on 11 harvested species. As shown in Appendix A.6, this assumption does not affect our numerical results.

Second, we consider that the proportion of each fleet in the total effort remains constant. As in [28], a global effort multiplier is thus applied. Although this assumption does not fit the fact that the proportion of each fleet in the total effort changes from year to year, it allows to apply our analytical results to this case study. In the multi-fleet model, total catches and profits can be expressed as

$$h = \sum_i \sum_j q_{ij} e_j x_i \quad \text{and} \quad \pi = \sum_i \sum_j p_{ij} q_{ij} e_j x_i - \sum_j c_j e_j, \tag{28}$$

where e_j is the mean effort of fleet j between 2006 and 2010, q_{ij} is the catchability of species i by fleet j, p_{ij} is the price of species i when harvested by fleet j, and c_j is the cost associated with fleet j. Total catches and profits can be expressed as functions of a single aggregate fleet as follows

$$h = \sum_i q_i e x_i \quad \text{and} \quad \pi = \sum_i p_i q_i e x_i - ce, \tag{29}$$

with the aggregate effort $e = \sum_j e_j$, the catchability of species i $q_i = \sum_{j=1}^4 e_j q_{ij} / \sum_{j=1}^4 e_j$, its price $p_i = \sum_{j=1}^4 p_{ij} q_{ij} e_j / \sum_{j=1}^4 q_{ij} e_j$, and the associated cost $c = \sum_{j=1}^4 e_j c_j / \sum_{j=1}^4 e_j$. Calibrated parameters used for the analyses are shown in Table 1.

Table 1: Calibrated parameters from the coastal fishery in French Guiana, adapted from [9]. The growth rate, intraspecific competition term, catchability and price of each considered species is indicated. The average effort between 2006 and 2010 is equal to 182 hours per day (as several fleets are active in parallel), and the average cost is approximately equal to 7.5 euros per fishing hour. Species are ordered according to increasing biotechnical productivities (r_i/q_i), so that Gillbacker sea catfish display the smallest biotechnical productivity, and Crucifix sea catfish display the largest biotechnical productivity.

Species i	Abbreviations	Growth rate r_i (10^{-2}) (/month)	Intraspecific competition s_i (10^{-8}) (/kg /month)	Catchability q_i (10^{-7}) (/h)	Landing price p_i (EURO)
Gillbacker sea catfish	G.s.c	1.94	5.77	31.66	2.12
Green weakfish	G.w.	0.17	0.0057	1.76	1.56
Common snooks	C.s.	2.47	1.46	8.75	2.60
Smalltooth weakfish	S.w.	0.64	0.069	1.28	2.55
South American silver croaker	S.A.s.c.	3.44	4.15	4.41	2.47
Bressou sea catfish	B.s.c.	4.52	18.02	4.89	1.54
Tripletail	T.	9.34	18.34	8.28	1.44
Acoupa weakfish	A.w.	2.08	0.033	1.78	2.30
Flathead grey mullet	F.g.m.	5.31	16.90	3.21	2.85
Parassi mullet	P.m.	6.71	31.08	3.95	2.68
Crucifix sea catfish	C.s.c.	5.95	0.41	0.79	1.02

5.2 Results

We use the calibration of Table 1 to compute the impacts of multispecies strategies MMSY and MMEY on the sustainability and the profitability of the fishery. We compute the deviation from the MSY biomass (see Eq. 3) of each of the harvested species, at both MMSY and MMEY. The calculation of fishing efforts is based on Propositions 3 and 6. If the deviation is positive, the biomass is higher than the biomass at MSY, indicating that the species is underharvested. On the contrary, if the deviation is negative, the species is overharvested and if it reaches -100%, the species is extinct.

Results are shown in Figure 3. The number of surviving species at MMSY and MMEY can be derived from equations (15) and (19). While 8 species survive at MMEY, only 7 species remain at MMSY. Both MMSY and MMEY strategies lead to the extinction of Green weakfish, Common snooks and Gillbacker sea catfish. This can be explained by the relatively low growth rates of Green weakfish and Gillbacker sea catfish, and the high catchabilities of Common snooks and Gillbacker sea catfish (see Table 1). At MMSY, Smalltooth weakfish is also extinct, while only overharvested at MMEY. This results from the (relatively) high price of this species. More species are thus extinct at MMSY than at MMEY. The state of remaining species is also better at MMEY than at MMSY. In particular, while Acoupa weakfish, Tripletail and Bressou sea catfish are overharvested at MMSY, they become underharvested at MMEY. In this example, maximizing total profits is thus more sustainable than maximizing total catches.

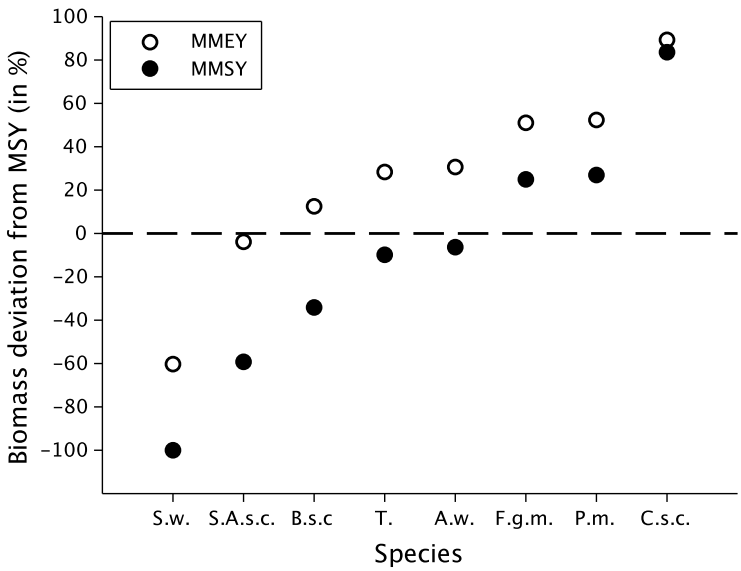


Fig. 3: Sustainability of MMSY and MMEY policies in the coastal fishery in French Guiana. Deviation of the harvested species' biomasses from their MSY levels are shown. A -100% deviation indicates that the species is extinct. As the Green weakfish, the Common snooks and the Gillbacker sea catfish are extinct at MMSY and MMEY, their corresponding deviations are not shown on this figure. Abbreviations are explained in Table 1.

We next assess the impact of harvesting strategies on ecological and economic objectives. We use the total profits per month as an economic objective and the biodiversity as an ecological objective. Biodiversity is measured with a Shannon index, equal to

$$SI = -\sum_{i=1}^{N} u_i log(u_i), \tag{30}$$

where $u_i = x_i / \sum_{i=1}^{N} x_i$ is the proportion of biomass from species i in the system (see for instance [58]). This index is low if the number of species is low, but also if a great part of total biomass is represented by a single or a few species. It is thus more informative than the number of surviving species, as defined in (15) and (19). We compare different strategies: the status quo situation, where the harvesting effort corresponds to the mean effort between 2006 and 2010, the MMSY strategy and the MMEY strategy. To illustrate a sustainable MMEY strategy at which there is no overharvested species, we also increased costs according to Proposition 8.

As illustrated by Figure 4, both profits and biodiversity are higher at MMEY than at MMSY. Moreover, as compared to the status quo situation, profits increase by more than 60% at MMEY, but the biodiversity is negatively impacted. In fact at MMEY, a supplementary extinction occurs, namely that of Common snooks, compared to the status quo situation. In that respect, we compute the cost at which MMEY is completely sustainable, as suggested by Proposition 8. Initially, mean variable costs are equal to approximately $c = 7.55$ euros per fishing hour. The sustainable cost defined in equation (20) and associated with Proposition 8 is approximately equal to $c_{sus} = 36.13$ euros per fishing hour. Thus, the sustainable cost is almost five times as high as the initial cost, which points out how such a viable MMEY would be difficult or impossible to implement on the field. Although there are ecological gains, profits at the sustainable MMEY are more than 30 times lower than profits at the initial MMEY. As stated in Proposition 10, it could also have been possible to reach a sustainable MMEY with a well-designed system of taxes and subsidies. Profit losses could then be mitigated, and fishing profits could potentially be larger than at the unsustainable MMEY. However, as shown in section 4.3, conserving biodiversity always comes at a cost, that is supported either by the fishermen or by the government.

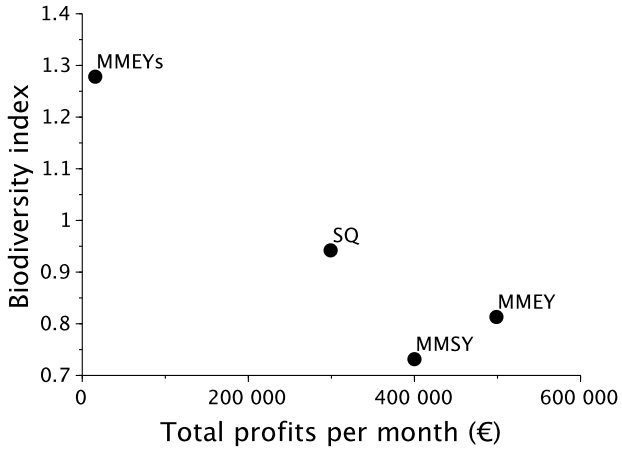


Fig. 4: Ecological and economic efficiency of different harvesting policies in the coastal fishery in French Guiana. For each harvesting strategy, the Shannon index of biodiversity and the total profits per month are shown. Strategies shown are the status quo (SQ), the multispecies maximum sustained yield (MMSY), the multispecies maximum economic yield (MMEY), and an example of a sustainable MMEY at which no species is overharvested (MMEYs). At SQ, MMEY and MMSY, respectively two, three and four species are extinct. In the status quo case, the applied harvesting effort corresponds to the mean effort between 2006 and 2010.

6 Conclusion

In this paper, we examine the bioeconomic sustainability of optimal harvesting strategies in mixed fisheries involving technical interactions. Using a bioeconomic model of multiple species harvested by a single fleet, we derive the expression of the fishing effort that maximizes total catches (MMSY) and total profits (MMEY). These expressions are generalizations of those found in [33] and [12]. Moreover, we show how the efforts at MMSY and MMEY are respectively weighted averages of monospecific efforts at MSY and MEY. The interpretation of these weighted averages allows to easily identify conditions for overharvest and extinction. These results thus provide a general framework that brings novel insights into the potentially deleterious consequences of MSY and MEY policies in mixed fisheries.

First, we show to what extent MMSY threatens low-productivity species. More precisely, we prove that overharvest at MMSY is induced by a combination of biological (low growth rate, high intraspecific competition) and technical (high catchabilities) parameters. These general conditions concur with previous results based on more specific models [46, 32, 33] and can help to interpret results from data-based models [28]. We also show that reducing the overharvest of species at risk implies to balance growth rates with catchabilities. The idea of balancing harvest relative to the productivities of harvested stocks has been suggested as a more sustainable alternative to the selective harvest of age-classes or species [59, 24]. However the balanced harvesting approach also faces criticism for lack of practical evidences and for difficulties of implementation [23, 7].

Second, we show that MMEY endangers low-value species. In fact, populations with low biotechnical productivity and low value are expected to have also low monospecific MEY efforts and low weight in the

MMEY calculation, and thus be overharvested or even extinct at MMEY. These findings provide a general framework to understand previous results from the literature. With a model of two harvested independent populations, Clark (2010) concluded that "populations with relatively low biotechnical productivity are subject to elimination under joint harvesting conditions provided that the cost-price ratio of the other species is relatively low" [13]. A similar conclusion has been drawn by [8] and [29] with a model involving ecological interactions. Likewise, [36] suggested that if two valuable species were harvested by a single fleet, the optimal effort would be driven towards the most valuable of the two. Our results also indicate that in multispecies contexts, targeting MMEY can be less sustainable than reaching MMSY, although single-species models show inverse outcomes (see for instance [13]). This result had been hypothesized by Guillen et al. (2013), who suggest that depending on the relative prices of the different species, the MMEY effort could also be higher than the MMSY effort, especially if the most productive species are given higher prices [28]. Our results ascertain this conjecture and offer it an analytical foundation.

Third, we identify economic incentives that could promote conservation at MMEY. We show that taxing highly-productive underharvested species and subsidizing lowly-productive overharvested species improves sustainability at MMEY. Landing fees have already been proved an efficient instrument for managing uncertain stocks [55]. Subsidies on prices are ranked by Sumaila et al. (2010) as *capacity-enhancing*, or even *bad* subsidies, as they are supposed to increase pressure on stocks [48]. On the contrary, our results indicate that when total profits are maximized in a mixed fishery, subsidizing low-value species can be beneficial to their stocks. However it has also been shown that in competitive multispecies fisheries, increasing the price of a species could favor the other species [22]. Such dynamic outcomes of subsidies should be accounted for to improve the management of fisheries. In accordance with [48], we also suggest that increasing variable costs reduces pressure on stocks, and we derive the expression of a sustainable cost that precludes overharvest at MMEY. Phasing out fuel subsidies could thus be an efficient incentive to foster biodiversity conservation at MMEY. But as shown with our case study, this conservation measure can also yield significant economic losses to the fishery and reduce fish food supply. Moreover, we show that profit losses or government expenditures induced by conservation incentives are always higher than governement gains or increases in fishing profits. Such outcomes strongly question the relevance of MMSY and MMEY strategies for operationalizing the ecosystem approach to fisheries management.

In this study, we assumed that all species are ecologically independent, while harvesting certain species is known to have cascading effects in trophic networks [21]. For instance, Voss et al. (2014) found that maximizing profits in the Baltic Sea reduces the stock of sprat below precautionary limits, due to predation by cod [52]. Theoretical studies have also shown that the consequences of economic optimization are dependent on the price structure of the fishery. In particular, if the processing of prey biomass by predators increases its value (which happens when predator prices are high), then both species are sustainably harvested at MMEY [29,6]. Nevertheless, we argue that in many cases technical interactions have stronger effects than ecological interactions, and that our findings can be used to explain some results of models with ecological interactions, as for instance in [8,36,34]. We also considered that all species are harvested by a single

fleet, while most fisheries involve multiple fleets that may interfere with each others [51]. As shown in [28], multiple fleets can also complement to reach more profitable and sustainable multispecies yields. Reaching MMSY and MMEY then requires to define an optimal allocation of efforts between fleets, that can lead to the exclusion of less efficient fleets.

In our model the definition of MMSY and MMEY efforts is dependent on the assumption that the catchabilities are fixed among species. However, it has been shown that fishermen are adaptive [1], and are therefore able to flexibly adapt their catchabilities to increase marginal profitability. Such adaptive behaviors can have major consequences on the sustainability and resilience of harvested food webs [31]. In our case, subsidizing overharvested species could give an incentive for fishermen to increase the catchability of these species, which could potentially increase their overexploitation. Catchabilities can also change with the abundance of exploited species, implying a non-linear relationship between abundance x_i and catch-per-unit effort $CPUE_i = q_i(x_i)x_i$. In particular, abundant species are generally easier to catch than rare species [3], and therefore $q_i(x_i)$ increases with x_i. In this case, the catch-per-unit-effort increases more than proportionally with stock size - a situation known as *hyperdepletion* [30]. Depleted stocks could then display higher biotechnical productivities, therefore favoring their sustainable exploitation at MMSY and MMEY. Note however that *hyperstability*, where CPUE decreases slower than abundance, appears to be more common in fisheries [30], notably because of shoaling behaviors [53].

To allow for a tractable analysis of the model, we made several assumptions on the functional forms that could affect the generality of our results. We notably assumed that species display a logistic growth, while other models such as the Fox model are often favored by fishery scientists [41]. We also assumed that species are harvested following a Schaefer function, where catches depend linearly on biomass and effort. This is however a special case of the Cobb-Douglas function $h = qx^a e^b$, where a and b respectively describe how sensitive is the harvest to biomass and effort [26]. In Appendix A.7, we show that with a Cobb-Douglas production function or a Gompertz-Fox growth function, the MMSY effort is respectively a weighted power mean and a weighted harmonic mean of MSY efforts. More generally, this suggests that the MMSY effort is a weighted generalized mean of monospecific MSY efforts. As a consequence, Propositions 4 and 5 are still valid. However, as analytical expressions of MMSY and MMEY efforts may be impossible to obtain with other functional forms, numerical investigations are needed to assess the generality of our conclusions.

Optimal extinction of harvested species has mainly been discussed with single-species dynamic models [11,15]. In line with [49], our results suggest that even in a static framework, optimizing for multiple species can induce severe depletions in harvested ecosystems. Moreover, potential economic incentives to promote sustainability would likely incur heavy costs and reductions in landings. Overall, these results highlight the potential bioeconomic unsustainability of multispecies MSY and MEY and challenge the relevance of multispecies optimum yields in implementing an ecosystem approach to fisheries management.

References

1. Acheson, J.: Patterns of gear changes in the Maine fishing industry: Some implications for management. Marine Anthropological Studies **1**(1), 49–65 (1988)
2. Anderson, L.: Analysis of open-access commercial exploitation and maximum economic yield in biologically and technologically interdependent fisheries. Journal of the Fisheries Research Board of Canada **32**(10), 1825–1842 (1975). DOI 10.1139/f75-217
3. Arreguin-Sanchez, F.: Catchability: a key parameter for fish stock assessment. Reviews in Fish Biology and Fisheries **6**, 221–242 (1996). DOI 10.1007/BF00182344. URL http://link.springer.com/10.1007/BF00182344
4. Border, K.: Alternative linear inequalities. Tech. rep., Caltech (2013)
5. Boyd, S., Vandenberghe, L.: Convex optimization. Cambridge University Press (2004). DOI 10.1109/TAC.2006.884922
6. Brown, G., Berger, B., Ikiara, M.: A predator-prey model with an application to Lake Victoria fisheries. Marine Resource Economics **20**(3), 221–248 (2005). DOI 10.1086/mre.20.3.42629473. URL http://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/mre.20.3.42629473
7. Burgess, M., Diekert, F., Jacobsen, N., Andersen, K., Gaines, S.: Remaining questions in the case for balanced harvesting. Fish and Fisheries (2015). DOI 10.1111/faf.12123
8. Chaudhuri, K.: A bioeconomic model of harvesting a multispecies fishery. Ecological Modelling **32**(4), 267–279 (1986). DOI 10.1016/0304-3800(86)90091-8
9. Cissé, A., Doyen, L., Blanchard, F., Béné, C., Péreau, J.C.: Ecoviability for small-scale fisheries in the context of food security constraints. Ecological Economics **119**, 39–52 (2015)
10. Cissé, A., Gourguet, S., Doyen, L., Blanchard, F., Péreau, J.C.: A bio-economic model for the ecosystem-based management of the coastal fishery in French Guiana. Environment and Development Economics **18**(03), 245–269 (2013). DOI 10.1017/S1355770X13000065
11. Clark, C.: The economics of overexploitation. Science **181**(4100), 630–634 (1973). DOI 10.1126/science.181.4100.630
12. Clark, C.: The worldwide crisis in fisheries: Economic models and human behaviour. Cambridge University Press (2006)
13. Clark, C.: Mathematical bioeconomics: The mathematics of conservation, 3 edn. Wiley (2010)
14. Clark, C., Munro, G.: The economics of fishing and modern capital theory: A simplified approach. Journal of Environmental Economics and Management **2**, 92–106 (1975)
15. Clark, C., Munro, G., Sumaila, U.: Limits to the privatization of fishery resources. Land Economics **86**(2), 209–218 (2010). DOI 10.1353/lde.2010.0020
16. Costello, C., Ovando, D., Clavelle, T., Strauss, C., Hilborn, R., Melnychuk, M., Branch, T., Gaines, S., Szuwalski, C., Cabral, R., Rader, D., Leland, A.: Global fishery prospects under contrasting management regimes. Proceedings of the National Academy of Sciences **113**(18), 5125–5129 (2016). DOI 10.1073/pnas.1520420113. URL http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0709640104 http://www.pnas.org/lookup/doi/10.1073/pnas.1520420113
17. Dichmont, C., Pascoe, S., Kompas, T., Punt, A., Deng, R.: On implementing maximum economic yield in commercial fisheries. Proceedings of the National Academy of Sciences **107**(1), 16–21 (2010). DOI 10.1073/pnas.0912091107
18. Doyen, L., Cissé, A., Gourguet, S., Mouysset, L., Hardy, P.Y., Béné, C., Blanchard, F., Jiguet, F., Pereau, J.C., Thébaud, O.: Ecological-economic modelling for the sustainable management of biodiversity. Computational Management Science **10**(4), 353–364 (2013). DOI 10.1007/s10287-013-0194-2
19. European Union: Regulation (EU) No 1380/2013 of the European Parliament and the Council (2013)
20. FAO: The state of world fisheries and aquaculture. Tech. rep., Food and Agriculture Organization (2016)
21. Finnoff, D., Tschirhart, J.: Harvesting in an eight-species ecosystem. Journal of Environmental Economics and Management **45**, 589–611 (2003). DOI citeulike-article-id:8077890
22. Flaaten, O.: Bioeconomics of sustainable harvest of competing species. Journal of Environmental Economics and Management **20**(2), 163–180 (1991). DOI 10.1016/0095-0696(91)90048-N. URL http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/009506969190048N

23. Froese, R., Walters, C., Pauly, D., Winker, H., Weyl, O., Demirel, N., Tsikliras, A., Holt, S.: A critique of the balanced harvesting approach to fishing. ICES Journal of Marine Science **11** (2015). DOI 10.1093/icesjms/fsv122
24. Garcia, S., Kolding, J., Rice, J., Rochet, M.J., Zhou, S., Arimoto, T., Beyer, J.E., Borges, L., Bundy, A., Dunn, D., Fulton, E., Hall, M., Heino, M., Law, R., Makino, M., Rijnsdorp, A., Simard, F., Smith, A.: Reconsidering the consequences of selective fisheries. Science **335**(6072), 1045–1047 (2012). DOI 10.1126/science.1214594
25. Gourguet, S., Macher, C., Doyen, L., Thébaud, O., Bertignac, M., Guyader, O.: Managing mixed fisheries for bio-economic viability. Fisheries Research **140**, 46–62 (2013). DOI 10.1016/j.fishres.2012.12.005. URL http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2012.12.005 http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0165783612003499
26. Grafton, R., Kompas, T., Chu, L., Che, N.: Maximum economic yield. Australian Journal of Agricultural and Resource Economics **54**(3), 273–280 (2010). DOI 10.1111/j.1467-8489.2010.00492.x. URL http://doi.wiley.com/10.1111/j.1467-8489.2010.00492.x
27. Grafton, R., Kompas, T., Hilborn, R.: Economics of overexploitation revisited. Science **318**(5856), 1601–1601 (2007). DOI 10.1126/science.1146017. URL http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1146017
28. Guillen, J., Macher, C., Merzéréaud, M., Bertignac, M., Fifas, S., Guyader, O.: Estimating MSY and MEY in multi-species and multi-fleet fisheries, consequences and limits: An application to the Bay of Biscay mixed fishery. Marine Policy **40**, 64–74 (2013). DOI 10.1016/j.marpol.2012.12.029
29. Hannesson, R.: Optimal harvesting of ecologically interdependent fish species. Journal of Environmental Economics and Management **10**(4), 329–345 (1983). DOI 10.1016/0095-0696(83)90003-7. URL http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0095069683900037
30. Harley, S., Myers, R., Dunn, A.: Is catch-per-unit-effort proportional to abundance? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **58**(9), 1760–1772 (2001). DOI 10.1139/cjfas-58-9-1760. URL File Attachments http://www.nrc.ca/cgi-bin/cisti/journals/rp/rp2_abst_e?cjfas_f01-112_58_ns_nf_cjfas58-01
31. Kramer, D.: Adaptive harvesting in a multiple-species coral-reef food web. Ecology and Society **13**(1) (2008)
32. Larkin, P.: An epitaph for the concept of maximum sustained yield. Transactions of the American Fisheries Society **106**(1), 1–11 (1977)
33. Legović, T., Geček, S.: Impact of maximum sustainable yield on independent populations. Ecological Modelling **221**, 2108–2111 (2010). DOI 10.1016/j.ecolmodel.2010.05.015
34. Legović, T., Klanjšček, J., Geček, S.: Maximum sustainable yield and species extinction in ecosystems. Ecological Modelling **221**(12), 1569–1574 (2010). DOI 10.1016/j.ecolmodel.2010.03.024
35. Mace, P.: A new role for MSY in single-species and ecosystem approaches to fisheries stock assessment and management. Fish and Fisheries **2**, 2–32 (2001). DOI 10.1046/j.1467-2979.2001.00033.x
36. Matsuda, H., Abrams, P.: Maximal yields from multispecies fisheries systems: rules for systems with multiple trophic levels. Ecological Applications **16**(1), 225–237 (2006)
37. McWhinnie, S.: The tragedy of the commons in international fisheries: An empirical examination. Journal of Environmental Economics and Management **57**(3), 321–333 (2009). DOI 10.1016/j.jeem.2008.07.008
38. Moffitt, E., Punt, A., Holsman, K., Aydin, K., Ianelli, J., Ortiz, I.: Moving towards ecosystem-based fisheries management: Options for parameterizing multi-species biological reference points. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography (2015). DOI 10.1016/j.dsr2.2015.08.002
39. Mueter, F., Megrey, B.: Using multi-species surplus production models to estimate ecosystem-level maximum sustainable yields. Fisheries Research **81**(2-3), 189–201 (2006). DOI 10.1016/j.fishres.2006.07.010
40. NOAA: Magnuson-Stevens Fishery Conservation and Management Act (2007)
41. Pascoe, S., Hutton, T., Thébaud, O., Deng, R., Klaer, N., Vieira, S.: Setting economic target reference points for multiple species in mixed fisheries. Tech. rep., Fisheries Research and Development Corporation (2015)
42. Patrick, W., Link, J.: Hidden in plain sight : Using optimum yield as a policy framework to operationalize ecosystem-based fisheries management. Marine Policy **62**, 74–81 (2015)

43. Péreau, J.C., Doyen, L., Little, L., Thébaud, O.: The triple bottom line: Meeting ecological, economic and social goals with individual transferable quotas. Journal of Environmental Economics and Management **63**(3), 419–434 (2012). DOI 10.1016/j.jeem.2012.01.001

44. Pikitch, E., Santora, C., Babcock, E., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D., Dayton, P., Doukakis, P., Fluharty, D., Heneman, B., Houde, E., Link, J., Livingston, P., Mangel, M., McAllister, M., Pope, J., Sainsbury, K.: Ecosystem-based fishery management. Science **305**(5682), 346–347 (2004). DOI 10.1126/science.1098222

45. Plagányi, E.: Models for an ecosystem approach to fisheries. Tech. rep., FAO, Rome (2007)

46. Ricker, W.: Maximum sustained yields from fluctuating environments and mixed stocks. Journal of the Fisheries Research Board of Canada **15**(5), 991–1006 (1958). DOI 10.1139/f58-054

47. Sanchirico, J., Smith, M., Lipton, D.: An empirical approach to ecosystem-based fishery management. Ecological Economics **64**(3), 586–596 (2008). DOI 10.1016/j.ecolecon.2007.04.006

48. Sumaila, U., Khan, A., Dyck, A., Watson, R., Munro, G., Tydemers, P., Pauly, D.: A bottom-up re-estimation of global fisheries subsidies. Journal of Bioeconomics **12**(3), 201–225 (2010). DOI 10.1007/s10818-010-9091-8

49. Swanson, T.: The economics of extinction revisited and revised: A generalised framework for the analysis of the problems of endangered species and biodiversity losses. Oxford Economic Papers **46**, 800–821. (1994)

50. Tromeur, E., Loeuille, N.: Balancing yield with resilience and conservation objectives in harvested predator-prey communities. Oikos **126**(12), 1780–1789 (2017). DOI 10.1111/oik.03985. URL http://doi.wiley.com/10.1111/oik.03985

51. Ulrich, C., Gascuel, D., Dunn, M., Le Gallic, B., Dintheer, C.: Estimations of technical interactions due to the competition for resource in a mixed-species fishery, and the typology of fleets and métiers in the English Channel. Aquatic Living Resources **14**(5), 267–281 (2001). DOI 10.1016/S0990-7440(01)01132-9

52. Voss, R., Quaas, M., Schmidt, J., Hoffmann, J.: Regional trade-offs from multi-species maximum sustainable yield (MMSY) management options. Marine Ecology Progress Series **498**, 1–12 (2014). DOI 10.3354/meps10639

53. Walters, C.: Folly and fantasy in the analysis of spatial catch rate data. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **60**(12), 1433–1436 (2003). DOI 10.1139/f03-152. URL http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/f03-152

54. Walters, C.J., Christensen, V., Martell, S.J., Kitchell, J.: Possible ecosystem impacts of applying MSY policies from single-species assessment. ICES Journal of Marine Science **62**(3), 558–568 (2005). DOI 10.1016/j.icesjms.2004.12.005

55. Weitzman, M.: Landing fees vs harvest quotas with uncertain fish stocks. Journal of Environmental Economics and Management **43**(2), 325–338 (2002). DOI 10.1006/jeem.2000.1181

56. World Bank: The Sunken Billions Revisited. Tech. rep., World Bank (2017)

57. Worm, B., Barbier, E., Beaumont, N., Duffy, J., Folke, C., Halpern, B., Jackson, J., Lotze, H., Micheli, F., Palumbi, S., Sala, E., Selkoe, K., Stachowicz, J., Watson, R.: Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. Science **314**, 787–790 (2006). DOI 10.1126/science.1132294

58. Zhang, C., Chen, Y., Ren, Y.: An evaluation of implementing long-term MSY in ecosystem-based fisheries management: Incorporating trophic interaction, bycatch and uncertainty. Fisheries Research **174**, 179–189 (2016). DOI 10.1016/j.fishres.2015.10.007

59. Zhou, S., Smith, A., Punt, A., Richardson, A., Gibbs, M., Fulton, E., Pascoe, S., Bulman, C., Bayliss, P., Sainsbury, K.: Ecosystem-based fisheries management requires a change to the selective fishing philosophy. Proceedings of the National Academy of Sciences **107**(21), 9485–9489 (2010). DOI 10.1073/pnas.0912771107

A Appendix

A.1 Proof of Proposition 1

In this Appendix, we aim at solving the following optimization problem:

$$\max_e \sum_{i=1}^{N} x_i^+(e) q_i e. \tag{31}$$

We consider that species are ranked according to their biotechnical productivities, as expressed in (6). Then, for a given effort e[1],

$$\text{if } \exists\, j \in \{1 \dots N\}, \quad \text{so that } \frac{r_{j-1}}{q_{j-1}} \leq e < \frac{r_j}{q_j}, \tag{32}$$

as for every $i < j$ we have $x_i^+(e) = 0$, we deduce that

$$\sum_{i=1}^{N} x_i^+(e) q_i e = \sum_{i=j}^{N} x_i^+(e) q_i e \tag{33}$$

As a result, for a given effort e, total catches can be expressed as follows:

$$\sum_{i=1}^{N} x_i^+(e) q_i e = \sum_{i=j(e)}^{N} x_i^+(e) q_i e, \quad \text{with } \; j(e) = \min\left(i \in \{1 \dots N\}, \quad e < \frac{r_i}{q_i}\right). \tag{34}$$

Therefore, optimization problem (31) can be written as follows:

$$\max_e \sum_{i=1}^{N} x_i^+(e) q_i e \;=\; \max_e \sum_{i=j(e)}^{N} x_i^+(e) q_i e, \tag{35}$$

where $j(e)$ is defined in (34). Denote by e^* an optimal solution of this problem, and by $j^* = j(e^*)$ the corresponding first non-extinct species. By definition, optimal solutions verify the following condition:

$$\frac{r_{j^*-1}}{q_{j^*-1}} \leq e^* < \frac{r_{j^*}}{q_{j^*}}. \tag{36}$$

As j^* is the surviving species with the lowest biotechnical productivity, species j^* to N are not extinct at MMSY, and their biomasses are thus larger than zero. The optimization problem (31) is then equivalent to

$$\max_e \left(\sum_{i=j^*}^{N} \left(\frac{r_i - q_i e}{s_i} \right) q_i e \right), \tag{37}$$

The optimal effort can be computed by using first-order optimality conditions:

$$\frac{\partial \left(\sum_{i=j^*}^{N} \left(\frac{r_i - q_i e}{s_i} \right) q_i e \right)}{\partial e} = 0. \tag{38}$$

We obtain

$$e^* = \frac{1}{2} \frac{\sum_{i=j^*}^{N} r_i q_i s_i^{-1}}{\sum_{i=j^*}^{N} q_i^2 s_i^{-1}}. \tag{39}$$

Consequently, the optimal value j^* can be computed by solving the following problem:

$$\max_j \left(\sum_{i=j}^{N} x_i^+(e^*) q_i e^* \right), \tag{40}$$

[1] We assume that $r_0/q_0 = 0$

where e^* is computed relative to j, following equation (39). As optimal solutions verify condition (36), surviving species at MMSY display positive biomasses, and this problem is equivalent to

$$\max_j \left(\sum_{i=j}^{N} \left(\frac{r_i - q_i e^*}{s_i} \right) q_i e^* \right). \tag{41}$$

The expression of total catches can be simplified as follows:

$$\sum_{i=j}^{N} \left(\frac{r_i - q_i e^*}{s_i} \right) q_i e^* = e^* \left(\sum_{i=j}^{N} r_i q_i s_i^{-1} - e^* \sum_{i=j}^{N} q_i^2 s_i^{-1} \right) \tag{42}$$

By replacing the effort with its optimal expression as given in (39), we obtain

$$\sum_{i=j}^{N} \left(\frac{r_i - q_i e^*}{s_i} \right) q_i e^* = \frac{1}{4} \frac{\left(\sum_{i=j}^{N} r_i q_i s_i^{-1} \right)^2}{\sum_{i=j}^{N} q_i^2 s_i^{-1}} \tag{43}$$

The optimal j^* is thus the solution of the following optimization problem:

$$j^* = \underset{j=1\ldots N}{\operatorname{argmax}} \left(\frac{1}{4} \frac{\left(\sum_{i=j}^{N} r_i q_i s_i^{-1} \right)^2}{\sum_{i=j}^{N} q_i^2 s_i^{-1}} \right). \tag{44}$$

A.2 Proof of Proposition 2

In this Appendix, we aim at solving the following optimization problem:

$$\max_e \sum_{i=1}^{N} p_i x_i^+(e) q_i e - ce. \tag{45}$$

We consider that species are ranked according to their biotechnical productivities, as expressed in (6). Then, for a given effort e[2],

$$\text{if } \exists\, j \in \{1 \ldots N\}, \quad \text{so that } \frac{r_{j-1}}{q_{j-1}} \leq e < \frac{r_j}{q_j}, \tag{46}$$

as for every $i < j$ we have $x_i^+(e) = 0$, we deduce that

$$\sum_{i=1}^{N} p_i x_i^+(e) q_i e - ce = \sum_{i=j}^{N} p_i x_i^+(e) q_i e - ce \tag{47}$$

As a result, for a given effort e, total profits can be expressed as follows:

$$\sum_{i=1}^{N} p_i x_i^+(e) q_i e - ce = \sum_{i=k(e)}^{N} p_i x_i^+(e) q_i e - ce, \quad \text{with} \quad k(e) = \min \left(i \in \{1 \ldots N\}, \quad e < \frac{r_i}{q_i} \right). \tag{48}$$

Therefore, optimization problem (45) can be written as follows:

$$\max_e \sum_{i=1}^{N} p_i x_i^+(e) q_i e - ce \;=\; \max_e \sum_{i=k(e)}^{N} p_i x_i^+(e) q_i e - ce, \tag{49}$$

[2] We assume that $r_0/q_0 = 0$

where $k(e)$ is defined in (48). Denote by e^* an optimal solution of this problem, and by $k^* = k(e^*)$ the corresponding first non-extinct species. By definition, optimal solutions verify the following condition:

$$\frac{r_{k^*-1}}{q_{k^*-1}} \leq e^* < \frac{r_{k^*}}{q_{k^*}}. \tag{50}$$

As k^* is the surviving species with the lowest biotechnical productivity, species k^* to N are not extinct at MMEY, and their biomasses are thus larger than zero. The optimization problem (45) is then equivalent to

$$\max_e \left(\sum_{i=k^*}^{N} p_i \left(\frac{r_i - q_i e}{s_i} \right) q_i e - ce \right), \tag{51}$$

The optimal effort can be computed by using first-order optimality conditions:

$$\frac{\partial \left(\sum_{i=k^*}^{N} p_i \left(\frac{r_i - q_i e}{s_i} \right) q_i e - ce \right)}{\partial e} = 0. \tag{52}$$

We obtain

$$e^* = \frac{1}{2} \frac{\sum_{i=k^*}^{N} r_i p_i q_i s_i^{-1} - c}{\sum_{i=k^*}^{N} p_i q_i^2 s_i^{-1}}. \tag{53}$$

Consequently, the optimal value k^* can be computed by solving the following problem:

$$\max_k \left(\sum_{i=k}^{N} p_i x_i^+(e^*) q_i e^* - ce^* \right), \tag{54}$$

where e^* is computed relative to k, following equation (53). As optimal solutions verify condition (50), surviving species at MMEY display positive biomasses, and this problem is equivalent to

$$\max_k \left(\sum_{i=k}^{N} p_i \left(\frac{r_i - q_i e^*}{s_i} \right) q_i e^* - ce^* \right). \tag{55}$$

The expression of total profits can be simplified as follows:

$$\sum_{i=k}^{N} p_i \left(\frac{r_i - q_i e^*}{s_i} \right) q_i e^* - ce^* = e^* \left(\sum_{i=k}^{N} p_i r_i q_i s_i^{-1} - e^* \sum_{i=k}^{N} p_i q_i^2 s_i^{-1} - c \right) \tag{56}$$

By replacing the effort with its optimal expression as given in (53), we obtain

$$\sum_{i=k}^{N} p_i \left(\frac{r_i - q_i e^*}{s_i} \right) q_i e^* - ce^* = \frac{1}{4} \frac{\left(\sum_{i=k}^{N} r_i p_i q_i s_i^{-1} - c \right)^2}{\sum_{i=k}^{N} p_i q_i^2 s_i^{-1}} \tag{57}$$

The optimal k^* is thus the solution of the following optimization problem:

$$k^* = \underset{k=1\ldots N}{\operatorname{argmax}} \left(\frac{1}{4} \frac{\left(\sum_{i=k}^{N} r_i p_i q_i s_i^{-1} - c \right)^2}{\sum_{i=k}^{N} p_i q_i^2 s_i^{-1}} \right). \tag{58}$$

A.3 Proof of Proposition 4

Let us consider that species k has the lowest MSY effort e_k^{MSY}. Species k is overharvested at MMSY if the following difference is positive:

$$\sum_{i=j^*}^{N} \alpha_i e_i^{\text{MSY}} - e_k^{\text{MSY}} = \sum_{i=j^*}^{N} \alpha_i (e_i^{\text{MSY}} - e_k^{\text{MSY}}), \tag{59}$$

as $\sum_{i=j^*}^{N} \alpha_i = 1$. From (14), this sum is greater or equal to zero. But if at least two species differ in the sense that $e_i^{\text{MSY}} < e_j^{\text{MSY}}$, then this sum becomes strictly positive. Species k is then overharvested at MMSY. Using a similar proof relying on the ranking (14), it can be shown that the species with the largest MSY effort is always underharvested at MMSY.

A.4 Proof of Proposition 9

Let $p'_k = p_k + \tau_k$ be the subsidized price of species k, with τ_k positive. We suppose that the subsidy does not change the number of harvested species, so that k^* keeps the same value. Then,

$$e^{\text{MMEY}'} = \frac{1}{2}\frac{\sum_{i=k^*}^{N} r_i p_i q_i s_i^{-1} - c + r_k q_k s_k^{-1}\tau_k}{\sum_{i=k^*}^{N} p_i q_i^2 s_i^{-1} + q_k^2 s_k^{-1}\tau_k} = \frac{1}{2}\frac{\gamma + \delta\tau_k}{\rho + \phi\tau_k}, \tag{60}$$

with $\gamma = \sum_{i=1}^{N} r_i p_i q_i s_i^{-1} - c$, $\delta = r_k q_k s_k^{-1}$, $\rho = \sum_{i=1}^{N} p_i q_i^2 s_i^{-1}$ and $\phi = q_k^2 s_k^{-1}$. The effect of subsidy τ_k is given by differentiating this expression with respect to τ_k:

$$\frac{\partial e^{\text{MMEY}'}}{\partial \tau_k} = \frac{1}{2}\frac{\delta\rho - \gamma\phi}{(\rho + \phi\tau_k)^2} \tag{61}$$

This derivative is negative if

$$\frac{\gamma}{\rho} > \frac{\delta}{\phi} \;\Leftrightarrow\; \frac{\sum_{i=1}^{N} r_i p_i q_i s_i^{-1} - c}{\sum_{i=1}^{N} p_i q_i^2 s_i^{-1}} > \frac{r_k}{q_k} \;\Leftrightarrow\; e^{\text{MMEY}} > e_k^{\text{MSY}}. \tag{62}$$

It means that if species k is overharvested at MMEY ($e^{\text{MMEY}} > e_k^{\text{MSY}}$), subsidies on species k reduce the effort at MMEY and thus improve sustainability. If the new effort becomes lower than r_{k^*-1}/q_{k^*-1}, then according to the demonstrations of Propositions 1 and 2, a new MMEY effort has to be recomputed that includes species $k^* - 1$. Likewise, by considering that $p'_k = p_k - \tau_k$ is the taxed price of species k, it can be found that taxing species that are underharvested at MMEY also reduces the effort at MMEY. Again, if the MMEY effort becomes small enough, this can increase the number of species in the system.

A.5 Proof of Proposition 10

It is equivalent to proving that a vector of prices can be found that avoids overharvesting at MMEY. From Proposition 8, we know that if $\forall k \in [1, ..., N], c \geq \sum_{i=1}^{N} \frac{p_i q_i^2}{s_i}(\frac{r_i}{q_i} - \frac{r_k}{q_k})$, that is $c \geq c_{sus}$ as defined in (20), then all species are either underharvested or fully harvested at MMEY. In matrix form, it is equivalent to $MP \leq \mathcal{C}$, with $P = \begin{pmatrix} p_1 \\ \vdots \\ p_N \end{pmatrix}$, $\mathcal{C} = \begin{pmatrix} c \\ \vdots \\ c \end{pmatrix}$ and $M = \begin{pmatrix} 0 & \dots & \frac{q_N^2}{s_N}(\frac{r_N}{q_N} - \frac{r_1}{q_1}) \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{q_1^2}{s_1}(\frac{r_1}{q_1} - \frac{r_N}{q_N}) & \dots & 0 \end{pmatrix}$. Following a corollary to Farkas' lemma described in [5,4], only one of the following alternatives holds: either $\exists\, P \in \mathbb{R}^N$ so that $MP \leq \mathcal{C}$ and $P \geq 0$, or else $\exists\, \mu \in \mathbb{R}^N$ so that $\mu' M \geq 0$, $\mu'\mathcal{C} < 0$ and $\mu > 0$ (μ' being the transpose of vector μ). As $\mathcal{C} > 0$, only the first alternative holds. It is thus always possible to find a system of prices that avoids overharvesting at MMEY, by reducing the effort at MMEY. As reducing the MMEY efforts amounts to subsidizing overharvested species and taxing underharvested species (Proposition 9), it is always possible to find a system of taxes and subsidies that precludes overharvest and extinction at MMEY.

A.6 Case study with ecological interactions

In this Appendix, we test the validity of the assumption of neglecting trophic interactions in the case study of the coastal fishery in French Guiana. To do this, we study the following system:

$$x_i(t+1) = x_i(t)\big(1 + r_i - \sum_j s_{ij} x_j(t) - q_i e(t)\big), \tag{63}$$

where s_{ij} describes the interaction between species i and j. If $i = j$, s_{ij} describes intraspecific competition. If $i \neq j$, s_{ij} is positive if i preys upon j and negative if j preys upon i. Calibrated parameters are drawn from [9]. As in the main text, we assume that the proportion of each fleet remains constant.

To compute the biomass deviation from MSY, we numerically identify efforts corresponding to all monospecific MSY, to MMSY and to MMEY. For effort values ranging between 0 and the effort at which all species are extinct, we run the system to equilibrium, and we compute catches of all species. For all effort values, sharks and groupers disappeared in the long term. The preliminary assumption of not considering these two top predators is thus reasonable. We then identify efforts at which catches of each species are maximized, and efforts at which total catches (MMSY) and total profits (MMEY) are maximized. This allows us to compute the biomass deviation from monospecific MSY at MMSY and MMEY. Results are shown in Figure A.1. As in the main text, we only represent species that were not extinct at both MMSY and MMEY. Results are almost exactly similar to results from the main text. Very small differences exist, such as the fact that the biomass deviation at MMEY of the South American silver croaker is slightly closer to zero with trophic interactions. Thus, the assumption of neglecting trophic interactions in the case study of the coastal fishery in French Guiana does not affect our numerical results.

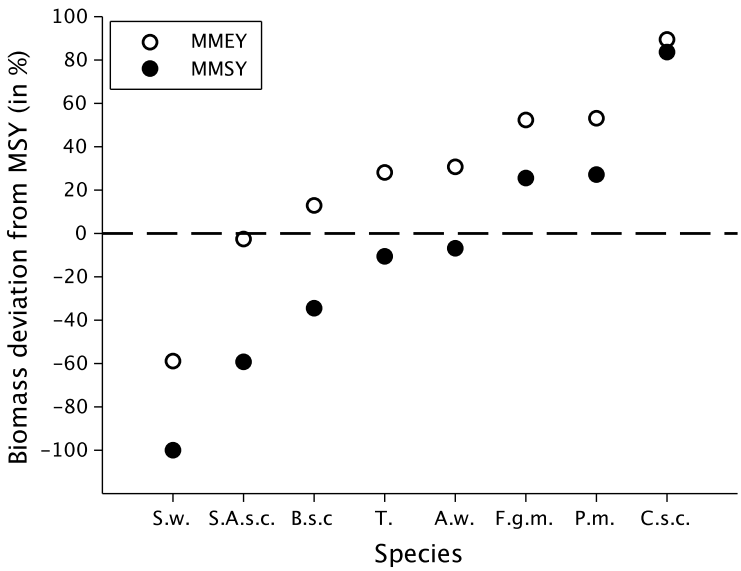


Fig. A.1: Sustainability of MMSY and MMEY policies in the coastal fishery in French Guiana, in the presence of ecological interactions. Deviation of the harvested species' biomasses from their MSY levels are shown. A −100% deviation indicates that the species is extinct. As the Green weakfish, the Common snooks, the Gillbacker sea catfish, the Sharks and the Groupers are extinct at MMSY and MMEY, their corresponding deviations are not shown on this figure. Abbreviations are explained in Table 1.

A.7 Extension to other growth and production functions

In this Appendix, we test whether our main results hold with more complex growth and production functions. We focus on MMSY results, as in these cases analytical MMEY results are difficult, if not impossible, to obtain. We first consider the case of a logistically growing population harvested with a Cobb-Douglas production function $h = qx^a e^b$. For the sake of a tractable analysis, we consider that $a = 1$. It comes that the monospecific MSY effort is

$$e_i^{\text{MSY}} = \left(\frac{r_i}{2q_i}\right)^{\frac{1}{b}}, \tag{64}$$

and that the MMSY effort is

$$e^{\text{MMSY}} = \left(\sum_i \alpha_i \left(e_i^{\text{MSY}}\right)^b\right)^{\frac{1}{b}}, \qquad \text{with} \qquad \alpha_i = \frac{q_i^2 s_i^{-1}}{\sum_{j=1}^N q_j^2 s_j^{-1}}, \tag{65}$$

under the assumption that no species extinction occurs at MMSY. Here the expression of the MMSY effort is a weighted power mean of monospecific MSY efforts. As a consequence, Propositions 4 and 5 are still valid. Note that if $b = 1$, we find the same result as in Proposition 3.

Let us now consider a model with a Gompertz growth function and a Schaefer harvest function. The model can be written as

$$x_i(t+1) = x_i(t)\left(1 + r_i ln\left(\frac{K_i}{x_i(t)}\right) - q_i e\right) \tag{66}$$

Equilibrium stocks are given by

$$x_i(e) = K_i \exp\left(-\frac{q_i e}{r_i}\right), \tag{67}$$

and the monospecific MSY effort is

$$e_i^{\text{MSY}} = \frac{r_i}{q_i} \tag{68}$$

The MMSY effort is then

$$e^{\text{MMSY}} = \frac{1}{\sum_i \frac{\alpha_i}{e_i^{\text{MSY}}}} \qquad \text{with} \qquad \alpha_i = \frac{q_i x_i(e)}{\sum_i q_i x_i(e)}, \tag{69}$$

under the assumption that no species extinction occurs at MMSY. Here, the MMSY effort is a weighted harmonic mean of MSY efforts. Thus, as in the previous case, Propositions 4 and 5 are still valid. Arithmetic, power and harmonic means all belong to the generalized mean family. Therefore, these results suggest that the MMSY effort can be expressed as a weighted generalized mean, which precise form depends on the type of function considered.

CHAPITRE IV

Risk averse policies foster bio-economic sustainability in mixed fisheries

Soumis au *Journal of Environmental Economics and Management*

NOTE

Ce travail est le résultat du stage de Violaine Tarizzo, dont la première phase s'est déroulée en France (pour la partie théorique), et la seconde en Australie (pour l'application au cas d'étude de la South East Fishery). J'ai participé activement à l'encadrement du stage, à l'analyse du modèle, ainsi qu'à l'écriture du manuscrit. Le preprint de cet article est publié dans les Cahiers du GREThA (cahier n° 2018-07).

Risk averse policies foster bio-economic sustainability in mixed fisheries

Violaine Tarizzo[1,2,3], Eric Tromeur[2,4,5,*], Olivier Thébaud[6], Richard Little[3], Sarah Jennings[7], Luc Doyen[2],

[1] Ecole Polytechnique, Univ Paris-Saclay, Route de Saclay, 91128, Palaiseau, France

[2] GRETHA, CNRS, University of Bordeaux, avenue Leon Duguit, 33608 Pessac, France

[3] CSIRO, Castray Esplanade, Hobart, TAS, 7000, Australia

[4] AgroParisTech, Univ Paris-Saclay, 16 rue Claude Bernard, 75231, Paris, France

[5] Sorbonne Université, iEES Paris, Paris, 4 place Jussieu, 75252, Paris, France

[6] AMURE, IFREMER, 10 route de la Trinité, 29280 Plouzané, France

[7] UTAS, Hobart, Australia

[*] **Corresponding author**: Eric Tromeur

Sorbonne Université, iEES Paris, 4 place Jussieu, 75252, Paris

Mail: eric.tromeur@agroparistech.fr ; Phone: +33144273249

Acknowledgments : This work was supported by the following research projects: SEAVIEW (funded by the Belmont Forum, ANR-14-JPF1-0003), ACROSS (ANR-14-CE03-0001), and NAVIRE (Cluster of Excellence COTE, ANR-10-LABX-45). The support from the University of Bordeaux and the Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (CSIRO) is also gratefully acknowledged.

Abstract

This paper examines the role of risk aversion on the sustainable management of mixed fisheries. We consider a bio-economic model of multiple species harvested by a single fleet with uncertain costs of effort. We assume that the regulatory agency aims at reaching MMEY (Multispecies Maximum Economic Yield) by maximizing the expected utility of total profits, where the utility function captures risk aversion. We show analytically that such a risk-averse MMEY mitigates the risk of biological and economic overexploitation of the different species. It further enhances biodiversity in the sense of evenness within the portfolio of the fishery. However risk aversion also lessens the expected profit and food production. Thus, risk aversion implies a trade-off between different bio-economic goals. These findings are illustrated with the case study of the Australian South East Fishery, where small risk aversion levels allow for high global bio-economic performances and balanced management objectives, therefore fostering sustainability.

Keywords

Multispecies fishery, ecosystem-based fisheries management, maximum economic yield, uncertainty, risk aversion, overexploitation

1 Introduction

Marine ecosystems and fisheries are under pressure worldwide (McWhinnie, 2009). In response, ecosystem-based fishery management (EBFM) has been put forward as an effective and holistic approach for managing world fisheries (Pikitch et al., 2004). This approach generally aims at integrating the ecological and economic complexities of fisheries, and at implementing a multi-criteria framework that allows to sustainably balance ecological and socio-economic objectives (Thébaud et al., 2014; Doyen et al., 2017). The EBFM approach also seeks to embrace the multiple ecological and economic uncertainties that fishermen and managers usually face (Sethi et al., 2005). The general objective of this paper is to examine the extent to which an ecosystem approach can be tailored to deal with uncertainty and multi-criteria challenges.

Operationalizing the EBFM approach requires new models, to integrate the multiple bio-economic complexities at play (Plagányi, 2007) as well as the uncertainties that are inherent to fisheries (Dowling et al., 2015; Fulton et al., 2016; Sanchirico et al., 2008). These new models enable to evaluate the capacity for public policies to ensure economic profitability together with biological sustainability (Doyen et al., 2012; Péreau et al., 2012; Schuhbauer and Sumaila, 2016).

In that respect, the use of monospecific reference points in multispecies fisheries is increasingly criticized (Legović and Geček, 2010). For instance, monospecific maximum sustainable yield (MSY) targets have been shown to affect the structure of harvested ecosystems (Walters et al., 2005). Moreover, although maximum economic yield (MEY) favor higher biomasses than MSY policies in single-species fisheries (Clark, 2010; Dichmont et al., 2010), it does not account for potential ecological interactions in mixed fisheries (Hoshino et al., 2017). Instead of single-species reference points, there have been attempts at defining multispecies MSY (MMSY) and MEY (MMEY) policies, at which total catches or total profits are maximized (Mueter and Megrey, 2006; Guillen et al., 2013). Such global harvesting policies may however enhance biodiversity losses: while MMSY policies are likely to threaten low-productivity species, MMEY policies induce the overexploitation of stocks with low economic value (Clark, 2006; Tromeur and Doyen, 2016).

Optimal harvesting policies are generally based on deterministic models that do not account for the multiple bio-economic uncertainties facing fishermen and managers (Grafton et al., 2010). Beddington and May (1977) have shown for instance that the uncertain growth of fish stocks could affect the definition of biological reference points. Likewise, Charles and Munro (1985) suggested that biological uncertainty favors more conservationist policies. Uncertainty in fish prices associated with growth stochasticity has also been found to induce potential trade-offs between mean profits and their variance (Gourguet et al., 2014). In that perspective, designing portfolios of harvested species has been proposed as a strategy to balance profits with volatility (Edwards et al., 2004). Fisheries are also characterized by uncertain variable costs. In particular, fuel costs mainly depend on the price of fossil fuels, that are highly volatile assets (Cheilari et al., 2013; Tyedmers, 2004).

Dealing with bio-economic uncertainty in fisheries management implies accounting for

attitudes towards risk. Individual fishermen as well as managers may be characterized by risk-averse attitudes (Brick et al., 2012). These behaviors have been shown to affect the definition of optimal sustainable yields (Ewald and Wand, 2010). Accounting for risk aversion in uncertain fisheries may thus help to define ecosystem-based management tools that allow to balance ecological and economic risks and to promote biological sustainability (Doyen et al., 2017).

The aim of this paper is to evaluate the bio-economic merits of risk-averse attitudes under cost uncertainty, as well as to question their relevance in operationalizing ecosystem-based management and multispecies reference points. To do so, we use a bio-economic model with multiple species and a single fleet, and we model preferences by a quadratic utility function. This allows us to derive analytical conditions for a sustainable stochastic MMEY. Thereby, we build a general analytical framework to evaluate how risk-averse attitudes impact sustainability in multispecies fisheries. In particular, we show how risk aversion affects food production, profit variability and biodiversity. These analytical results are illustrated using the case study of the South East Fishery in Australia.

The paper is organized as follows. In section 2, we present the bio-economic model describing the management of mixed fisheries relying on risk-averse MMEY policies. In section 3, we examine the impact of risk aversion on ecological and economic performances of these MMEY. Finally, we illustrate in section 4 the theoretical results with the case of the South East Fishery in Australia.

2 Bio-economic model

2.1 Multispecies dynamics and equilibrium yield

We consider N species jointly harvested by a single fleet. It is assumed that no ecological interaction occurs between the species. The dynamics of every species $i = 1, \ldots, N$ is described by a Gompertz growth (Fox, 1970) in discrete time as follows:

$$x_i(t+1) = x_i(t)\left(1 + r_i \ln\left(\frac{K_i}{x_i(t)}\right) - q_i e(t)\right) \tag{1}$$

where $x_i(t)$ denotes the stock of species i at time t, r_i its intrinsic rate of growth, K_i its carrying capacity, q_i its catchability and $e(t)$ the fishing effort at time t. Parameters r_i, K_i and q_i are assumed to be strictly positive.

We compute the following equilibrium stocks and efforts for every species i:

$$x_i(e) = K_i \exp\left(-\frac{q_i e}{r_i}\right) \tag{2}$$

or equivalently

$$e(x_i) = -\frac{r_i}{q_i} \ln\left(\frac{x_i}{K_i}\right). \tag{3}$$

The harvest at equilibrium for every species i is then defined as follows :

$$h_i(e) = q_i e x_i(e) = q_i K_i e \exp\left(-\frac{q_i e}{r_i}\right) \tag{4}$$

Such a relation points to the non linear nature of the equilibrium yields for the different species.

2.2 Uncertain profits and MMEY objective

Extending the concept of MEY to the multispecies framework, we consider the multispecies maximum economic yield (MMEY) which aims at maximizing total profits, defined as the difference between total revenues derived from harvesting the different species and the costs of fishing effort. The total profit $\pi(t)$ of the fishery at time t is thus defined by :

$$\begin{aligned} \pi(t) &= \sum_{i=1}^{N} p_i h_i(t) - c(t)e(t) \\ &= e(t)\left(\sum_{i=1}^{N} p_i q_i x_i(t) - c(t)\right) \end{aligned} \tag{5}$$

where p_i is the price of species i at time t and $c(t)$ is the per-unit-effort cost of fishing at time t. Costs of effort $c(t)$ are assumed to vary stochastically through time. The probability distribution of variable cost c is assumed to be independently and identically distributed with

expectation $\overline{c}$ and standard deviation σ_c namely:

$$\mathbb{E}[c(t)] = \overline{c} \text{ and } \mathbb{V}\text{ar}[c(t)] = \sigma_c^2 \tag{6}$$

Many fisheries are regulated by regional agencies, that apply general directives at regional levels. An example is the Australian Fisheries Management Agency, which objective is to implement an ecosystem-based management of Australia's exclusive economic zone (Scandol et al., 2005). Such fisheries can therefore be modeled as monopolistic firms, which behavior is dependent on economic incentives. We assume that the management objective, inspired by MMEY, is defined so as to maximize the expected utility of aggregated profits (5) at equilibrium:

$$\max_{e \text{ satisfying } (3)} \mathbb{E}(U(\pi)) \tag{7}$$

where U is a utility function capturing risk aversion. Risk averse attitudes being common in society (Binswanger, 1980) and in fishermen communities (Brick et al., 2012), we assume the policy maker to be risk-averse (Eeckhoudt et al., 2005). For the sake of simplicity, we rely on a quadratic utility function consistent with portfolio theory or with mean-variance analysis (Edwards et al., 2004; Baldursson and Magnússon, 1997):

$$U(\pi(t)) = U_\lambda(\pi(t)) = \pi(t) - \frac{\lambda}{2}(\pi(t) - \mathbb{E}[\pi(t)])^2, \tag{8}$$

where $\lambda \geq 0$ is a a coefficient capturing risk aversion of the policy maker. Hereafter, we will simply call it *risk aversion level*. For $\lambda = 0$, the economy is said to be risk-neutral while for $\lambda > 0$, it is said to be risk-averse.

Combining (6), (8) and (7), for each value of λ, the optimal risk-averse MMEY effort denoted by e_λ^{MMEY} solves the following maximization problem (9) :

$$\max_{e \text{ satisfying } (3)} \sum_i p_i q_i x_i e - \overline{c}e - \frac{\lambda}{2}\sigma_c^2 e^2. \tag{9}$$

Using equilibrium equation (2), the optimality problem reads as follows

$$\max_{e \geq 0} V_\lambda(e),$$

$$\text{with the objective function} \tag{10}$$

$$V_\lambda(e) = \sum_i p_i q_i K_i e \exp\left(-\frac{q_i e}{r_i}\right) - \overline{c}e - \frac{\lambda}{2}\sigma_c^2 e^2.$$

In what follows, we study how risk aversion impacts the optimal fishing effort. Note that high fishing efforts favor the social objective of maintaining jobs in the fishing industry, while it may induce biological and economic overexploitation of fish stocks, potentially affecting food security.

2.3 Overexploitation

In line with FAO (2016), we consider that a species is biologically overharvested if its biomass is smaller than its MSY biomass (where catch at equilibrium is maximal). In the case of the Gompertz dynamics given by (1), using first order conditions of optimality, MSY is explicitly characterized by

$$x_i^{\text{MSY}} = \frac{K_i}{\exp(1)} \quad \text{and} \quad e_i^{\text{MSY}} = \frac{r_i}{q_i} \tag{11}$$

The equilibrium condition (3) can be written

$$x_i = x_i^{\text{MSY}} \exp\left(1 - \frac{e}{e_i^{\text{MSY}}}\right). \tag{12}$$

Consequently, the equilibrium biomass of a particular species i is smaller than its MSY biomass when the global harvesting effort in the fishery is larger than the monospecific MSY effort of this species. A species is thus considered overharvested when

$$e > e_i^{\text{MSY}}, \tag{13}$$

that is when the harvesting effort is larger than its monospecific MSY effort. If it is equal to the MSY effort, the species is said to be fully exploited.

Likewise, we consider that a species is economically underexploited if its biomass is smaller

than its risk-neutral MEY biomass (where the monospecific risk-neutral utility function at equilibrium is maximal). In a risk-neutral fishery, the optimal MEY strategy is implicitly defined as maximizing the individual expected profit from fish :

$$\mathbb{E}(\pi_i) = p_i h_i - \overline{c} e \tag{14}$$

Using first order conditions of optimality, MEY for species i is explicitly characterized by

$$x_i^{\text{MEY}} = \frac{K_i}{\exp\left(1 - W\left(\frac{\overline{c}\exp(1)}{p_i q_i K_i}\right)\right)} \quad \text{and} \quad e_i^{\text{MEY}} = \frac{r_i}{q_i}\left(1 - W\left(\frac{\overline{c}\exp(1)}{p_i q_i K_i}\right)\right), \tag{15}$$

where W is defined by the Lambert function $W\left(\frac{\overline{c}\exp(1)}{p_i q_i K_i}\right)$, that gives the solution for e in $\frac{\overline{c}\exp(1)}{p_i q_i K_i} = e\exp(e)$. As parameters given to W are positive, the MEY effort is always smaller than the MSY effort. In the monospecific case, MEY is thus always more conservative than MSY. Moreover, when costs reach zero, effort at MEY equals effort at MSY.

The next section aims at using this model to assess the bio-economic sustainability of a risk-averse MMEY. We focus on the impact on risk aversion on biological and economic overexploitation. We also evaluate aggregated metrics of bio-economic sustainability, such as profitability, productivity and biodiversity.

3 Results

In this section, we analyze the impact of risk aversion on various aspects of bio-economic sustainability: employment (measured by the fishing effort), profitability (linked with economic overexploitation), biological sustainability and diversity (linked with biological overexploitation), and food security (linked with catches).

Note first that the optimal solution of (10) exists since for any λ, the objective function $V_\lambda(e)$ is continuous on $\mathbb{R}^+$ and satisfies $V_\lambda(0) = 0$ and $\lim_{e\to\infty} V_\lambda(e) = -\infty$ Hence, function V_λ has an upper bound on $\mathbb{R}^+$ which implies the existence of a maximum effort. Hereafter for the sake of simplicity we consider the following asssumptions on the objective function $V_\lambda(e)$:

Assumption A: The optimum of $V_\lambda(e)$ is unique for any λ. It is denoted by e_λ^{MMEY}.

Assumption B: The objective function $V_\lambda(e)$ is concave on the interval $[0; \max_i(r_i/q_i)]$[1].

These assumptions hold true in the single species case as well as for the numerical example of the South East Fishery investigated in section 4. Assumptions A and B are also illustrated by Figure 1.

At MMEY, risk aversion reduces the fishing effort:

Under assumption A, we first show that the MMEY effort as defined in (7) or (10) is decreasing with respect to the risk aversion level.

Proposition 1. *The optimal effort e_λ^{MMEY} is a decreasing function of the risk aversion level λ. Furthermore, the optimal MMEY effort with risk aversion is always lower than without risk aversion: $e_\lambda^{\text{MMEY}} \leq e_0^{\text{MMEY}}$*

Proof. See Appendix A.1.

This result is illustrated in a two-species fishery (Figure 1), where the purpose of risk-neutral MMEY leads to overharvest the species with the lowest growth rate. As expected from Proposition 1, increasing risk aversion reduces the optimal harvesting effort. Reduced efforts imply lower costs and thus lower profit variability. However, a large reduction of fishing activity and effort induced by a high risk aversion may also raise social concerns and question the social acceptability of such a policy, as discussed in Péreau et al. (2012).

[1]Implying that its first derivative

$$V'_\lambda(e) = \sum_i p_i q_i K_i \exp\left(-\frac{q_i e}{r_i}\right)\left(1 - \frac{q_i}{r_i}e\right) - \lambda\,\sigma_c^2 e - \overline{c}$$

increases with e and that its second derivative

$$V''_\lambda(e) = -\sum_i p_i K_i \frac{q_i^2}{r_i} \exp\left(-\frac{q_i e}{r_i}\right)\left(2 - \frac{q_i}{r_i}e\right) - \lambda\,\sigma_c^2,$$

is negative on the interval $[0; \max_i(r_i/q_i))]$

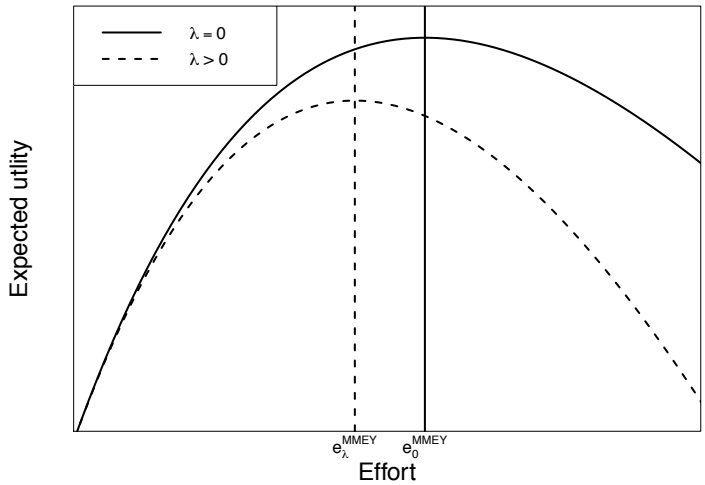


Figure 1: Expected utility versus effort in a risk-neutral (solid line) and in a risk-averse (dashed line) fishery. In the risk-neutral case ($\lambda = 0$), expected utility is equal to expected profits.

At MMEY, risk aversion limits expected profit:

As fishing efforts are reduced, it also turns out that a risk-averse attitude leads to a decline in expected profit. This negative effect on expected profit increases with risk aversion.

Proposition 2. *The expected profit at the optimal risk-averse effort* $\mathbb{E}[\pi(t, e_\lambda^{\text{MMEY}})]$ *is a decreasing function of the risk aversion level* λ*. In particular,* $\mathbb{E}[\pi(t, e_\lambda^{\text{MMEY}})] \leq \mathbb{E}[\pi(t, e_0^{\text{MMEY}})]$.

Proof. See Appendix A.1.

This proposition is illustrated in Figure 1, where expected profits are represented by the solid line. Shifting from a risk-neutral to a risk-averse MMEY effort leads to a decrease in expected (mean) profits. Risk averse policies thus imply losses in the average possible (random) profits. This illustrates the well-known trade-off between mean-related expectations and risk-related variance or standard deviation (Sanchirico et al., 2008; Gourguet et al., 2014). But note that for risk-averse agents (dashed line in Figure 1), this shift brings higher utility levels, including lower risk and variance.

At MMEY, risk aversion mitigates biological overexploitation:

As risk aversion reduces the optimal fishing effort, it is expected to alleviate overexploitation and therefore promote biological sustainability. The following proposition claims that for each species there exists a level of risk aversion which avoids the overexploitation of this species at a risk-averse MMEY. A corollary is that there exists a level of risk aversion that precludes biological overexploitation of all species, and therefore guarantees the conservation of the entire ecosystem at MMEY. Let us define the associated risk aversion level

$$\lambda_{sus}(i) = \max\left(0, \frac{\sum_j p_j h'_j(e_i^{\text{MSY}}) - \overline{c}}{\sigma_c^2 e_i^{\text{MSY}}}\right), \quad \text{with} \quad h'_j(e) = \frac{\partial h_j(e)}{\partial e}$$

and

$$\lambda_{sus} = \max_{i=1,\ldots,N} \lambda_{sus}(i) \tag{16}$$

We obtain the following proposition:

Proposition 3. *For every species i, there exists a level of risk aversion $\lambda_{sus}(i)$ such that for all $\lambda \geq \lambda_{sus}(i)$,*

$$e_\lambda^{\text{MMEY}} \leq e_i^{\text{MSY}}, \tag{17}$$

which implies that species i is underharvested or fully harvested. Furthermore, the level of risk aversion λ_{sus} promotes the biological sustainability of all species.

Proof. See Appendix A.1.

Note that if species i is already underharvested or fully harvested at MMEY, $\lambda_{sus}(i) = 0$. Figure 2 exemplifies the levels of viable risk aversion $\lambda_{sus}(i)$ with respect to the coefficient of variation $\sigma_c^2/\overline{c}$ capturing cost uncertainty in a three species fishery. For every value of $\sigma_c^2/\overline{c}$, we compute a value of $\lambda_{sus}(1)$ (respectively $\lambda_{sus}(2)$) that is sufficient to ensure that $e^{\text{MMEY}} \leq e_1^{\text{MSY}}$ (respectively $e^{\text{MMEY}} \leq e_2^{\text{MSY}}$). We do not define a sustainable risk aversion level for species 3, as this species is underharvested even in the risk-neutral situation. According to Proposition 3, the risk aversion level that avoids overexploitation of all species is $\lambda_{sus} = \lambda_{sus}(1)$.

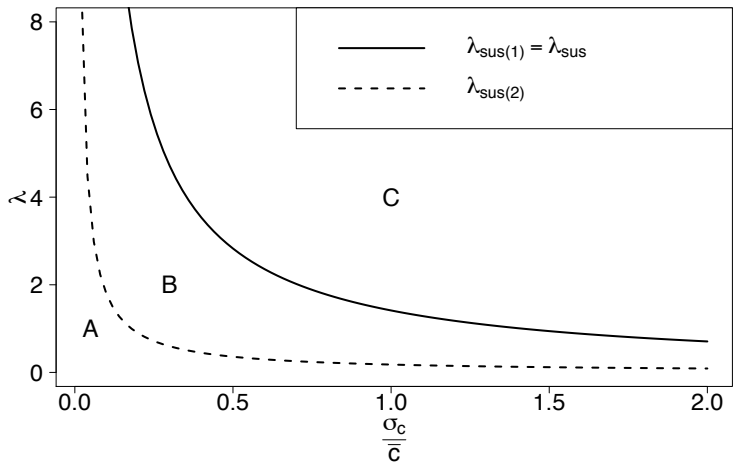


Figure 2: Sustainable risk aversion level λ_{sus} for two species in a three species fishery. Parameters are set to $r_1 = 1$, $r_2 = 2$, $r_3 = 20$, $q_1 = q_2 = q_3 = 1$, $K_1 = K_2 = K_3 = 1$, $p_1 = p_2 = p_3 = 2$, $\overline{c} = 1$. In zone A only species 3 is underharvested; in zone B species 2 and 3 are underharvested; in zone C all species are underharvested.

At MMEY, risk aversion mitigates economic overexploitation:

At MMEY, species are economically overexploited if the MMEY effort is larger than their monospecific MEY effort, as defined in (15). As shown here, risk aversion can reduce economic overexploitation. Let us define the associated risk aversion level

$$\lambda_{eff}(i) = \max\left(0, \frac{\sum_j p_j h_j'(e_i^{\text{MEY}}) - \overline{c}}{\sigma_c^2 e_i^{\text{MEY}}}\right), \quad \text{with} \quad h_j'(e) = \frac{\partial h_j(e)}{\partial e}$$

and

$$\lambda_{eff} = \max_{i=1,\ldots,N} \lambda_{eff}(i) \tag{18}$$

We obtain the following proposition:

Proposition 4. *For every species i, there exists a level of risk aversion $\lambda_{eff}(i)$ such that for all $\lambda \geq \lambda_{eff}(i)$,*

$$e_\lambda^{\text{MMEY}} \leq e_i^{\text{MEY}}, \tag{19}$$

which implies that species i is economically under- or fully harvested. Furthermore, at the risk aversion level λ_{eff} none of the species is economically overexploited.

Proof. See Appendix A.1.

According to Proposition 4, risk aversion may reduce the risk of economic overexploitation in the fishery. As Proposition 3, this reveals that risk aversion reduces the pressure on stocks, hence improving economic performance.

At MMEY, risk aversion may restrict food supply:

As the MMEY fishing effort is reduced by risk aversion, it gets closer to the MSY effort of biologically overharvested species, thus increasing their catches. On the contrary, it moves away from the MSY effort of biologically underharvested species, thus reducing their catches. Thus for risk aversion levels above the sustainable threshold λ_{sus} defined in (16), the catches of every species decline with risk aversion.

Proposition 5. *For high enough risk aversion levels $\lambda \geq \lambda_{sus}$, at risk-averse MMEY, the optimal catches $h_i(e_\lambda^{\text{MMEY}})$ of every species decrease with risk aversion.*

Proof. See Appendix A.1.

This result highlights the potential negative consequences of high risk aversion levels in terms of food production and security. Such an outcome may alter the acceptability of this risk-averse strategy for small scale fisheries where seafood production is critical for local subsistence and food security.

At MMEY, risk aversion enhances biodiversity:

As shown in Proposition 3, risk aversion reduces overharvesting and therefore increases the total biomass of the fishery. To investigate the impact of these changes on biodiversity, we use the Simpson index, which is defined as the inverse of the sum of squared biomass shares:

$$S = \frac{1}{\sum_i \gamma_i^2} \quad \text{with} \quad \gamma_i = \frac{x_i}{\sum_j x_j}. \tag{20}$$

This index is often used to quantify biodiversity and takes into account the number of species, as well as the share of every species in terms of abundance. High Simpson indices imply large numbers of species or an even distribution of biomass among species. We obtain the following result:

Proposition 6. *Risk aversion improves the biodiversity of the fishery in the sense of the Simpson index.*

Proof. See Appendix A.1.

According to Proposition 6, risk aversion increases the homogeneity of the distribution of species in the ecosystem by balancing the relative abundances of the different species. As catches are dependent on species biomass, the distribution of catches is also more even in a risk-averse fishery. Risk-aversion thus allows for a diversification of multispecies yields. Diversification of catches is notably an objective of balanced harvesting policies, where all species are harvested relative to their productivity (Marcia, 2011).

4 Case study : the South East Fishery in Australia

We illustrate the analytical findings of previous section 3 with the Australian South East Fishery (hereafter called SEF). The SEF is a multispecies fishery that plays a major socio-economic role in the coastal communities of south-east Australia. The fishing fleet is mainly composed of trawlers (51 vessels at sea in 2014) that catch about 18000 tons of multiple fish species per year, corresponding to an approximate value of 40 million AUD. In what follows, we first describe the method to calibrate the bio-economic model for the SEF. We then analyse the performance of risk-averse MMEY in terms of profitability, biodiversity conservation, production and diversification. This allows us to exemplify the potential beneficial impacts of risk aversion on bio-economic sustainability.

4.1 Calibration of the bio-economic model

To identify the parameters (r_i, K_i, q_i) of dynamics (1) for the different species, we use the method described in Sporcic and Haddon (2016), that defines standardized fishing zones and sums up catch data for each year. We use data on total catch $h(t)$ per year for each species and on the value of catch rates $h(t)/e$. Following Haddon (2010), for each species we choose parameters that minimize the sum of squared residuals between catch data and surplus production models. We select the 8 species that display the best fits. Supplementary details on the calibration method can be found in Appendix A.2.

Price data arise from the *Sydney fish market* for period 1994 to 2008. Daily prices are converted to average monthly prices. Cost data are derived from the *Australian Bureau of Agricultural and Resource Economics and Sciences (ABARES)*. We rely on cost data from 2002 to 2012, and on the total numbers of days at sea for trawlers in year 2009. We deduce an average cost per day and a variance of costs per day for the whole SEF. The variance of costs is about four times higher than the mean value. This could be related to the 30% share of fuel costs in the total costs of the fishery, which also take crew costs, maintenance costs and operational costs into account (Cheilari et al., 2013). The economic environment of the fishery has been coping with important changes due to the substantial oil market fluctuations during 2008 and the recent economic crisis. Our study is relevant in this context of highly varying costs for the fishery. Estimated bio-economic parameters are summarized in Table 1.

Table 1: Calibrated parameters of the selected species for the case study. The estimated average cost of effort is $\bar{c} = 96$ AUD/day while the estimated variance is $\sigma_c^2 = 390$ (AUD/kg)^2. The coefficient of variation in the SEF market is thus $\frac{\sigma_c}{\bar{c}} = 21\%$.

Species i	Abbreviations	growth rate r_i (%/year)	Carrying capacity K_i (t)	Catchability q_i (/year)	Price p_i (AUD/kg)
Ocean Perch	RE1	4.92	12297	1.18×10^{-4}	4.47
Silver Trevally	TRE	0.31	1	6.01×10^{-6}	2.91
Ribaldo	RBD	0.35	1	1.54×10^{-6}	3.79
John Dory	DOJ	2.45	27060	4.90×10^{-6}	8.91
Flathead	FLT	13.34	164315	6.24×10^{-6}	3.86
Morwong	MOW	2.07	66243	6.82×10^{-7}	3.07
Mirror Dory	DOM	14.54	193463	4.31×10^{-6}	3.31
Ling	LIG	14.54	269285	3.56×10^{-6}	6.12

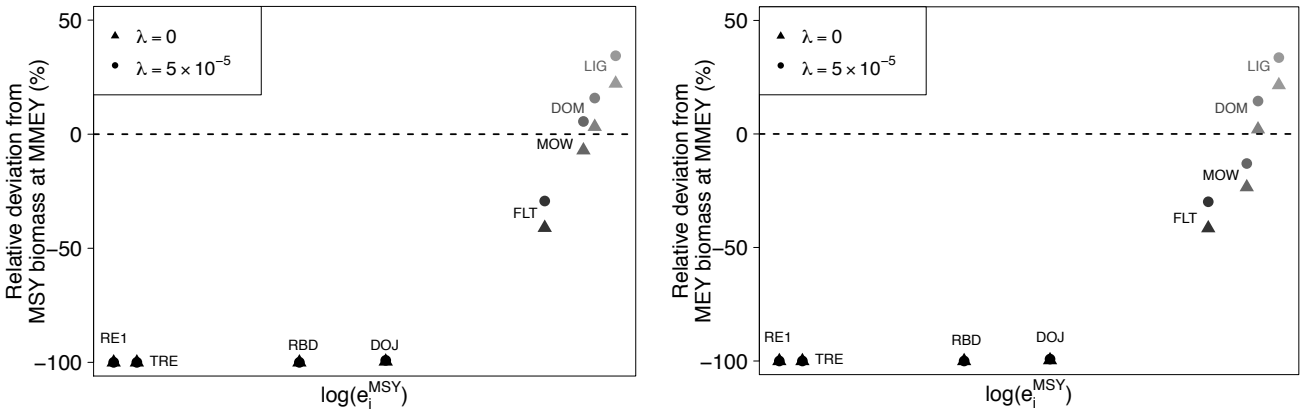
4.2 Biological and economic overexploitation

To illustrate the joint impact of risk aversion and cost uncertainty on the South East Fishery, we first compare the effect of risk-neutral and risk-averse situations on biological and economic overexploitation. We then illustrate the trade-offs and synergies between ecological, social and economic objectives in a concluding graph.

The impact of risk aversion on the biological overexploitation of individual species is shown in Figure 3a. We compare the MSY biomass of all harvested species to their biomass at MMEY. To achieve this, we define the deviation from MSY biomass of species i as the difference between MSY biomass of species i and MMEY biomass, normalized by the MSY biomass of species i. Hence, if the deviation is negative, species i is biologically overharvested

at MMEY. As expected from Proposition 3, risk aversion reduces the harvesting pressure on all stocks. In particular, it leads to a interesting improvement in the exploitation status of Flathead, Ling, Morwong and Mirror Dory. For instance, Mirror Dory is overharvested in a risk-neutral situation but becomes underharvested with risk aversion. John Dory, Ribaldo, Silver Trevally and Ocean Perch display very low biomass in the risk-neutral situation, so that the relative improvement with risk aversion is not significant.

The impact of risk aversion on economic overexploitation is shown in Figure 3b. To compare the MEY biomass of all species to their biomass at MMEY, we define the deviation of species i from MEY biomass at MMEY. As expected from Proposition 4, risk aversion reduces the economic overexploitation of all stocks. Again, risk aversion leads to an important improvement in the exploitation status of Flathead, Ling, Morwong and Mirror Dory. The improvement in the exploitation status of John Dory, Ribaldo, Silver Trevally and Ocean Perch is also barely noticeable, due to the low individual optimal efforts of these species.



(a) (b)

Figure 3: Illustration of the impact of risk aversion on biological and economic overexploitation at MMEY. (a) Relative deviations from MSY biomass at MMEY in a risk-neutral and in a risk-averse scenario. (b) Relative deviations from MEY biomass at MMEY in a risk-neutral and in a risk-averse scenario. The darker the symbol of the species, the more endangered it is.

4.3 Policy implications

As shown in Section 4.2, a risk-averse management of the South East Fishery could induce changes in bio-economic performances. This section is dedicated to a better understanding

of how these results can help to design management policies.

The consequences of risk aversion on multiple management indicators is synthesized in Figure 4, which compares the bio-economic performances of MMEY in a risk-neutral case ($\lambda = 0$), in a low risk aversion case ($\lambda = 5.10^{-5}$), and in a high risk aversion case ($\lambda_{sus}(DOJ) = 4.10^{-3}$). In the latter case the level of risk aversion was set to avoid the overexploitation of John Dory, according to Proposition 3. This also allows for a sustainable exploitation of Lings, Mirror Dory, Morwong and Flathead, as the monospecific MSY effort of these species is higher than the MSY effort of John Dory. As the sustainable exploitation of Ocean Perch, Ribaldo and Silver Trevally entails even higher levels of risk aversion, we chose to focus our analysis on the sustainable exploitation of John Dory.

Risk aversion reduces the MMEY effort, which implies a reduction in the number of active fishermen. As the effort decreases, expected revenues and total catches are also reduced. This observation is consistent with Propositions 1, 2, and 5. Indeed, lower yields in the risk-averse case are coherent with the current observation that, for many species in the SEF, actual catches are lower than the prescribed Total Allowable Catch (TAC). The impact of risk aversion on economic indicators strongly depends on the level of risk aversion: high levels of risk aversion entail a more than 60% reduction in profits and catches, while low levels of risk aversion induce moderate decreases.

On the contrary, the Simpson index accounting for biodiversity in the fishery improves with risk aversion, and so does the number of biologically underexploited species. This is consistent with analytical results described in Proposition 6. Note however that low levels of risk aversion lead to low increases in the diversity index, which can be related to high biomass differences between under- and overexploited species. Therefore, a low level of risk aversion reduces overexploitation, but it does not achieve a more even distribution of biomass among species.

Economic security is defined here as the inverse of the standard deviation of profits. Thus, high values capture low profit variability. As expected, this metric increases with risk aversion. In particular, the value of the economic security index in the low risk aversion case is only 20 % that of the high risk aversion case.

Altogether, these results highlight a first trade-off between the economic performance of

the fishery and its ecological sustainability, a second trade-off between expected profits and economic security, and a synergy between ecological indicators and economic security. The strength of these trade-offs and synergies is balanced by risk aversion levels, as illustrated in Figure 4.

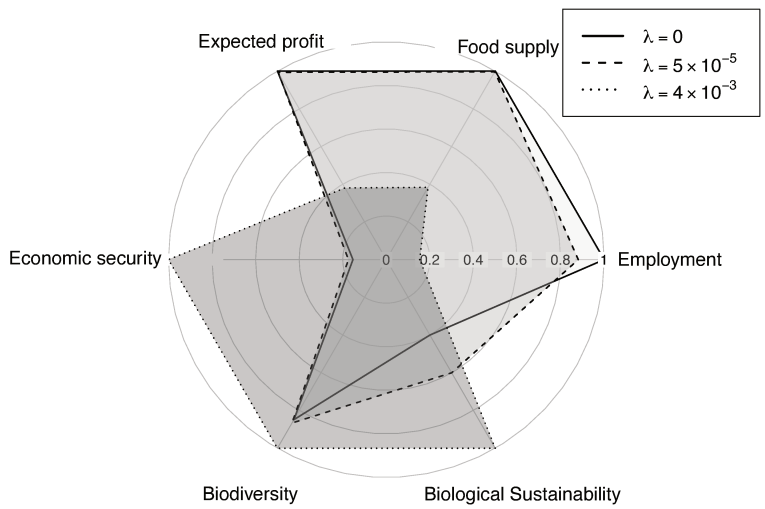


Figure 4: Illustration of the different trade-offs at stake in the South East Fishery for three different levels of risk aversion ($\lambda = 0$, $\lambda = 5 \times 10^{-5}$ and $\lambda = \lambda_{sus(DOJ)} = 4 \times 10^{-3}$). Each indicator is normalized relatively to its maximum value.

To precisely quantify the impact of risk aversion on the level of performance of the fishery, the relationship between the area of the radar chart and the risk aversion level is computed in Figure 5. The area of the radar is a global indicator of performance that equally weights all indicators. As expected from Figure 4, there exists a maximum area value for a small level of risk aversion (about 3×10^{-5}), indicating a maximal global performance of the fishery. The function displays abrupt increases, that can be attributed to overharvested species becoming underharvested. The maximum area is reached when the less overharvested species (which is Morwong, following Fig. 3) becomes underharvested. More generally, for small levels of risk aversion ranging from approximately 3×10^{-5} to 1×10^{-4}, the overall bio-economic performance of the fishery is better than in the risk-neutral case.

The relationship between the centroid distance from the origin of the radar chart and the level of risk aversion is also computed in Figure 5. The centroid is the arithmetic mean position of all indicators, and it thus describes the balance between management objectives. Reduced distance of the centroid from the origin informs on an improved balance between

management objectives. In Figure 5, we plot the inverse of the centroid distance from the origin. It turns out that the balance between indicators is maximized at an intermediate level of risk aversion ($\lambda = 7.9 \times 10^{-4}$). Therefore, the optimal balance between management objectives does not coincide with maximum bio-economic performance, as given by the area of the radar chart. Nevertheless, reaching the maximum performance level allows to improve the balance between objectives, as compared to the risk-neutral situation. As a result, small levels of risk aversion foster bio-economic sustainability as compared to the risk-neutral situation. Higher risk aversion levels may also improve the balance between objectives, but at the expense of global performance.

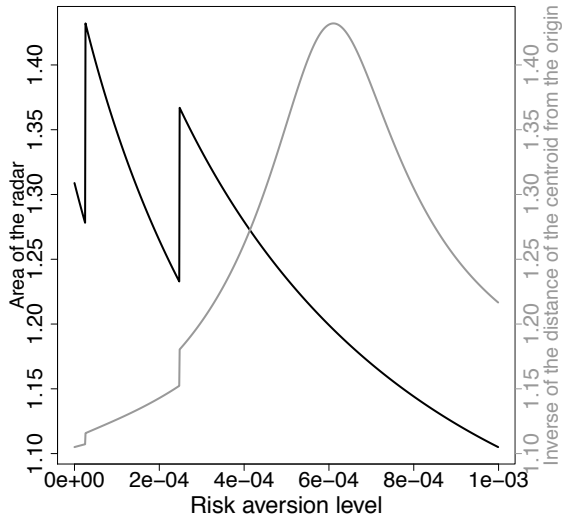


Figure 5: Relationship between the global performance of the fishery and the risk aversion level of the policy maker. In black, the relationship between area of the radar chart and risk aversion levels. Stepwise increases are due to the fact that previously overharvested species become underharvested. The maximum value of the area is obtained for a level of risk aversion (about 3×10^{-5}) leading to the underharvest of Morwong (the most productive of the overharvested species under a risk-neutral scenario). The gray curve represents the relationship between the inverse centroid distance from the origin and risk aversion levels. The maximum of the curve (corresponding to the minimum centroid distance from the origin) is obtained for an intermediate risk aversion level (7.9×10^{-4}).

This case study on the South East Fishery highlights the potential benefits of risk-averse policies when dealing with economic uncertainty. In particular, low levels of risk aversion allow to reconcile ecological and economic performances, and could thus facilitate the implementation of an ecosystem-based management of this fishery.

5 Conclusion

In this paper, we examine the consequences of uncertainty and risk aversion on optimal harvesting strategies in mixed fisheries involving technical interactions. Using a bio-economic model of multiple species harvested by a single fleet and a quadratic utility function, we analyze the impacts of risk-averse attitudes on the outcomes of a multispecies maximum economic yield (MMEY) policy and extend some results from the deterministic case (Clark, 2006; Tromeur and Doyen, 2016). We show how risk aversion can affect overharvest and extinction of species, as well as optimal profits. These results bring novel insights into the potentially beneficial impacts of precautionary attitudes in mixed fisheries run under MEY policies.

Many fisheries are currently managed by specific regulating agencies, at regional or national levels. An example of such an organization is the Australian Fisheries Management Authority, which is based on the involvement of stakeholders, such as fishery industry members or conservation agencies members (Smith et al., 1999). This co-management may allow to account for fishermen's aversion towards economic risk (Brick et al., 2012). This is especially relevant as fuel costs have experienced large fluctuations in the last decade (Cheilari et al., 2013). Accounting for uncertainty and risk aversion is thus an emerging challenge in fisheries management, and a central objective of the ecosystem-based approach (Doyen et al., 2017).

To adress such issues, we first show that uncertainty in operating costs reduces the optimal MMEY effort as risk aversion increases. Risk aversion in MMEY-driven fisheries thus mitigates the overexploitation of species with low productivity and low value, and helps to maintain biodiversity in fisheries. Thus, accounting for uncertainty and risk aversion in setting effort limits can actually improve the ecological performance of fisheries. A similar synergy between reduced variability of profits and ecological performance has been pointed out in agroecosystems by Mouysset et al. (2013). This synergy is due to a diversification of regional land uses, often associated with a focus on less intensive and less profitable agricultural practices. Thus, as in our study, risk aversion reduces exploitation intensity and profitability, which in turn increases biodiversity. This result also suggests that potential stabilizing subsidies on costs could reduce the effect of risk aversion and thus increase harvesting pressures. In

that sense, such stabilizing subsidies could be accounted for as *capacity-enhancing*, following the classification by Sumaila et al. (2010).

Second, we show that risk aversion brings lower levels of mean or expected economic performance. Accounting for uncertainty and risk aversion in fisheries management may therefore hamper the economic efficiency of fisheries. We thus highlight a trade-off between economic performance and economic security, which is associated with a trade-off between economic performance and ecological performance (Cheung and Sumaila, 2008). In addition to lower economic performance, risk aversion induces lower expected (mean) yields. This result may partly explain the current problem of undercaught TAC (Total Allowable Catch) the South East Fishery is experiencing. Indeed, according to the Australian Fisheries Management Authority, at the end of 2015, 23 of the 34 species groups under TAC were less than 50% caught. Of the major quota species, only four had catches above 80% of the TACs. This situation is obviously caused by numerous different reasons, but the adoption of risk-averse approaches by local fishery managers may be one of them.

Third, we find that accounting for risk aversion and cost uncertainty can help to manage the trade-offs and synergies between multiple management objectives. In particular, we show that in the Australian South East Fishery small levels of risk aversion improve the global bio-economic performance of the fishery, as well as the balance between management objectives. The increase in global performance is notably mediated by the increase in biodiversity and therefore the diversification in harvested species. As risk aversion fosters bio-economic sustainability in such multi-objective contexts, it should be considered a key parameter in ecosystem-based fisheries management approaches (Pikitch et al., 2004).

In this study we focused on cost uncertainty, while fisheries are affected by multiple layers of uncertainty. Price volatility is a common feature of fisheries (Dahl and Oglend, 2014), and has been shown to impact the fishing decisions of risk-averse fishermen (Brick et al., 2012). As a consequence, we suggest that price-stabilizing mechanisms such as price ceilings or price floors may affect the bio-economic performance of fisheries. Fish stock dynamics are also uncertain (Edwards et al., 2004), and are subject to stochastic environmental disturbances. Moreover, harvesting has been shown to alter fish population dynamics (Hsieh et al., 2006). As biological uncertainty hinders the estimation of fish stocks, it has been found to affect the

definition of reference points such as MSY (May et al., 1978). This data-related uncertainty hinders the ecosystem-based management of multispecies fisheries, which requires similar levels of knowledge for all harvested stocks.

We also assumed that all species are ecologically independent, while harvesting some species is known to have cascading effects in trophic networks (Finnoff and Tschirhart, 2003). Maximizing total yield in a predator-prey community can for instance induce severe predator depletion and reduce the resilience of the harvested system (Tromeur and Loeuille, 2017). Furthermore, uncertainty in the dynamics of harvested predator-prey communities may lead to unstable dynamics and extinction (Tu and Wilman, 1992).

References

Baldursson, F. M., Magnússon, G., 1997. Portfolio fishing. The Scandinavian Journal of Economics 99 (3), 389–403.

Beddington, J. R., May, R. M., 1977. Harvesting natural populations in a randomly fluctuating environment. Science 197 (4302), 463–465.

Binswanger, H. P., 1980. Attitudes toward risk: Experimental measurement in rural india. American Journal of Agricultural Economics 62 (3), 395–407.

Brick, K., Visser, M., Burns, J., 2012. Risk aversion: experimental evidence from south african fishing communities. American Journal of Agricultural Economics 94 (1), 133–152.

Charles, A., Munro, G., 1985. Irreversible investment and optimal fisheries management: A stochastic analysis. Marine Resource Economics 1 (3), 247–264.

Cheilari, A., Guillen, J., Damalas, D., Barbas, T., 2013. Effects of the fuel price crisis on the energy efficiency and the economic performance of the european union fishing fleets. Marine Policy 40, 18–24.

Cheung, W. W., Sumaila, U. R., 2008. Trade-offs between conservation and socio-economic objectives in managing a tropical marine ecosystem. Ecological Economics 66 (1), 193–210.

Clark, C., 2006. The worldwide crisis in fisheries: Economic models and human behaviour. Cambridge University Press.

Clark, C., 2010. Mathematical bioeconomics: The mathematics of conservation, 3rd Edition. Wiley.

Dahl, R. E., Oglend, A., 2014. Fish price volatility. Marine Resource Economics 29 (4), 305–322.

Dichmont, C., Pascoe, S., Kompas, T., Punt, A., Deng, R., 2010. On implementing maximum economic yield in commercial fisheries. Proceedings of the National Academy of Sciences 107 (1), 16–21.

Dowling, N., Dichmont, C., Haddon, M., Smith, D., Smith, A., Sainsbury, K., 2015. Guidelines for developing formal harvest strategies for data-poor species and fisheries. Fisheries Research 171, 130–140.

Doyen, L., Béné, C., Bertignac, M., Blanchard, F., Cissé, A. A., Dichmont, C., Gourguet, S., Guyader, O., Hardy, P.-Y., Jennings, S., et al., 2017. Ecoviability for ecosystem-based fisheries management. Fish and Fisheries 18 (6), 1056–1072.

Doyen, L., Thébaud, O., Béné, C., Martinet, V., Gourguet, S., Bertignac, M., Fifas, S., Blanchard, F., 2012. A stochastic viability approach to ecosystem-based fisheries management. Ecological Economics 75 (March), 32–42.

Edwards, S. F., Link, J. S., Rountree, B. P., 2004. Portfolio management of wild fish stocks. Ecological Economics 49 (3), 317–329.

Eeckhoudt, L., Gollier, C., Treich, N., 2005. Optimal consumption and the timing of the resolution of uncertainty. European Economic Review 49 (3), 761–773.

Ewald, C.-O., Wand, W.-K., 2010. Sustainbale yields in fisheries : Uncertainty, risk-aversion and mean-variance analysis. Natural Resource Modeling 23 (3), 303–323.

FAO, 2016. The State of World Fisheries and Aquaculture 2016. Tech. rep., Food and Agriculture Organization, Rome.

Finnoff, D., Tschirhart, J., 2003. Harvesting in an eight-species ecosystem. Journal of Environmental Economics and Management 45, 589–611.

Fox, 1970. An exponential surplus-yield model for optimizing exploited fish populations. Transactions of the American Fisheries Society 99 (1), 80–88.

Fulton, E. A., Punt, A. E., Dichmont, C. M., Gorton, R., Sporcic, M., Dowling, N., Little, L. R., Haddon, M., Klaer, N., Smith, D. C., 2016. Developing risk equivalent data-rich and data-limited harvest strategies. Fisheries Research 183, 574–587.

Gourguet, S., Thébaud, O., Dichmont, C., Jennings, S., Little, L., Pascoe, S., Deng, R., Doyen, L., 2014. Risk versus economic performance in a mixed fishery. Ecological Economics 99, 110–120.
URL http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolecon.2014.01.013

Grafton, R., Kompas, T., Chu, L., Che, N., jul 2010. Maximum economic yield. Australian Journal of Agricultural and Resource Economics 54 (3), 273–280.
URL http://doi.wiley.com/10.1111/j.1467-8489.2010.00492.x

Guillen, J., Macher, C., Merzéréaud, M., Bertignac, M., Fifas, S., Guyader, O., 2013. Estimating MSY and MEY in multi-species and multi-fleet fisheries, consequences and limits: An application to the Bay of Biscay mixed fishery. Marine Policy 40, 64–74.

Haddon, M., 2010. Modelling and quantitative methods in fisheries. CRC press.

Hoshino, E., Pascoe, S., Hutton, T., Kompas, T., Yamazaki, S., 2017. Estimating maximum economic yield in multispecies fisheries: a review. Rev Fish Biol Fisheries.

Hsieh, C., Reiss, C., Hunter, J., Beddington, J., May, R., Sugihara, G., 2006. Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. Nature 443 (7113), 859–862.
URL http://www.nature.com/doifinder/10.1038/nature05232

Legović, T., Geček, S., 2010. Impact of maximum sustainable yield on independent populations. Ecological Modelling 221, 2108–2111.

Marcia, S., 2011. Selective fishing and balanced harvest in relation to fisheries and ecosystem sustainability. IUCN.

May, R. M., Beddington, J., Horwood, J., Shepherd, J., 1978. Exploiting natural populations in an uncertain world. Mathematical Biosciences 42 (3-4), 219–252.

McWhinnie, S., 2009. The tragedy of the commons in international fisheries: An empirical examination. Journal of Environmental Economics and Management 57 (3), 321–333.

Mouysset, L., Doyen, L., Jiguet, F., 2013. How does economic risk aversion affect biodiversity? Ecological Applications 23 (1), 96–109.

Mueter, F., Megrey, B., 2006. Using multi-species surplus production models to estimate ecosystem-level maximum sustainable yields. Fisheries Research 81 (2-3), 189–201.

Péreau, J.-C., Doyen, L., Little, L., Thébaud, O., 2012. The triple bottom line: Meeting ecological, economic and social goals with individual transferable quotas. Journal of Environmental Economics and Management 63 (3), 419–434.

Pikitch, E., Santora, C., Babcock, E., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D., Dayton, P., Doukakis, P., Fluharty, D., Heneman, B., Houde, E., Link, J., Livingston, P., Mangel, M., McAllister, M., Pope, J., Sainsbury, K., 2004. Ecosystem-based fishery management. Science 305 (5682), 346–347.

Plagányi, E., 2007. Models for an ecosystem approach to fisheries. Tech. rep., FAO, Rome.

Sanchirico, J., Smith, M., Lipton, D., 2008. An empirical approach to ecosystem-based fishery management. Ecological Economics 64 (3), 586–596.

Scandol, J. P., Holloway, M. G., Gibbs, P. J., Astles, K. L., 2005. Ecosystem-based fisheries management: an australian perspective. Aquatic Living Resources 18 (3), 261–273.

Schuhbauer, A., Sumaila, U. R., 2016. Economic viability and small-scale fisheriesâĂŤa review. Ecological Economics 124, 69–75.

Sethi, G., Costello, C., Fisher, A., Hanemann, M., Karp, L., 2005. Fishery management under multiple uncertainty. Journal of environmental economics and management 50 (2), 300–318.

Smith, A., Sainsbury, K., Stevens, R., 1999. Implementing effective fisheries-management systems–management strategy evaluation and the australian partnership approach. ICES Journal of Marine Science 56 (6), 967–979.

Sporcic, M., Haddon, M., 2016. Sporcic, M., Haddon, M. (2016). Catch rate standardizations for selected SESSF Species (data to 2015). CSIRO Oceans and Atmosphere Flagship, Hobart. 214 p.

Sumaila, U., Khan, A., Dyck, A., Watson, R., Munro, G., Tydemers, P., Pauly, D., 2010. A bottom-up re-estimation of global fisheries subsidies. Journal of Bioeconomics 12 (3), 201–225.

Thébaud, O., Doyen, L., Innes, J., Lample, M., Macher, C., Mahévas, S., Mullon, C., Planque, B., Quaas, M., Smith, T., et al., 2014. Building ecological-economic models and scenarios of marine resource systems: Workshop report. Marine Policy 43, 382–386.

Tromeur, E., Doyen, L., 2016. Optimal biodiversity erosion in multispecies fisheries. Cahiers du GREThA (20).

Tromeur, E., Loeuille, N., 2017. Balancing yield with resilience and conservation objectives in harvested predator-prey communities. Oikos 126 (12), 1780–1789.

Tu, P. N., Wilman, E. A., 1992. A generalized predator-prey model: Uncertainty and management. Journal of Environmental Economics and Management 23 (2), 123–138.

Tyedmers, P., 2004. Fisheries and energy use. Encyclopedia of energy 2, 683–693.

Walters, C. J., Christensen, V., Martell, S. J., Kitchell, J., 2005. Possible ecosystem impacts of applying MSY policies from single-species assessment. ICES Journal of Marine Science 62 (3), 558–568.

A Appendix

A.1 Proofs of propositions

Proof of Proposition 1

Let e_λ^{MMEY} be the effort (unique from assumption A) that maximizes the function $V_\lambda(e)$, and let $\Delta\lambda > 0$ be a variation of λ. We have

$$V_{\lambda+\Delta\lambda}(e_\lambda^{\text{MMEY}}) = V_\lambda(e_\lambda^{\text{MMEY}}) - \frac{\Delta\lambda}{2}\sigma_c^2 e_\lambda^{\text{MMEY}2}$$

As $V_{\lambda+\Delta\lambda}$ reaches its maximum at $e_{\lambda+\Delta\lambda}^{\text{MMEY}}$, we have

$$V_{\lambda+\Delta\lambda}(e_{\lambda+\Delta\lambda}^{\text{MMEY}}) \geq V_{\lambda+\Delta\lambda}(e_\lambda^{\text{MMEY}})$$

or equivalently

$$V_\lambda(e_{\lambda+\Delta\lambda}^{\text{MMEY}}) - \frac{\Delta\lambda}{2}\sigma_c^2 e_{\lambda+\Delta\lambda}^{\text{MMEY}\ 2} \geq V_{\lambda+\Delta\lambda}(e_\lambda^{\text{MMEY}}).$$

Finally, as

$$V_\lambda(e_{\lambda+\Delta\lambda}^{\text{MMEY}}) - V_{\lambda+\Delta\lambda}(e_\lambda^{\text{MMEY}}) = \frac{\Delta\lambda}{2}\sigma_c^2 e_\lambda^{\text{MMEY}2},$$

we obtain the following relationship:

$$\frac{\Delta\lambda}{2}\sigma_c^2 e_\lambda^{\text{MMEY}2} \geq \frac{\Delta\lambda}{2}\sigma_c^2 e_{\lambda+\Delta\lambda}^{\text{MMEY}\ 2}$$

As we consider that $\Delta\lambda > 0$ and that fishing efforts are positive, we deduce that

$$e_\lambda^{\text{MMEY}} \geq e_{\lambda+\Delta\lambda}^{\text{MMEY}},$$

and $\lambda \to e_\lambda^{\text{MMEY}}$ is thus a decreasing function. As a consequence, the risk-neutral MMEY effort is necessarily larger than a risk-averse MMEY effort : $e_0^{\text{MMEY}} \geq e_\lambda^{\text{MMEY}}$, $\forall\, \lambda \geq 0$.

Proof of Proposition 2

As e_0^{MMEY} is a maximum for $\mathbb{E}(U_0)$, it follows that the expected profit at e_λ^{MMEY} is lower than at e_0^{MMEY}, namely

$$\mathbb{E}[\pi(t, e_\lambda^{\text{MMEY}})] \leq \mathbb{E}[\pi(t, e_0^{\text{MMEY}})]$$

More generally, we have

$$\frac{\partial \mathbb{E}[\pi(t, e_\lambda^{\text{MMEY}})]}{\partial \lambda} = \frac{\partial \mathbb{E}[\pi(t, e)]}{\partial e}(e_\lambda^{\text{MMEY}}) \frac{\partial e_\lambda^{\text{MMEY}}}{\partial \lambda}$$

From Proposition 1, we know that

$$\frac{\partial e_\lambda^{\text{MMEY}}}{\partial \lambda} < 0. \tag{a}$$

Let us now prove that $\frac{\partial \mathbb{E}[\pi(t, e)]}{\partial e}(e_\lambda^{\text{MMEY}}) > 0$. First, since e_λ^{MMEY} is the optimal solution of program (10), we can use the first order condition

$$\frac{\partial \mathbb{E}[V_\lambda(\pi(t, e))]}{\partial e}(e_\lambda^{\text{MMEY}}) = 0$$

Using the very definition of the utility function V_λ, the criteria to optimize can be written

$$\mathbb{E}[V_\lambda(\pi(t, e))] = \mathbb{E}[\pi(t, e)] - \frac{\lambda}{2}\sigma_c^2 e^2$$

Thus we deduce

$$\begin{aligned} \frac{\partial \mathbb{E}[\pi(t, e))]}{\partial e}(e_\lambda^{\text{MMEY}}) &= \frac{\partial \mathbb{E}[V_\lambda(\pi(t, e))]}{\partial e}(e_\lambda^{\text{MMEY}}) + \lambda\, \sigma_c^2 e_\lambda^{\text{MMEY}} \\ &= \lambda\, \sigma_c^2 e_\lambda^{\text{MMEY}} \end{aligned}$$

Therefore,

$$\frac{\partial \mathbb{E}[\pi(t, e))]}{\partial e}(e_\lambda^{\text{MMEY}}) \geq 0. \tag{b}$$

By virtue of inequalities (a) and (b), we conclude that

$$\frac{\partial \mathbb{E}[\pi(t, e_\lambda^{\text{MMEY}})]}{\partial \lambda} \leq 0.$$

Proof of Proposition 3

We denote by V'_λ the first derivative of the objective function $V_\lambda(e)$:

$$V'_\lambda(e) = \sum_i p_i q_i K_i \exp\left(-\frac{q_i e}{r_i}\right)\left(1 - \frac{q_i}{r_i} e\right) - \lambda\, \sigma_c^2 e - \overline{c}. \tag{21}$$

From Assumption B, we know that the derivative of $V'_\lambda(e)$, which can be written

$$V''_\lambda(e) = -\sum_i p_i K_i \frac{q_i^2}{r_i} \exp\left(-\frac{q_i e}{r_i}\right)\left(2 - \frac{q_i}{r_i} e\right) - \lambda\, \sigma_c^2, \tag{22}$$

is negative on the effort range $[0, \max_i(e_i^{\text{MSY}})]$.

Let us now derive the expression of the sustainable risk aversion. Species i is not overexploited if $e_\lambda^{\text{MMEY}} \leq e_i^{\text{MSY}}$, that is if $V'_\lambda(e_i^{\text{MSY}}) \leq V'_\lambda(e_\lambda^{\text{MMEY}}) = 0$, as V'_λ is decreasing with respect to effort e. It follows :

$$\sum_j p_j h'_j(e_i^{\text{MSY}}) - \overline{c} \leq \lambda\, \sigma_c^2 e_i^{\text{MSY}}$$

where catch at equilibrium $h_j(e)$ is defined in equation (4). We deduce that

$$\lambda_{sus}(i) = \max\left(0, \frac{\sum_j p_j h'_j(e_i^{\text{MSY}}) - \overline{c}}{\sigma_c^2 e_i^{\text{MSY}}}\right).$$

Proof of Proposition 4

Species i is not economically overharvested whenever $e_\lambda^{\text{MMEY}} \leq e_i^{\text{MEY}}$. This condition is equivalent to $\sum_j p_j h'_j(e_i^{\text{MEY}}) - \overline{c} - \lambda\, \sigma_c^2 e_i^{\text{MEY}} \leq 0$ which holds true for sufficiently high values of risk aversion. As for Proposition 3, we thus have

$$\lambda_{eff}(i) = \max\left(0, \frac{\sum_j p_j h'_j(e_i^{\text{MEY}}) - \overline{c}}{\sigma_c^2 e_i^{\text{MEY}}}\right).$$

Proof of Proposition 5

We have

$$\frac{\partial h_i(e^*)}{\partial e} = q_i x_i (1 - \frac{q_i}{r_i} e) \geq 0 \iff e < e_i^{\text{MSY}}$$

Hence :

$$\frac{\partial h_i(e^*)}{\partial \lambda} = \frac{\partial h_i}{\partial e}(e^*) \frac{\partial e^*}{\partial \lambda} \leq 0 \text{ when } e^* \leq e_i^{\text{MSY}}$$

Moreover, whenever $\lambda \geq \lambda_{sus}$, from previous Proposition 3, for every species we have $e^* \leq e_i^{\text{MSY}}$. We conclude that the catches of all species decrease in that case of high risk aversion.

Proof of Proposition 6

Proof. The inverse Simpson index is defined by the following formula:

$$S = \frac{1}{\sum_i \gamma_i^2}.$$

As risk aversion reduces the optimal fishing effort, increasing risk aversion increases biodiversity if

$$\frac{\partial S}{\partial e} \leq 0$$

which is equivalent to

$$-2S^2 \sum_i \gamma_i \frac{\partial \gamma_i}{\partial e} \leq 0,$$

or

$$\sum_i \gamma_i \frac{\partial \gamma_i}{\partial e} \geq 0.$$

It turns out that

$$\sum_i \gamma_i \frac{\partial \gamma_i}{\partial e} = \sum_i \frac{x_i}{\sum_j x_j} \frac{x_i}{(\sum_j x_j)^2} \sum_j x_j \left(\frac{q_j}{r_j} - \frac{q_i}{r_i} \right).$$

Thus, defining the following function:

$$f_k : x \to \frac{x}{\sum_{i \neq k} \frac{q_i}{r_i} x_i + \frac{q_k}{r_k} x},$$

it follows :

$$\frac{\partial S}{\partial e} \leq 0 \iff \frac{\sum_i x_i^2}{\sum_j \frac{q_j}{r_j} x_j^2} \geq \frac{\sum_i x_i}{\sum_j \frac{q_j}{r_j} x_j} \iff \sum_i f_i(x_i^2) \geq \sum_i f_i(x_i).$$

Note that $\forall k,\ x \to f_k(x)$ is an increasing function:

$$f_k'(x) = \frac{\sum_{i \neq k} \frac{q_i}{r_i} x_i + \frac{q_k}{r_k} x - \frac{q_k}{r_k} x}{(\sum_i \frac{q_i}{r_i} x)^2} = \frac{\sum_{i \neq k} \frac{q_i}{r_i} x_i}{(\sum_i \frac{q_i}{r_i} x)^2} \geq 0.$$

Assuming that the biomass of every species is greater than 1 (otherwise, the stock of species is sufficiently low to consider the species as extinct), we have

$$\forall i, x_i \leq x_i^2 \Rightarrow \forall i, f_i(x_i) \leq f_i(x_i^2).$$

Summing among species leads to $\sum_i f_i(x_i^2) \geq \sum_i f_i(x_i)$ and thus $\partial S / \partial e \leq 0$, which implies that $\partial S / \partial \lambda \geq 0$. The Simpson index is therefore decreasing with effort and increasing with risk aversion. As the number of species is not affected by increasing efforts, the increased inverse Simpson index indicates an increased evenness in the repartition of species biomass.

A.2 Case study

Calibration of models

The theoretical values of catches are compared with the observed values $h^{obs}(t)$ for years 2004 to 2014. We used data on catch per year $h^{obs}(t)$ and catch rates $h^{obs}(t)/e^{obs}(t)$, which gave us yearly values of effort. We were then able to compute our theoretical monospecific harvest from fish $h_i = q_i e x_i = q_i e K_i \exp(-q_i e / r_i)$. The parameters (q_i, K_i, r_i) were estimated by minimizing the sum of squared differences between theoretical and observed values :

$$\min_{r_i, q_i, K_i \geq 0} ||h_i - h_i^{obs}||^2 = \min_{r_i, q_i, K_i \geq 0} \sum_{t=2004}^{2014} (h_i(t) - h_i^{obs}(t))^2.$$

We only selected species for which the residual sum of squares was smaller than 10 (see Table 2).

Table 2: Residual sum of squares of the selected species for the Gompertz model. Only species with residuals smaller than 10 were selected.

Species i	Abbreviations	Gompertz
Flathead	FLT	1.05
John Dory	DOJ	0.77
Ling	LIG	1.52
Mirror Dory	DOM	1.91
Morwong	MOW	0.78
Ocean Perch	RE1	0.5
Ribaldo	RBD	1.42
Silver Trevally	TRE	3.18

CHAPITRE V

Adaptive harvesting drives fishing down processes, regime shifts, and resilience changes in predator-prey systems

Soumis à la revue *American Naturalist*

Adaptive harvesting drives fishing down processes, regime shifts, and resilience changes in predator-prey systems

Eric Tromeur[1,2,a], Nicolas Loeuille[2,b]

[1] AgroParisTech, Univ Paris-Saclay, 16 rue Claude Bernard, 75231, Paris, France

[2] Sorbonne Université, Univ Paris Diderot, Univ Paris-Est Créteil, CNRS, INRA, IRD, Institute of Ecology and Environmental Sciences of Paris, iEES Paris, F-75252, Paris, France

[a] Email: eric.tromeur@agroparistech.fr

[b] Email: nicolas.loeuille@sorbonne-universite.fr

Corresponding author: Eric Tromeur, eric.tromeur@agroparistech.fr, +33644272248, Sorbonne Université, Institute of Ecology and Environmental Sciences of Paris, iEES Paris, F-75252, Paris, France

Abstract

Many world fisheries display a declining mean trophic level of catches. This "fishing down the food web" is often attributed to reduced densities of high-trophic-level species, reflecting changes in the structure of harvested food webs. However, this pattern can also result from a restructuring of the fishery, that shifts from a focus on depleted upper trophic levels to abundant lower trophic levels. In fact, we show here that fishing down the food web can emerge from the adaptive harvesting of a predator-prey community, where changes in fishing patterns are driven by the relative profitabilities of the harvested species. The shift from a predator- to a prey-focused fishing pattern can yield abrupt changes in the system, and cause sudden losses in species densities. Such regime shifts occur when the predator species is highly valuable relative to the prey, and if it exerts a strong top-down control on the lower trophic level. Moreover, we find that when the two species are jointly harvested, high adaptation speeds can reduce the resilience of fisheries. Our results therefore suggest that flexibility in harvesting strategies will not necessarily benefit fisheries but may actually harm their sustainability.

Keywords

Adaptive harvesting; fishing pattern; fishing down the food web; regime shift; resilience; social-ecological system

Introduction

Many world fisheries are experiencing a general pattern of reduced mean trophic level of catches, called "fishing down the food web" (Pauly et al. 1998). This phenomenon is generally attributed to reduced abundances of high-trophic-level species, and is therefore understood as a symptom of ecosystem overfishing (Essington et al. 2006). As a consequence, fishing down the food web is often interpreted as only reflecting changes in the structure of harvested food webs, and the mean trophic level is commonly used as a proxy for the state of marine ecosystems (Butchart et al. 2010).

However, fishing down the food web may not only follow from changes in species abundances (Essington et al. 2006; Branch et al. 2010; Wilen and Wilen 2012). Reduced trophic level of catches can also result from changes in fishing patterns, fishermen adaptively shifting from depleted upper-trophic-levels to abundant lower-trophic-levels. In fact, empirical data suggest that fishermen often act as adaptive foragers in ecosystems, optimizing the rate of encounter with the species they exploit (Begossi 1992; Bertrand et al. 2007; Poos and Rijnsdorp 2007), and regularly switching the species they fish to maximize profits (Acheson 1988; Sethi et al. 2010).

Adaptive harvesting can also result from the adaptive management of fisheries, built on a constant feedback between changes in ecosystem states and changes in management strategies (Holling 1978). Based on population abundances, management authorities change quota or effort limits, thereby altering the distribution of fishing efforts (Walters 1986). However, as such an adaptive management requires coordination and decision processes, changes in fishing patterns are expected to be slower at the level of management authorities than at the level of individual fishermen.

Empirical evidence supports the view that fishing down the food web results from adaptive changes in fishing patterns. In the Scotian Shelf fishery, the decline in the groundfish community produced a new fishery regime, dominated by shrimp and crab landings (Frank et

al. 2005). Likewise, in the Argentinean-Uruguayan common fishing zone, data suggest that the fishing effort has been redistributed from overexploited to more abundant species (Jaureguizar and Milessi 2008). Exploitation of Antarctic marine resources is also a remarkable case of an adaptive fishing down the food web: starting with Atlantic fur seals, the fishery moved on to baleen whales and then to fishes, to end up with the current krill-oriented fishery (Ainley and Pauly 2014).

Adaptive harvesting is likely to impact the resilience of fisheries by linking ecological and economic dynamics. Resilience is generally understood as the ability of an ecosystem to absorb changes and still persist (Holling 1973). Fishing activities have been shown to affect various measures of resilience. (Hsieh et al. 2006) found for instance that fishing increases the variability of fish abundances, while (Lade and Gross 2012) evidenced potential fisheries-induced regime shifts. (Tromeur and Loeuille 2017) also demonstrated how different fishing patterns affect the recovery speed of harvested trophic communities. If one considers the fisher as a predator, then adaptive harvesting in fisheries is expected to stabilize dynamics, as often does adaptive foraging of predators in food webs. Adaptive foraging indeed reallocates predation pressures on more abundant species, thereby creating a negative feedback that eventually stabilizes the system (Loeuille 2010*a*). As a result, high adaptation speeds improve the resilience of complex food webs, as shown in (Kondoh 2003).

In the present work, we assess the bioeconomic consequences of adaptively harvesting a trophic community. To this aim, we use an analytically tractable model of an adaptively harvested predator-prey community. We first investigate the effect of increasing total fishing effort on the fishing pattern. According to fishing down the food web theory, the fishing pattern is expected to shift towards prey as predators get depleted. We then examine the impact of adaptive harvesting on the resilience of the fishery. We investigate three aspects of resilience: the shape of the domain of attraction, the ability of returning to equilibrium following a pulse perturbation, and the speed of this return.

Model

We use a simple Lotka-Volterra predator-prey model, where both species are harvested:

$$\begin{cases} \dfrac{dN}{dt} &= rN\left(1-\dfrac{N}{K}\right)-\gamma NP-q_N e_N E_{tot} N \\ \dfrac{dP}{dt} &= \mu\gamma NP-mP-q_P e_P E_{tot} P \end{cases}, \tag{1}$$

where N is prey density, P predator density, r the prey growth rate, K the prey carrying capacity, γ the predator attack rate, μ the prey-to-predator conversion efficiency, m the predator mortality, q_N and q_P the prey and predator catchabilities, and E_{tot} the total fishing effort. Fishermen can harvest both prey and predator, which is characteristic of intra-guild predation (see for instance Křivan and Schmitz (2003)). Considering a single fishing vessel, the effort may represent the number of hours spent at sea, while considering the entire fishing fleet, the effort may represent the number of active fishing vessels. The share of effort allocated to prey e_N varies following the equation:

$$\frac{de_N}{dt} = G E_{tot} e_N (1-e_N)\left[(p_N q_N N-c_N)-(p_P q_P P-c_P)\right] \tag{2}$$

where p_N and p_P are the prices of prey and predators, and c_N and c_P are the per-unit-effort costs of harvesting prey and predators. The share of effort allocated to predator is then $e_P=1-e_N$. These effort shares can represent the proportion of time spent using a prey- or predator-specific gear, or the proportion of vessels that specifically harvest prey or predators. Following Equation (2), the share of prey effort increases if the marginal utility of harvesting the prey is higher than the marginal utility of harvesting the predator.

Equation (2) derives from replicator dynamics, which is commonly used in economics (Noailly et al. 2003), as well as in ecology and evolution (Page and Nowak 2002). It has

notably been used to describe the adaptive foraging of predators in food webs (Valdovinos et al. 2010), and of pollinators in mutualistic networks (Valdovinos et al. 2016).

Results

Fishing patterns emerging from adaptive harvesting

Three equilibrium fishing patterns emerge: a predator-focused, a prey-focused and a mixed fishing pattern. These stable equilibria are illustrated in Figure 1. The predator-focused equilibrium can be written as follows:

$$N^* = \frac{m + q_P E_{tot}}{\mu\gamma}$$

$$P^* = \frac{r}{\gamma}\left(1 - \frac{N^*}{K}\right) \tag{3}$$

$$e_N^* = 0$$

It is stable provided $p_P q_P P^* - c_P > p_N q_N N^* - c_N$, which means that the marginal utility of harvesting the predator is higher than the marginal utility of harvesting the prey at equilibrium. Increasing fishing effort reduces predator density, and thereby enhances prey density. As a result, increasing fishing pressure improves the marginal utility of harvesting the prey, eventually destabilizing the predator-focused equilibrium (see Appendix S1 in the Supporting Information for detailed analytical calculations).

The prey-focused equilibrium can be written as follows:

$$N^* = \frac{m}{\mu\gamma}$$

$$P^* = \frac{1}{\gamma}\left[r\left(1 - \frac{m}{\mu\gamma K}\right) - q_N E_{tot}\right] \tag{4}$$

$$e_N^* = 1$$

It is stable provided $p_P q_P P^* - c_P < p_N q_N N^* - c_N$, which means that the marginal utility of harvesting the prey is higher than the marginal utility of harvesting the predator. Here

increasing fishing effort on prey does not affect prey density, but it yields an indirect negative effect on predator density. Higher fishing pressure thus maintains the prey-focused fishing pattern, until the predator goes extinct (see Appendix S1). Therefore, as increased efforts eventually destabilize the predator-focused equilibrium (3) while maintaining the prey-focused equilibrium (4), we get that "fishing down the web" naturally emerges from adaptive harvesting in our system (see next section for an illustration of this result).

The mixed harvest equilibrium can be written as follows:

$$N^* = \frac{m + q_P\left(1 - e_N^*\right)E_{tot}}{\mu\gamma}$$

$$P^* = \frac{p_N q_N N^* + c_P - c_N}{p_P q_P} \tag{5}$$

$$e_N^* = \frac{1}{q_N E_{tot}}\left[r\left(1 - \frac{N^*}{K}\right) - \gamma P^*\right]$$

In this equilibrium the two species are simultaneously harvested because the marginal utility of harvesting the prey is equal to the marginal utility of harvesting the predator: $p_P q_P P^* - c_P = p_N q_N N^* - c_N$. The complete expression of the equilibrium is given in the Appendix. This mixed fishing pattern is stable provided

$$\frac{q_P}{q_N} > \frac{\gamma K}{r}\left(\mu - \frac{p_N}{p_P}\right) \tag{6}$$

This condition is dependent on ecological, economic and technical parameters. It holds whenever the price of the prey is large enough relative to the price of the predator modulated by the conversion efficiency ($p_N > \mu p_P$). In particular, if the prey price is larger than the predator price (which is expected to be rare), this stability condition always holds. Stability is also favored by a high predator-to-prey catchability ratio (q_P / q_N), as well as by a low attack rate of the predator (γ), relative to the intraspecific competition rate of the prey (r/K). Therefore, the equilibrium is more likely to be stable when prey species are controlled by competition rather than by predation (i.e., in bottom-up controlled systems).

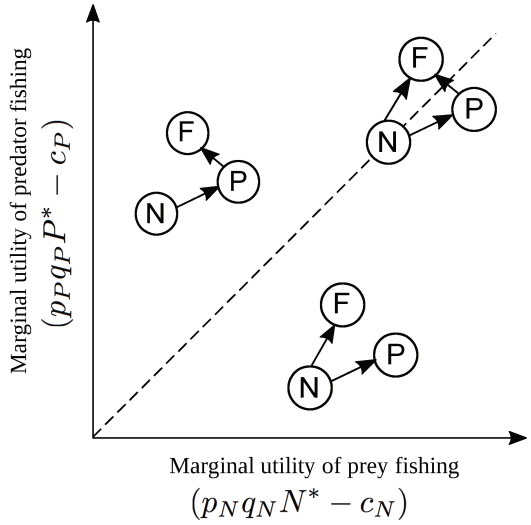


Figure 1: Illustration of the different fishing patterns that emerge from adaptive harvesting. Fishermen are described by the letter F, prey by N and predators by P. If the marginal utility of harvesting the predator is larger than the marginal utility of harvesting the prey, then the harvest is focused on predators. If it is smaller, then the harvest is focused on prey. If the marginal utilities of harvesting prey and predators are equal, then the fishing effort is shared between the two species.

Influence of fishing effort on fishing patterns

The equilibrium fishing pattern depends on the the total fishing effort. As illustrated in Figure 2 (and analytically shown in the Appendix), the fishing pattern shifts from a predator-focused harvest to a prey-focused harvest with increasing fishing efforts. In between, a stable mixed harvest of predator and prey can be reached when condition (6) holds (Fig. 2a). In this case, the effort below which the predator-focused equilibrium is stable (E_{stab}^{PH} , see definition in Appendix S1) is lower than the effort above which the prey-focused equilibrium is stable (E_{stab}^{NH} , see definition in Appendix S1). Between these two efforts, a stable mixed harvest of prey and predator is reached. The progressive shift from a predator-focused to a prey-focused

fishing pattern leads to a general reduction in predator density (Fig. 2c). However the shift towards a prey-focused harvest maintains predator populations at higher fishing efforts compared to scenarios in which harvest would remain focused on the predator. An adaptive harvest therefore allows the community to sustain higher fishing pressures than a fixed predator-focused harvest.

Sudden regime shifts between the predator- and the prey-focused equilibria occur whenever condition (6) does not hold. Then, the effort below which the predator-focused system is stable (E_{stab}^{PH}) is larger than the effort above which the prey-focused system is stable (E_{stab}^{NH}). In between, the predator- and the prey-focused equilibria are simultaneously stable, while the mixed harvest equilibrium is unstable (see Fig. 2b). This bistable system is characterized by a phenomenon called *hysteresis*: starting from a predator-focused system, increasing the fishing effort (arrow (1) in Fig. 2b) leads to a regime shift towards a prey-focused system when the effort reaches E_{stab}^{PH} (arrow (2) in Fig. 2b). This sudden shift induces severe losses in both prey and predator densities (Fig. 2d). To recover higher prey and predator densities, managers would have to reduce the fishing effort to E_{stab}^{NH} (arrows (3) and (4) in Fig 2b).

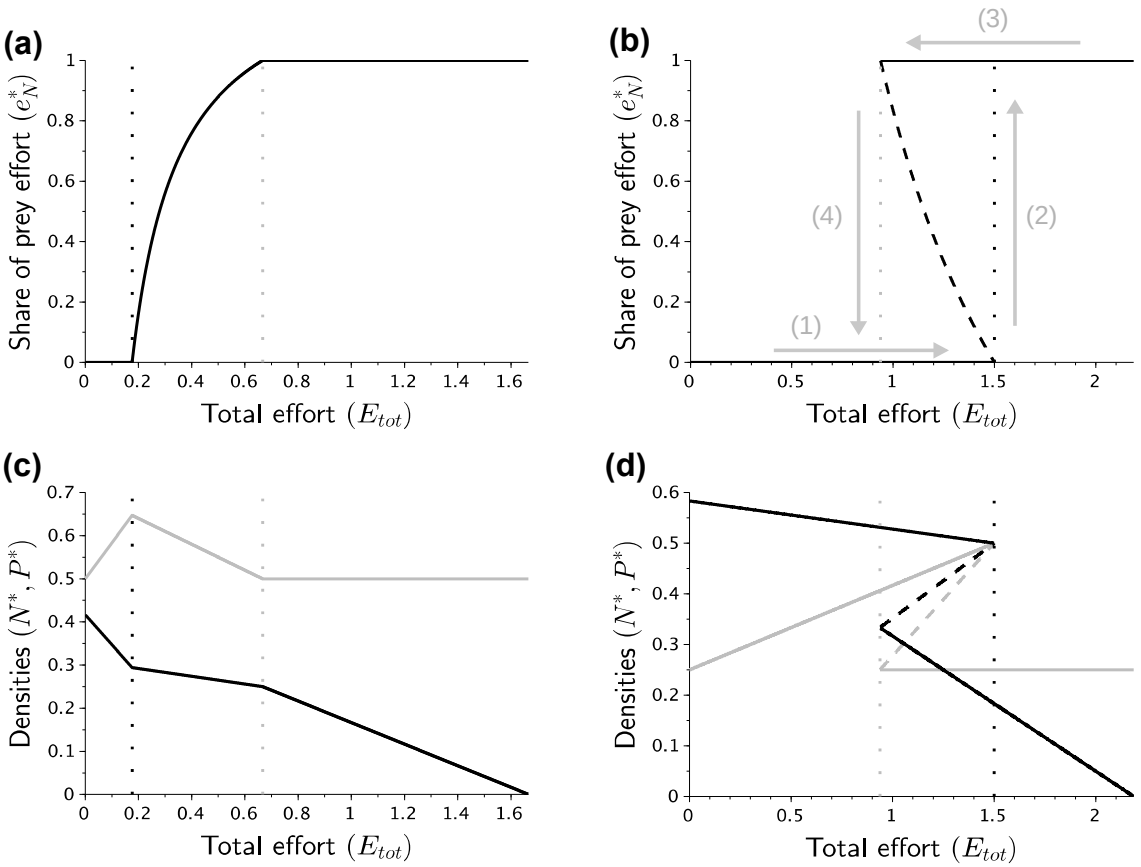


Figure 2: Share of prey effort (a,b) and equilibrium densities (c,d) for increasing fishing efforts. When condition (6) is verified (a,c), the mixed equilibrium is stable, and when it is not verified (b,d), the system exhibits alternative stable states. (c,d) gray line: prey density; black line: predator density. Dotted lines represent E_{stab}^{PH} (black dotted line) and E_{stab}^{NH} (gray dotted line). Dashed lines indicate unstable equilibria. Parameters in (a,c): $r=1$, $K=1$, $m=0.3$, $\mu=0.5$, $\gamma=1.2$, $q_N=0.3$, $q_P=0.5$, $p_N=1$, $p_P=2$, $c_N=0.1$, $c_P=0.2$. Parameters in (b,d): same as (a,c) except $K=2$, $\mu=0.8$, $\gamma=1.5$, $q_N=0.4$, $q_P=0.2$ and $p_P=3$.

Understanding sudden regime shifts

To better understand the mechanism behind these regime shift dynamics, we study the different feedback loops that stabilize or destabilize our system. To do this we consider the non-diagonal elements of the Jacobian matrix of the system (see Appendix S1), which contains partial derivatives of our model, evaluated at the equilibrium. It informs us about the

sign of the relationship between two variables, and about the parameters that are involved in this relationship. We show in Figure 3 the relationships between prey density, predator density, and share of prey effort. We also indicate the parameters involved both in the strength of the interaction and in stability condition (6).

Two loops are involved: the first one entails one negative feedback and is therefore stabilizing (gray lines); the second loop creates a global positive feedback and is therefore destabilizing (dashed black lines). Suppose that there is an increase in the share of effort allocated to prey harvesting. Following the gray loop, this reduces the fishing pressure on predators, as modulated by catchability q_P, therefore increasing predator density. This leads to increased top-down controls, mediated by attack rate γ, thus reducing prey density. This decreases the profitability of prey harvesting, as constrained by parameters p_N and q_N, thereby reducing the share of prey harvest. This first loop is therefore stabilizing. But following the black loop, the increase in the share of prey effort enhances the fishing pressure on prey, modulated by catchability q_N, thereby decreasing prey density. This induces a negative bottom-up effect mediated by parameters μ and γ, that reduces predator density. This decreases the profitability of predator harvesting, as constrained by parameters p_P and q_P, thus further increasing the share of prey harvest. This second loop is therefore destabilizing.

The relative influence of the stabilizing or of the destabilizing loop is dependent on the value of parameters involved in condition (6), that determine the stability of the mixed harvest equilibrium. For instance, a low predator price and a high prey price favor the stabilizing loop. On the contrary, a high conversion efficiency favors the destabilizing loop. The roles of the other parameters involved in condition (6) are dependent on the value of $\left(\mu - p_N / p_P\right)$, which explains why they are involved in both stabilizing and destabilizing loops. For instance, increasing conversion efficiency μ promotes the stabilizing effect of predator catchability

q_P , while increasing the prey-to-predator price ratio p_N/p_P enhances the destabilizing effect of predator catchability.

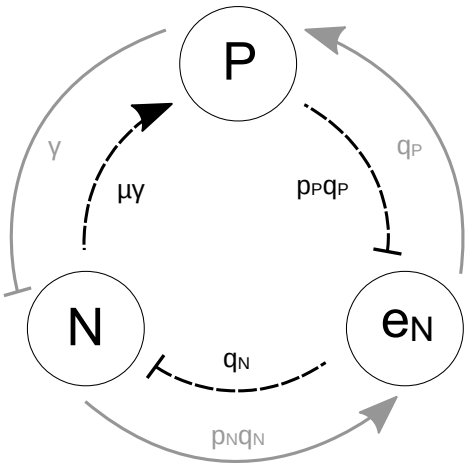


Figure 3: Illustration of the relationships between predator density, prey density and share of prey effort. Arrows indicate positive relationships, while bars indicate negative relationships. Gray lines form the stabilizing loop, and black dashed lines form the destabilizing loop.

Influence of adaptation speed on resilience

Adaptation speed G constrains the resilience of the system. Let us assume that condition (6) holds, which implies that a mixed harvest is possible. Resilience can then be measured by the return time to equilibrium after a perturbation (i.e., an assumed small change in either populations), small return times indicating high levels of resilience. To obtain this measure of resilience, we compute from the Jacobian matrix (see Appendix S1) the eigenvalue with the largest real part λ_m . The return time to equilibrium after a small perturbation is then $\tau = -1/\mathrm{Re}(\lambda_m)$ (Pimm and Lawton 1978; Loeuille 2010*b*).

As illustrated in Figure 4a, increasing the pace of adaptation is first stabilizing in a predator- and in a prey-focused fishery until resilience reaches a plateau. This pattern can also be inferred from the analytical expressions of the eigenvalues (see Appendix S1). In a mixed fishery, while low to intermediate adaptation speeds stabilize the system, higher adaptation

rates turn out to be destabilizing. Because local stability (return time to equilibrium) is only one aspect of resilience, we also study how adaptation speeds affect population variability. We do so by modifying our model to include a Holling type II functional response, thereby allowing population cycles to occur under some conditions. The model is then expressed as:

$$\begin{cases} \dfrac{dN}{dt} &= rN\left(1-\dfrac{N}{K}\right)-\dfrac{\gamma NP}{N+N_0}-q_N e_N EN \\ \dfrac{dP}{dt} &= \mu\dfrac{\gamma NP}{N+N_0}-mP-q_P e_P EP \\ \dfrac{d e_N}{dt} &= G\,E_{tot}\,e_N\left(1-e_N\right)\left[\left(p_N q_N N-c_N\right)-\left(p_P q_P P-c_P\right)\right] \end{cases} \tag{7}$$

where N_0 is the prey density at which the predator's attack rate reaches half of its maximum. As analytical work is made difficult by the non-linear functional response, we rely on numerical simulations. For different values of adaptation speed, we run 50000 time steps. We choose parameters so as to be in a mixed harvest situation, where $0<e_N^*<1$. Results are shown in Fig. 4b. For low adaptation rates, the system is stable and does not oscillate. But higher adaptation rates induce oscillations, with growing amplitude. In addition to increasing the return time to equilibrium, high adaptation speeds therefore drive the system into an unstable oscillating state. In Appendix S2, we show that the negative impact of adaptation speed on stability is robust to changes in parameters.

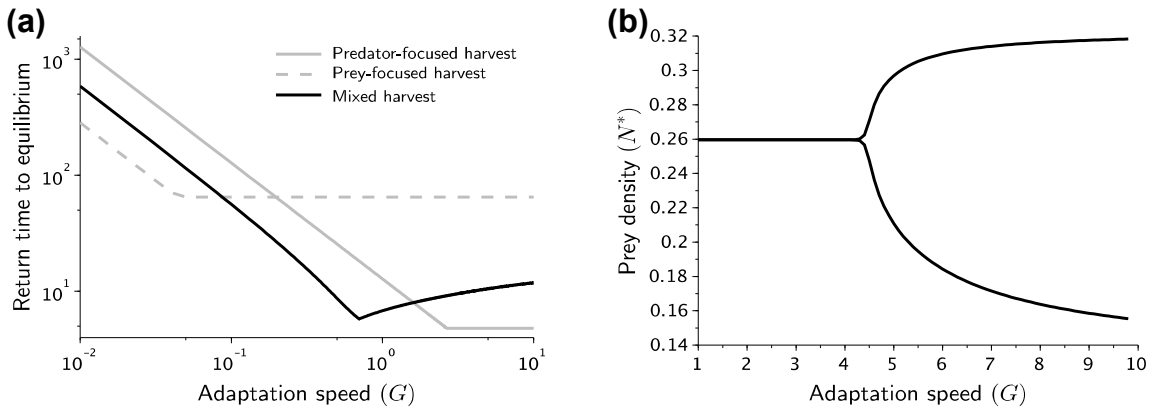


Figure 4: Influence of adaptation speed on stability. (a) Relationship between return time to equilibrium and adaptation speed in the predator-focused ($E_{tot}=0.3$), the prey-focused ($E_{tot}=2.7$) and the mixed equilibrium ($E_{tot}=1$). Parameters: $r=1$, $K=1$, $m=0.1$, $\mu=0.5$, $\gamma=1.2$, $q_N=0.3$, $q_P=0.5$, $p_N=1$, $p_P=2$, $c_N=0.1$, $c_P=0.2$. (b) Minimum and maximum prey densities for increasing adaptation speeds in a Rosenzweig-MacArthur model at the mixed equilibrium. Parameters: same as (a), except $K=1.5$, $m=0.2$, $N_0=0.4$, $E_{tot}=1.75$.

Discussion

This study highlights the relevance of integrating economic-ecological feedbacks to better understand the structure and dynamics of fisheries. We first show how adaptive harvesting changes fishing patterns, leading to fishing down the food web transitions. We then find that harvesting dynamics affects stability in several ways: it can trigger catastrophic regime shifts in fishing patterns, and it has constrasted effects on the resilience of fisheries and on population variability.

Our results suggest that fishing down the food web can directly result from feedbacks between ecological and economic dynamics. This view is already contained in the early formulations of the fishing down the food web theory. (Pauly et al. 1998) define this as a gradual transition in landings from upper- to lower-trophic-levels, with simultaneous

decreases in abundances, and changes in fishing patterns. However, as pointed out by (Essington et al. 2006), subsequent studies mainly interpreted fishing down the food web as resulting only from overfishing and changes in ecosystem structure. Accounting for economic dynamics and adaptive choice could thus help to understand and manage fisheries affected by this process.

Theoretical and empirical studies support the view that fishing down the food web emerges from feedbacks between changing fish abundances and adaptive fishing patterns. (Branch et al. 2010) found for instance that adaptive fishing patterns based on stock availability reduce the mean trophic level of catches in "Ecopath with Ecosim" models. (Andersen et al. 2015) also showed using a size-spectrum model of a harvested trophic community that increasing the global fishing pressure leads to a gradual re-allocation of effort from big predatory fish to medium and small prey fish. Likewise, (Wilen and Wilen 2012) found that if top predators in a food chain model have high values, then profit-driven effort dynamics first imply a focus on the top trophic level, followed by an increase in efforts targeting lower trophic levels. This result has been similarly obtained with an age-structured model of a food chain where harvesters can switch targets (Wiedenmann et al. 2016). Furthermore, as stated in the Introduction, empirical case studies suggest shifts in target from upper- to lower-trophic-levels in various fisheries. For instance, in the Scotian Shelf fishery, (Frank et al. 2005) noticed that reduced predatory groundfish abundance "has produced a new fishery regime in which the (...) monetary value of the combined shrimp and crab landings now far exceed that of the groundfish fishery it replaced". However, precise empirical investigations of this ecological-economic feedback are lacking.

This result of changing fishing patterns also echoes findings from studies of adaptive foraging in natural communities. In particular, (Křivan and Schmitz 2003) found that adaptive foraging by a predator on a consumer-resource community could affect the topology of the food web. They show that at low densities, the top predator focuses on the consumer, at higher

densities it focuses on the resource, and at intermediate densities it predates on both consumer and resource. This result is very similar to the relationship we find between the total fishing effort and the fishing pattern. The main difference is that while natural predators are expected to maximize energy inputs, in our model fishermen's behavior aims at maximizing profits. Moreover, our model allows to account for changes in adaptation speeds. while in (Krivan & Schmitz, 2003) adaptation is instantaneous.

While our expectation was that adaptive foraging would stabilize the system (Kondoh 2003; Loeuille 2010*a*), we show that it can also induce abrupt regime shifts. As pointed out in (Lade et al. 2013), social-ecological feedbacks may lead to regime shifts and bistability, while similar uncoupled systems do not. Using a harvested predator-prey model, (Horan et al. 2011) also found that modifying the feedback response between populations and management alters the stability lanscape of the system. However, many studies on fisheries-induced regime shifts focus on ecological drivers and on the ecological consequences of these shifts (Conversi et al. 2014). Reconsidering the role of human dynamics in triggering regime shifts in marine food webs could thus help to understand and prevent such phenomena.

Our investigation suggests that large top-down effects vs. bottom-up effects favor regime shifts. Such conditions lead to large increases in prey density with mounting fishing pressures, that favor a sudden shift towards prey fishing when predator profitability becomes too small. It also echoes studies stressing the importance of top-down forcing for triggering regime shifts in marine food webs (Pershing et al. 2014). Moreover, we find that the possibility of a social-ecological regime shift is dependent on the relative intensity of a stabilizing and a destabilizing feedback loop between prey and predator densities and the share of prey harvest. The dominance of one loop over the other relies on ecological (conversion efficiencies, predation...), economic (prices) and technical parameters (catchabilities). For instance, high conversion efficiencies promote the destabilizing loop, while a high prey-to-predator price ratio enhances the stabilizing loop. This stresses the joint

influence of ecological and economic drivers in triggering regime shifts, as pointed out in (Lade et al. 2015).

Understanding the various drivers of such social-ecological regime shifts is of major importance for managers. In particular, our results suggest that providing high prices to upper-trophic-levels and low prices to lower-trophic-levels increases the probability of entering a social-ecological regime shift. This can be understood as follows: if upper-trophic-levels display high prices, then fishermen have an incentive to focus on upper-trophic-levels until these become too depleted, then triggering a sudden shift towards lower-trophic-levels. Investigation of regime shifts in marine ecosystems could therefore benefit from the integration of economic variables, such as prices or costs of the harvested species.

Regime shifts may however be difficult to detect and manage. If adaptation is slow, the shift from a predator-focused to a prey-focused fishery (arrow (2) in Fig. 2b) can be long. Moreover, because of hysteresis, coming back to the initial predator-focused state (arrow (4) in Fig. 2b) implies harsh reductions in the total fishing effort. This also requires reductions in prey fishing pressure, at the expense of fishermen that specialized on this prey. For instance on the Scotian Shelf, the collapse of cod and the related increase in shrimps and crabs induced a new fishing pattern, associated with an increase in the price of these macroinvertebrates (Frank et al. 2005). Moving back to a predator-focused fishery could then come at a cost for these fishermen and reduce the total profits earned from the fishery.

Preserving the resilience of fisheries is both an ecological and economic concern, as it helps the recovery of harvested food webs, and as it insures fishermen against potential losses in yield and profits (Baumgärtner and Strunz 2014). Resilience is however a multifaceted concept, that requires diversified measures (Donohue et al. 2016). As discussed above, we examined the impact of adaptive harvesting on the domain of attraction of the system, and we evidenced potential regime shifts that could constrain predator populations to low abundances. While adaptation speed can accelerate the transition from an attractor to another,

it does not modify the domain of attraction of the system. On the contrary, (Kramer 2008) showed with a model of an adaptively harvested reef ecosystem, that the basin of attraction of a coral-dominated state is larger when adaptation speed is high, therefore preventing the shift towards an undesired algae-dominated state. We further investigated the impact of adaptation speed on other aspects of resilience, namely the ability of a system to recover from a perturbation or to vary indefinitely, and the speed of this recovery.

In a prey- and a predator-focused equilibrium, adaptation speed is always stabilizing, as it reduces return times to equilibrium. In a mixed fishery, only low adaptation speeds are stabilizing. Likewise, it has been shown with a predator-prey model where fishermen can switch the species they harvest (but cannot harvest the two species simultaneously), that the speed of convergence is higher and that oscillations are reduced when the switching time approaches zero (Bischi et al. 2013). It is also coherent with adaptive foraging studies showing that predator's adaptation speed increases the resilience of food webs (Kondoh 2003).

High adaptation speeds however reduce the resilience of mixed fisheries, which contradicts our initial expectation of a stabilizing adaptive foraging. We find that high adaptation speeds increase the return time to equilibrium in a linear predator-prey system, and increase population variability by inducing oscillations in a non-linear predator-prey model. In the latter case, the amplitude of oscillations increases with adaptation speed. Likewise, (Kramer 2008) showed that a theoretical harvested reef ecosystem displays larger variations with high adaptation speeds. (Bischi et al. 2013) also showed with a harvested predator-prey model that fast switching from predator to prey induces oscillatory behaviors. Similarly, using an age-structured food chain model, (Wiedenmann et al. 2016) found that biomass, catches and profits are more variable when fishermen adaptively switch their target.

Social-ecological resilience therefore depends on how fast fishermen or management authorities react to changes in relative abundances and profits. At the scale of individual

fishermen, following (Noailly et al. 2003), as agents imitate the most successful strategy, adaptation speed may depend on the diffusion of information between fishermen, and therefore on the social context of the fishery. Adaptation speed may however be slowed by economic costs (Noailly et al. 2003). Changing gears can incur high costs for fishermen, thus implying some inertia. Therefore, at the scale of management authorities, subsidizing fishermen communities could be used to modulate adaptation speed, and potentially stabilize the social-ecological system. Likewise, at large scales, regulatory or logistic constraints can reduce adaptation speed (Bischi et al. 2013). In particular, if the decision of effort allocation is taken by a management authority, delays inherent to collective and consensus decision-making can impair the ability of the system to adapt and therefore slow down adaptation.

Harvesting strategies and policies rely on frequent population census and profitability assessments, and are thus adaptive. Including such adaptive dynamics in management models and plans is critical to achieve a sound management of multispecies fisheries. In particular, our results suggest that such adaptation may severely constrain different aspects of fisheries resilience. We therefore suggest that considering adaptive economic behaviors is a key step towards the implementation of an ecosystem-based fisheries management (Pikitch et al. 2004).

References

Acheson, J. M. 1988. Patterns of gear changes in the Maine fishing industry: Some implications for management. Marine Anthropological Studies 1:49–65.

Ainley, D. G., and D. Pauly. 2014. Fishing down the food web of the Antarctic continental shelf and slope. Polar Record 50:92–107.

Andersen, K. H., K. Brander, and L. Ravn-Jonsen. 2015. Trade-offs between objectives for ecosystem management of fisheries. Ecological Applications 25:1390–1396.

Baumgärtner, S., and S. Strunz. 2014. The economic insurance value of ecosystem resilience. Ecological Economics 101:21–32.

Begossi, A. 1992. The use of optimal foraging theory in the understanding of fishing strategies: A case from Sepetiba Bay (Rio de Janeiro State, Brazil). Human Ecology 20:463–475.

Bertrand, S., A. Bertrand, R. Guevara-Carrasco, and F. Gerlotto. 2007. Scale-invariant movements of fishermen: the same foraging strategy as natural predators. Ecological Applications 17:331–337.

Bischi, G.-I., F. Lamantia, and D. Radi. 2013. A prey–predator fishery model with endogenous switching of harvesting strategy. Applied Mathematics and Computation 219:10123–10142.

Branch, T. A., R. Watson, E. A. Fulton, S. Jennings, C. R. McGilliard, G. T. Pablico, D. Ricard, et al. 2010. The trophic fingerprint of marine fisheries. Nature 468:431–435.

Butchart, S. H. M., M. Walpole, B. Collen, A. van Strien, J. P. W. Scharlemann, R. E. A. Almond, J. E. M. Baillie, et al. 2010. Global biodiversity: Indicators of recent declines. Science 328:1164–1168.

Conversi, A., V. Dakos, A. Gardmark, S. Ling, C. Folke, P. J. Mumby, C. Greene, et al. 2014. A holistic view of marine regime shifts. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 370.

Donohue, I., H. Hillebrand, J. M. Montoya, O. L. Petchey, S. L. Pimm, M. S. Fowler, K. Healy, et al. 2016. Navigating the complexity of ecological stability. (F. Adler, ed.)Ecology Letters 19:1172–1185.

Essington, T. E., A. H. Beaudreau, and J. Wiedenmann. 2006. Fishing through marine food webs. Proceedings of the National Academy of Sciences 103:3171–3175.

Frank, K. T., B. Petrie, J. S. Choi, and W. C. Leggett. 2005. Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. Science 308:1621–1623.

Gross, T., L. Rudolf, S. A. Levin, and U. Dieckmann. 2009. Generalized models reveal stabilizing factors in food webs. Science 325:747–750.

Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. Annual Review of Ecology and Systematics 4:1–23.

———. 1978. Adaptive environmental assessment and management. International Series on Applied Systems Analysis. International Institute for Applied Systems Analysis.

Horan, R. D., E. P. Fenichel, K. L. S. Drury, and D. M. Lodge. 2011. Managing ecological thresholds in coupled environmental-human systems. Proceedings of the National Academy of Sciences 108:7333–7338.

Hsieh, C., C. S. Reiss, J. R. Hunter, J. R. Beddington, R. M. May, and G. Sugihara. 2006. Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. Nature 443:859–862.

Jaureguizar, A. J., and A. C. Milessi. 2008. Assessing the sources of the fishing down marine food web process in the Argentinean-Uruguayan Common Fishing Zone. Scientia Marina 72:25–36.

Kondoh, M. 2003. Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability. Science 299:1388–1391.

Kramer, D. B. 2008. Adaptive harvesting in a multiple-species coral-reef food web. Ecology and Society 13.

Křivan, V., and O. J. Schmitz. 2003. Adaptive foraging and flexible food web topology. Evolutionary Ecology 5:623–652.

Lade, S. J., and T. Gross. 2012. Early warning signals for critical transitions: A generalized modeling approach. PLoS Computational Biology 8.

Lade, S. J., S. Niiranen, J. Hentati-Sundberg, T. Blenckner, W. J. Boonstra, and K. Orach. 2015. An empirical model of the Baltic Sea reveals the importance of social dynamics for ecological regime shifts. Proceedings of the National Academy of Sciences.

Lade, S. J., A. Tavoni, S. A. Levin, and M. Schlüter. 2013. Regime shifts in a social-ecological system. Theoretical Ecology 6:359–372.

Loeuille, N. 2010*a*. Consequences of adaptive foraging in diverse communities. Functional Ecology 24:18–27.

———. 2010*b*. Influence of evolution on the stability of ecological communities. Ecology Letters 13:1536–1545.

Noailly, J., J. C. J. M. van den Bergh, and C. A. Withagen. 2003. Evolution of harvesting strategies: replicator and resource dynamics. Journal of Evolutionary Economics 13:183–200.

Page, K. M., and M. A. Nowak. 2002. Unifying evolutionary dynamics. Journal of Theoretical Biology 219:93–98.

Pauly, D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese, and F. Torres Jr. 1998. Fishing down marine food webs. Science 279:860–863.

Pershing, A. J., K. E. Mills, N. R. Record, K. Stamieszkin, K. V. Wurtzell, C. J. Byron, D. Fitzpatrick, et al. 2014. Evaluating trophic cascades as drivers of regime shifts in different ocean ecosystems. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 370:20130265–20130265.

Pikitch, E. K., C. Santora, E. A. Babcock, A. Bakun, R. Bonfil, D. O. Conover, P. Dayton, et al. 2004. Ecosystem-based fishery management. Science 305:346–347.

Pimm, S. L., and J. H. Lawton. 1978. On feeding on more than one trophic level. Nature 275:542–544.

Poos, J.-J., and A. D. Rijnsdorp. 2007. An "experiment" on effort allocation of fishing vessels: the role of interference competition and area specialization. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 64:304–313.

Rosenzweig, M. L. 1971. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. Science 171:385–387.

Sethi, S. A., T. A. Branch, and R. Watson. 2010. Global fishery development patterns are driven by profit but not trophic level. Proceedings of the National Academy of Sciences 107:12163–12167.

Tromeur, E., and N. Loeuille. 2017. Balancing yield with resilience and conservation objectives in harvested predator-prey communities. Oikos 126:1780–1789.

Valdovinos, F. S., B. J. Brosi, H. M. Briggs, P. Moisset de Espanés, R. Ramos-Jiliberto, and N. D. Martinez. 2016. Niche partitioning due to adaptive foraging reverses effects of nestedness and connectance on pollination network stability. (J. Chase, ed.)Ecology Letters 19:1277–1286.

Valdovinos, F. S., R. Ramos-Jiliberto, L. Garay-Narváez, P. Urbani, and J. A. Dunne. 2010. Consequences of adaptive behaviour for the structure and dynamics of food webs. Ecology Letters 13:1546–1559.

Walters, C. 1986. Adaptive management of renewable resources. (I. I. for A. S. Analysis, ed.). Macmillan Publishing Company, New York.

Wiedenmann, J., J. Wilen, P. Levin, M. Plummer, and M. Mangel. 2016. A framework for exploring the role of bioeconomics on observed fishing patterns and ecosystem dynamics. Coastal Management 44:529–546.

Wilen, C. D., and J. E. Wilen. 2012. Fishing down the food chain revisited: Modeling exploited trophic systems. Ecological Economics 79:80–88.

Supporting Information

Appendix S1: Analytical calculations

We here describe the three possible equilibria where predator and prey coexist, with their associated feasibility and stability conditions. The expressions of these equilibria can be found in the following table:

Table S1: Description of the three considered equilibria.

Predator harvest (PH)	Prey harvest (NH)	Mixed harvest (MH)
$N^*=\frac{m+q_P E_{tot}}{\mu\gamma}$	$N^*=\frac{m}{\mu\gamma}$	$N^*=\frac{m+q_P\left(1-e_N^*\right)E_{tot}}{\mu\gamma}$
$P^*=\frac{r}{\gamma}\left(1-\frac{N^*}{K}\right)$	$P^*=\frac{1}{\gamma}\left[r\left(1-\frac{m}{\mu\gamma K}\right)-q_N E_{tot}\right]$	$P^*=\frac{p_N q_N N^*+c_P-c_N}{p_P q_P}$
$e_N^*=0$	$e_N^*=1$	$e_N^*=\frac{1}{q_N E_{tot}}\left[r\left(1-\frac{N^*}{K}\right)-\gamma P^*\right]$

An equilibrium is feasible for parameter sets that ensure that prey and predator densities are positive. The mixed equilibrium is characterized by a supplementary feasibility condition, namely that the share of prey effort is between 0 and 1. We further assume that coexistence of prey and predator in the unharvested system is warranted, which implies that $m<\mu\gamma K$. The local stability of the system can be assessed by computing the eigenvalues of the Jacobian of the system at equilibrium. The general formulation of this Jacobian is:

$$J^*=\begin{pmatrix} \frac{-rN^*}{K} & -\gamma N^* & -q_N E_{tot} N^* \\ \mu\gamma P^* & 0 & q_P E_{tot} P^* \\ G E_{tot} e_N^*\left(1-e_N^*\right) p_N q_N & -G E_{tot} e_N^*\left(1-e_N^*\right) p_P q_P & G E_{tot}\left[\left(p_N q_N N^*-c_N\right)-\left(p_P q_P P^*-c_P\right)\right] \end{pmatrix} \quad (8)$$

1. Predator-focused harvest (PH)

1.1. Feasibility conditions

Prey density N^* is always positive and increases with the fishing effort. Predator density P^* is positive when

$$E_{tot} < E_{ext}^{PH} = \frac{1}{q_P}(\mu\gamma K - m), \tag{9}$$

and it decreases with the fishing effort. The effort below which the predator-focused harvest is feasible is denoted E_{ext}^{PH}.

1.2. Stability conditions

The eigenvalues of the system can be written:

$$\lambda_1 = \frac{-r N^*}{K}$$

$$\lambda_2 = -\mu \gamma^2 N^* P^* \tag{10}$$

$$\lambda_3 = G E_{tot}\left[\left(p_N q_N N^* - c_N\right) - \left(p_P q_P P^* - c_P\right)\right]$$

Eigenvalues λ_1 and λ_2 are negative if the feasibility conditions are fulfilled. The third eigenvalue λ_3 is negative as long as $p_P q_P P^* - c_P > p_N q_N N^* - c_N$. This translates into the following condition:

$$E_{tot} < E_{stab}^{PH} = \frac{\gamma K\left[\mu\gamma\left(c_N - c_P\right) - m\, p_N q_N\right] + r\, p_P q_P\left(\mu\gamma K - m\right)}{q_P\left[\gamma K\, p_N q_N + r\, p_P q_P\right]}, \tag{11}$$

where the effort below which the predator-focused harvest is stable is denoted E_{stab}^{PH}. All feasible states are not stable if $E_{ext}^{PH} > E_{stab}^{PH}$, which translates into the following condition:

$$\frac{c_N - c_P}{p_N q_N} < K \tag{12}$$

This condition always holds if the cost of harvesting the prey is smaller than the cost of harvesting the predator ($c_N < c_P$).

2. Prey-focused harvest (NH)

2.1. Feasibility conditions

Prey density N^* is always positive. Predator density P^* is positive when

$$E_{tot} < E_{ext}^{NH} = \frac{r}{q_N}\left(1 - \frac{m}{\mu\gamma K}\right), \tag{13}$$

and it decreases with the fishing effort. The effort below which the prey-oriented harvest is feasible is denoted E_{ext}^{NH}.

2.2. Stability conditions

The eigenvalues of the system can be written:

$$\lambda_1 = \frac{-r N^*}{K}$$

$$\lambda_2 = -\mu\gamma^2 N^* P^* \tag{14}$$

$$\lambda_3 = G E_{tot}\left[\left(p_P q_P P^* - c_P\right) - \left(p_N q_N N^* - c_N\right)\right]$$

Eigenvalues λ_1 and λ_2 are negative if the feasibility conditions are fulfilled. The third eigenvalue λ_3 is negative as long as $p_N q_N N^* - c_N > p_P q_P P^* - c_P$. This translates into the following condition:

$$E_{tot} > E_{stab}^{NH} = \frac{\gamma K\left[\mu\gamma\left(c_N - c_P\right) - m\, p_N q_N\right] + r\, p_P q_P\left(\mu\gamma K - m\right)}{\mu\gamma K\, q_N p_P q_P}, \tag{15}$$

where E_{stab}^{NH} stands for the effort above which the prey-focused harvest is stable. If $E_{ext}^{NH} < E_{stab}^{NH}$, none of the feasible states are stable. On the contrary, some feasible states can be stable if $E_{ext}^{NH} > E_{stab}^{NH}$, which translates into the following condition:

$$\frac{c_N - c_P}{p_N q_N} < \frac{m}{\mu\gamma} \tag{16}$$

If the harvesting the predator is costlier than harvesting the prey ($c_N < c_P$), this condition always holds.

3. Mixed predator-prey harvest (MH)

3.1. Feasibility conditions

As e_N^* is supposed to take values between 0 and 1, N^* is always positive. We can specify the effort at which the predator goes extinct by using the complete expression of the predator density at equilibrium:

$$P^* = \frac{(c_P - c_N)(r\,q_P - \mu\gamma K\,q_N) + K\,p_N\,q_N\left[r\,q_P - q_N(m + q_P\,E_{tot})\right]}{q_P\left[\gamma K\,q_N(p_N - \mu\,p_P) + r\,p_P\,q_P\right]} \tag{17}$$

Predator densities are positive if:

$$\begin{aligned} &E_{tot} < E_{ext}^{MH} \quad \text{if} \quad \frac{q_P}{q_N} > \frac{\gamma K}{r}\left(\mu - \frac{p_N}{p_P}\right) \\ &E_{tot} > E_{ext}^{MH} \quad \text{if} \quad \frac{q_P}{q_N} < \frac{\gamma K}{r}\left(\mu - \frac{p_N}{p_P}\right) \end{aligned} \tag{18}$$

$$\text{with} \quad E_{ext}^{MH} = \frac{(c_N - c_P)(\mu\gamma K\,q_N - r\,q_P) + K\,p_N\,q_N(r\,q_P - m q_N)}{K\,p_N\,q_N^2\,q_P}$$

Here E_{ext}^{MH} stands for the effort at which predators goes extinct in the mixed harvest equilibrium. Finally, as the share of prey effort can be written

$$e_N^* = \frac{\gamma K\left[\mu\gamma(c_P - c_N) + p_N\,q_N(m + q_P\,E_{tot})\right] + r\,p_P\,q_P(m - \mu\gamma K + q_P\,E_{tot})}{E_{tot}\,q_P\left[\gamma K\,q_N(p_N - \mu\,p_P) + r\,p_P\,q_P\right]}, \tag{19}$$

the feasibility condition on e_N^* becomes:

$$\begin{aligned} &0 < e_N^* < 1 \quad \Leftrightarrow \quad E_{stab}^{PH} < E_{tot} < E_{stab}^{NH} \quad \text{if} \quad \frac{q_P}{q_N} > \frac{\gamma K}{r}\left(\mu - \frac{p_N}{p_P}\right) \\ &0 < e_N^* < 1 \quad \Leftrightarrow \quad E_{stab}^{NH} < E_{tot} < E_{stab}^{PH} \quad \text{if} \quad \frac{q_P}{q_N} < \frac{\gamma K}{r}\left(\mu - \frac{p_N}{p_P}\right) \end{aligned} \tag{20}$$

Note that the second case is only possible if $p_N / p_P < \mu$, that is if the ratio of prey to predator prices is smaller than the prey-to-predator conversion efficiency.

3.2. Stability conditions

The analysis of stability can be done by computing the Jacobian matrix and the associated Routh-Hurwitz conditions. The characteristic polynomial $P(\lambda)=a_0\lambda^3+a_1\lambda^2+a_2\lambda^1+a_3$ can be written as follows:

$$P(\lambda)=-\lambda^3-\frac{rN^*}{K}\lambda^2-\left(\mu\gamma^2N^*P^*-E_{tot}{}^2\left(e_N^*-1\right)e_N^*G\left(p_Nq_N{}^2N^*+p_Pq_PP^*\right)\right)\lambda + \frac{E_{tot}{}^2}{K}\left(e_N^*-1\right)e_N^*GN^*P^*q_P\left(\gamma K\left(p_N-\mu p_P\right)q_N+rp_Pq_P\right) \tag{21}$$

The system is stable provided $a_0,a_1,a_2,a_3<0$ and $a_1a_2-a_0a_3>0$. The coefficient a_0, a_1 and a_2 are negative as long as the feasibility conditions are verified. The coefficient a_3 is negative if

$$\frac{q_P}{q_N}>\frac{\gamma K}{r}\left(\mu-\frac{p_N}{p_P}\right) \tag{22}$$

The stability condition $a_1a_2-a_0a_3>0$ is equivalent to

$$r\mu\gamma^2N^*P^*+E_{tot}{}^2\left(e_N^*-1\right)e_N^*Gq_N\left(\gamma KP^*\left(p_N-\mu p_P\right)q_P-rp_Nq_NN^*\right)>0 \tag{23}$$

If $p_N\leq\mu p_P$, this condition is always verified, and stability only depends on condition (22). If $p_N>\mu p_P$ however, condition (22) is always true and stability then depends solely on condition (23), which is verified if

$$\frac{q_NN^*}{q_PP^*}\geq-\frac{p_P}{p_N}\frac{\gamma K}{r}\left(\mu-\frac{p_N}{p_P}\right). \tag{24}$$

From condition (22), this implies that

$$\frac{N^*}{P^*}>-\frac{p_P}{p_N}, \tag{25}$$

which is always true as N^* and P^* are positive. In short, if $p_N>\mu p_P$, then the equilibrium is stable, and if $p_N\leq\mu p_P$, then the stability of the equilibrium depends on condition (22). As shown in the main text, if condition (22) is not true, the system is bistable.

3.3. Effect of fishing effort on densities

Let us now investigate the precise effect of fishing pressure on the prey and predator densities. The following relationship can be established:

$$\frac{\partial N^*}{\partial E_{tot}} = \frac{q_P}{\mu\gamma}\left(1 - \frac{\partial e_N^* E_{tot}}{\partial E_{tot}}\right)$$
$$\frac{\partial P^*}{\partial E_{tot}} = \frac{p_N q_N}{p_P q_P}\frac{\partial N^*}{\partial E_{tot}} \tag{26}$$

Prey and predator densities thus vary in the same direction with increasing efforts. This direction is dependent on the effect of effort on e_N^*. As we have

$$e_N^* = \frac{\gamma K\left[\mu\gamma\left(c_P - c_N\right) + p_N q_N\left(m + q_P E_{tot}\right)\right] + r\, p_P q_P\left(m - \mu\gamma K + q_P E_{tot}\right)}{E_{tot} q_P\left[\gamma K q_N\left(p_N - \mu p_P\right) + r\, p_P q_P\right]}, \tag{27}$$

we get the following derivative:

$$\frac{\partial e_N^* E_{tot}}{\partial E_{tot}} = \frac{\gamma K p_N q_N + r\, p_P q_P}{\left[\gamma K q_N\left(p_N - \mu p_P\right) + r\, p_P q_P\right]} \tag{28}$$

Then, two different cases appear:

$$\frac{\partial N^*}{\partial E_{tot}} < 0, \quad \frac{\partial P^*}{\partial E_{tot}} < 0 \quad \text{and} \quad \frac{\partial e_N^*}{\partial E_{tot}} > 0 \quad \text{if} \quad \frac{q_P}{q_N} > \frac{\gamma K}{r}\left(\mu - \frac{p_N}{p_P}\right)$$
$$\frac{\partial N^*}{\partial E_{tot}} > 0, \quad \frac{\partial P^*}{\partial E_{tot}} > 0 \quad \text{and} \quad \frac{\partial e_N^*}{\partial E_{tot}} < 0 \quad \text{if} \quad \frac{q_P}{q_N} < \frac{\gamma K}{r}\left(\mu - \frac{p_N}{p_P}\right) \tag{29}$$

Thus, if the system is stable, predator and prey densities decrease while the share of prey harvest increases with the fishing effort, and if the system is bistable, predator and prey densities increase while the share of prey harvest decreases with the fishing effort.

4. Summary table

In the following table, we summarize the feasibility and stability conditions of the different possible equilibria. This helps to understand the relationships between these equilibria.

Table S2. Feasibility and stability conditions of the different equilibria. Expressions of the limit efforts are found in the Appendix. Only stability conditions that are not redundant with feasibility conditions are shown.

Equilibrium	Predator harvest (PH)	Mixed harvest (MH)	Prey harvest (NH)
Feasibility conditions	$E_{tot} < E_{ext}^{PH}$	if $\frac{q_P}{q_N} > \frac{\gamma K}{r}\left(\mu - \frac{p_N}{p_P}\right)$: $E_{tot} < E_{ext}^{MH}$ $E_{stab}^{PH} < E_{tot} < E_{stab}^{NH}$	$E_{tot} < E_{ext}^{NH}$
		if $\frac{q_P}{q_N} < \frac{\gamma K}{r}\left(\mu - \frac{p_N}{p_P}\right)$: $E_{tot} > E_{ext}^{MH}$ $E_{stab}^{NH} < E_{tot} < E_{stab}^{PH}$	
Stability conditions	$E_{tot} < E_{stab}^{PH}$	$\frac{q_P}{q_N} > \frac{\gamma K}{r}\left(\mu - \frac{p_N}{p_P}\right)$	$E_{tot} > E_{stab}^{NH}$
Relationships between conditions	$E_{ext}^{PH} > E_{stab}^{PH}$ $\Leftrightarrow$ $\frac{c_N - c_P}{p_N q_N} < K$	if $\frac{q_P}{q_N} > \frac{\gamma K}{r}\left(\mu - \frac{p_N}{p_P}\right)$: $E_{ext}^{MH} > E_{stab}^{PH} \Leftrightarrow \frac{c_N - c_P}{p_N q_N} < K$ $E_{ext}^{MH} > E_{stab}^{NH} \Leftrightarrow \frac{c_N - c_P}{p_N q_N} < \frac{m}{\mu\gamma}$	$E_{ext}^{NH} > E_{stab}^{NH}$ $\Leftrightarrow$ $\frac{c_N - c_P}{p_N q_N} < \frac{m}{\mu\gamma}$

It appears that a stable predator-focused system is reached at low efforts (for efforts smaller than E_{stab}^{PH}), while a stable prey-focused system is reached at high efforts (for efforts larger than E_{stab}^{NH}). In between, a mixed harvest is reached. Interestingly, the feasibility conditions of the mixed harvest equilibrium are defined by the limit efforts E_{stab}^{PH} and E_{stab}^{NH} that determine the stability of the predator-focused and the prey-focused systems. If $E_{stab}^{PH} < E_{stab}^{NH}$, this mixed harvest equilibrium is stable. But if on the contrary $E_{stab}^{PH} > E_{stab}^{NH}$, then the equilibrium is unstable. Moreover in this case, three equilibria overlap: stable predator- and prey-focused equilibria, and the unstable mixed harvest equilibrium. The system then exhibits bistability.

In the last row of the table, we investigate the relationships between the feasibility and stability conditions of the different equilibria. Importantly, it appears that if the predator goes extinct in one of the equilibria, then other equilibria cannot be reached for higher efforts. To illustrate this, let us consider three cases, where we suppose that a stable mixed harvest is possible ($q_P/q_N > (\gamma K/r)(\mu - p_N/p_P)$). In the first case, the difference between prey and predator costs relative to prey price and catchability is larger than prey carrying capacity ($(c_N - c_P)/(p_N q_N) > K$). This means that harvesting prey is costly and does not bring much profit relative to its maximum density. Therefore, the interest of harvesting prey is limited. As a result, the predator goes extinct before reaching the mixed equilibrium ($E_{ext}^{PH} < E_{stab}^{PH}$). It also implies that the mixed equilibrium is unfeasible ($E_{ext}^{MH} < E_{stab}^{PH}$). As predator mortality is considered to be lower than its maximum growth rate ($m < \mu\gamma K$) it also implies that the prey-focused equilibrium is unfeasible ($(c_N - c_P)/(p_N q_N) > m/(\mu\gamma) \Leftrightarrow E_{ext}^{NH} < E_{stab}^{NH}$).

In the second case, the difference between prey and predator costs relative to prey price and catchability is smaller than prey carrying capacity ($(c_N - c_P)/(p_N q_N) < K$), but larger than predator mortality relative to the effect of predation ($(c_N - c_P)/(p_N q_N) > m/(\mu\gamma)$). Here the

prey gets harvested in the mixed equilibrium, but the predator disappears before reaching the prey-focused equilibrium. Then, the prey-focused equilibrium is unfeasible.

In the third case the difference between prey and predator costs relative to prey price and catchability is smaller than prey carrying capacity ($(c_N - c_P)/(p_N q_N) < K$), and smaller than predator mortality relatively to the effect of predation ($(c_N - c_P)/(p_N q_N) < m/(\mu\gamma)$). This is always the case when the cost of harvesting prey is smaller than the cost of harvesting predators, which is often true as predators are generally bigger than their prey. In this case, all three equilibria are feasible.

Appendix S2: Robustness of results from the Rosenzweig-MacArthur model

In the main text, we show that increased adaptation speeds can induce oscillations and therefore destabilize the mixed harvest equilibrium of a Rosenzweig-MacArthur system. Here we assess the sensitivity of these results to other parameters of the model. To do so, we numerically compute the Jacobian of our system for each parameter value. When a pair of complex eigenvalues crosses the imaginary axis, the system undergoes a Hopf bifurcation and begins to oscillate.

Figure A1 shows the influence of all parameters of the model on the stability of the mixed harvest equilibrium, relative to adaptation speed. The main conclusion is that increased adaptation speed always displayed a destabilizing influence on the mixed harvest equilibrium. Moreover, high adaptation speeds broaden the range of parameters for which oscillations occur. These results therefore support the main text's conclusion of a destabilizing effect of adaptation speed in this model.

The influence of the other parameters can be organized in three categories. Figures A1a, d, g and j show parameters that are destabilizing at low values and stabilizing at higher values. Interestingly, the total fishing effort shows this kind of pattern, meaning that high fishing efforts can potentially stabilize an oscillating system. Figure A1b, e, h, and k show parameters that destabilize the equilibrium, jointly with adaptation speed. One of these parameters is the carrying capacity, which agrees with the well-known paradox of enrichment (Rosenzweig 1971). Also note that parameters that favor the relative profitability of prey, namely prey price and predator fishing cost, are destabilizing. Figure A1c, f, i, l and m shows stabilizing parameters. In accordance with other studies (Gross et al. 2009), we find that the predator mortality rate is stabilizing. Also note that parameters that favor the relative profitability of predators, namely predator price and prey fishing cost, are stabilizing.

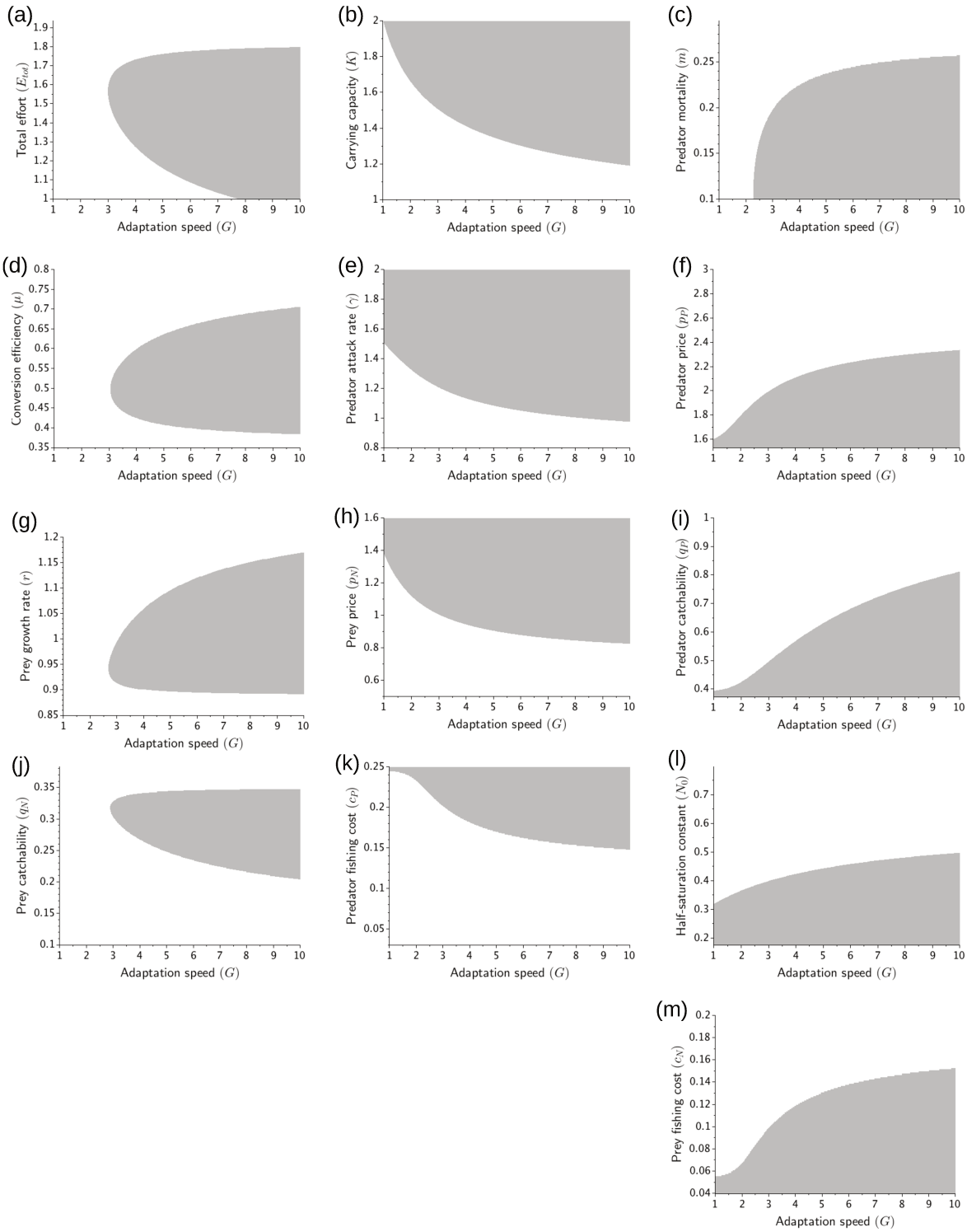


Figure S1: Influence of various parameters on the stability of the mixed harvest equilibrium, relative to adaptation speed. In the white zone, the system is stable, while in the grey zone it oscillates. Value of fixed parameters: $r=1$, $K=1.5$, $m=0.2$, $\mu=0.5$, $\gamma=1.2$, $q_N=0.3$, $q_P=0.5$, $p_N=1$, $p_P=2$, $c_N=0.1$, $c_P=0.2$, $N_0=0.4$, $E_{tot}=1.5$.

CHAPITRE VI

Balancing yield with resilience and conservation objectives in harvested predator-prey communities

publié dans la revue *Oikos* (2017), vol. 126, n° 12, 1780-1789

Oikos 126: 1780–1789, 2017
doi: 10.1111/oik.03985
© 2017 The Authors. Oikos © 2017 Nordic Society Oikos
Subject Editor: Karin Johst. Editor-in-Chief: Dries Bonte. Accepted 15 May 2017

Balancing yield with resilience and conservation objectives in harvested predator–prey communities

Eric Tromeur and Nicolas Loeuille

E. Tromeur (http://orcid.org/0000-0003-0620-7902) (eric.tromeur@agroparistech.fr) and N. Loeuille (http://orcid.org/0000-0001-9588-6542), Sorbonne Univ., UPMC Univ Paris 06, Univ Paris Diderot, Univ Paris-Est Créteil, CNRS, INRA, IRD, Inst. of Ecology and Environmental Sciences of Paris (iEES Paris), 7 quai St Bernard, FR-75252, Paris, France. ET also at: AgroParisTech, Univ Paris-Saclay, Paris, France.

The global overexploitation of fish stocks is endangering many marine food webs. Scientists and managers now call for an ecosystem-based fisheries management, able to take into account the complexity of marine ecosystems and the multiple ecosystem services they provide. By contrast, many fishery management plans only focus on maximizing the productivity of harvested stocks. Such practices are suggested to affect other ecosystem services, altering the integrity and resilience of natural communities. Here we show that while yield-maximizing policies can allow for coexistence and resilience in predator–prey communities, they are not optimal in a multi-objective context. We find that although total prey and predator maximum yields are higher with a prey-oriented harvest, focusing on the predator improves species coexistence. Also, moderate harvesting of the predator can enhance resilience. Furthermore, increasing maximum yields by changing catchabilities improves resilience in predator-oriented systems, but reduces it in prey-oriented systems. In a multi-objective context, optimal harvesting strategies involve a general tradeoff between yield and resilience. Resilience-maximizing strategies are however compatible with quite high yields, and should often be favored. Our results further suggest that balancing harvest between trophic levels is often best at maintaining simultaneously species coexistence, resilience and yield.

The overexploitation of fish stocks is a global phenomenon that has major impacts on the structure and the functioning of marine ecosystems (Pauly et al. 1998, Worm et al. 2009). It has been shown to reduce the numbers of top predators such as sharks (Myers et al. 2007), thus triggering trophic cascades that compromise the conservation of marine biodiversity (Pauly et al. 1998, Estes et al. 2011) and affect its global functioning. Resulting biodiversity losses impair the delivery of ocean ecosystem services, altering the resilience and the productivity of fisheries (Worm et al. 2006). As a consequence, scientists are now calling for a consistent ecosystem-based fisheries management (EBFM), able to tackle the complexity of multispecies fisheries, and to balance multiple ecosystem services (Pikitch et al. 2004, Bennett et al. 2009).

However, many fisheries only focus on a single service, namely the productivity of the fishery. As a result, the maximum sustainable yield (hereafter MSY), has become the most common management target in world fisheries (Mace 2001). This reference point corresponds to the maximum level of catches that can be harvested from a fish stock while allowing the stock to regenerate. However, MSY targets generally rely on single-species assessments (Larkin 1977), which in multispecies contexts has been found to deteriorate the structure of marine ecosystems (Walters et al. 2005). This may in turn have far-reaching consequences on other ecosystem services such as ecosystem regulation and biomass preservation (Bennett et al. 2009). The compatibility of yield-maximizing strategies with the principles of ecosystem-based management is thus in question. This issue is particularly pressing given ecological network structures, where harvesting a species can affect other interacting species.

First, maximizing catches of a given species can endanger other trophic levels through indirect density-dependent effects. Predator species are particularly sensitive as they compete with harvesters for prey (Christensen 1996). Such indirect effects of prey harvesting have been empirically suggested to reduce predator numbers in multispecies fisheries (Pauly 1979, Trites et al. 1997, Essington and Munch 2014). Collapse of predator populations can also directly result from predator harvest (Myers and Worm 2003). As a consequence of the competition between predator species and harvesters, the culling of predator species has also been proposed to increase the productivity of some fisheries (Yodzis 1994).

Accordingly, former theoretical studies suggested that maximizing prey yield requires culling predators (May et al. 1979, Beddington and Cooke 1982, Legović et al. 2010, Kar and Ghosh 2013), except if the predator can rely on other resources or if the trophic interaction is ratio-dependent (Larkin 1966, Kar and Ghosh 2013). On the contrary, if the

predator is the only harvested species, harvesting it at MSY enables the coexistence of prey and predator species (Legović et al. 2010, Kar and Ghosh 2013). Harvesting both prey and predator species to reach a multispecies MSY can enable the coexistence of the two species if the predator species is productive enough and can sustain sufficient harvesting levels (Larkin 1966, May et al. 1979, Matsuda and Abrams 2006, Kar and Ghosh 2013).

Second, yield-maximizing strategies can impact the resilience of the harvested food webs. Resilience is generally construed as the ability of food webs to recover from disturbances (McCann 2000). Empirical evidence usually suggests that harvesting reduces the resilience of marine ecosystems. Hsieh et al. (2006) found for instance that fishing increases variability in the abundance of harvested species. This effect has been interpreted as the result of changes in the size structure of fish populations (Anderson et al. 2008, Kuparinen et al. 2016). In predator–prey communities, harvesting predators has also been shown to promote regime shifts towards persistently low predator populations (Estes et al. 2011), as shown with cod in the Baltic Sea (Gardmark et al. 2014). Likewise, the resilience of coral communities can be affected by the harvest of herbivorous fish (Mumby et al. 2013, 2016). A local stability analysis of a coastal fish community based on empirical data also revealed a destabilizing effect of predator decline over time (Britten et al. 2014).

Theoretical studies have shown that the resilience of harvested predator–prey food webs is highly dependent on the relative intensity of prey and predator harvest. In many studies, increasing the rate of prey harvesting leads to less stable predator–prey dynamics (Brauer and Soudack 1979a, May et al. 1979). The impact of predator harvest is less clear however. Increasing the rate of harvest has been found to destabilize the dynamics of the system (Brauer and Soudack 1979b, May et al. 1979), which is coherent with the view that predators tend to stabilize ecosystems (Christensen 1996, Rooney et al. 2006). However, harvesting predators has also been found to stabilize the dynamics of the system (Brauer and Soudack 1979b, Plank and Law 2012). This latter result is coherent with the assumption that a decreased energy flux relative to the predator loss rate increases the resilience of the system to perturbations (Rosenzweig 1971, Rip and McCann 2011).

In the present work, we intend to discuss management from a simple point of view, accounting for multiple ecosystem services. We not only assess the productivity of the fishery (resource supply ecosystem service), a classical target of MSY models, but also the integrity of the community (maintenance of all species, a conservation target) and its resilience. To allow for a more thorough mathematical analysis, resilience is measured as the time it takes for the system to come back to equilibrium after a small disturbance. We investigate the effects of maximizing yield on one of the two interacting species and on the whole community. We explore synergies and tradeoffs between yield, conservation and resilience that arise from different harvesting strategies. More specifically, we predict: 1) from a conservation point of view, as predator populations limit potential prey yields, yield-maximizing strategies can be expected to deplete predator populations, resulting in a tradeoff between yield and conservation objectives. 2) This in turn could affect resilience; in particular, increased prey harvests can be expected to reduce resilience, while the effects of predator harvest remain unclear. Thus, tradeoffs are also likely to arise between resilience and yield and to depend on the relative intensities of prey and predator harvest. 3) That given these two tradeoff axes, one may only need to sacrifice a little yield compared to MSY targets, to allow a better and more integrative management of marine ecosystems (in line with 'pretty good yield' concepts, Hilborn 2010).

Our results indeed highlight a general tradeoff between yield and resilience that depends on the relative harvesting intensities of prey and predator species, and suggest that a sensible strategy meeting all three targets usually balances the harvesting between predator and prey species.

Methods

Model

To allow for a tractable analysis of relevant management strategies, we consider a simple Lotka–Volterra model of predator–prey dynamics where the two species are harvested (we however consider an additional model with a type II functional response in the Supplementary material Appendix 1). This model can be written as:

$$\begin{cases} \dfrac{dN}{dt} = rN\left(1-\dfrac{N}{K}\right) - \gamma NP - q_N EN \\ \dfrac{dP}{dt} = e\gamma NP - mP - q_P EP \end{cases} \tag{1}$$

where N and P are the respective densities of the prey and predator species, r is the prey intrinsic growth rate, K its carrying capacity, γ is the attack rate of the predator, e the efficiency of conversion of prey into predator, and m the predator natural mortality rate. Predator and prey species are harvested with a single fishing effort E and with respective catchabilities q_N and q_P. In fisheries, this would mean that a single fleet harvests multiple species at once, which is the case of most fishing fleets such as trawlers.

Equilibrium

At the equilibrium, the variations of densities in time (Eq. 1) are set to zero. A trivial equilibrium exists where the two populations are extinct. This trivial equilibrium is stable provided the effort remains below the growth rate of the prey species, given its catchability ($E < r/q_N$, Supplementary material Appendix 1). Otherwise, prey population increases when rare. In the single-species equilibrium, the density of the prey is equal to $N^* = K(1-q_N E/r)$, while the predator remains extinct. This equilibrium is feasible and stable if the harvesting effort is smaller than the maximum effort the prey can sustain $\left(E < r/q_N\right)$ and larger than the maximum effort the predator can sustain $\left(E > r(e\gamma K - m)/(rq_P + e\gamma K q_N)\right)$. This latter limit decreases with predator and prey catchabilities and predator mortality as these parameters undermine predator growth, and increases with the growth rate of the prey. If $e\gamma K < m$, the predator is extinct even in a

unharvested system. Finally, a coexistence equilibrium also exists:

$$N^* = \frac{m + q_P E}{e\gamma};\ P^* = \frac{1}{\gamma}\left[r\left(1 - \frac{(m + q_P E)}{e\gamma K}\right) - q_N E\right] \quad (2)$$

This equilibrium is feasible and stable if the harvesting effort is smaller than the maximum effort the predator can sustain $\left(E < r(e\gamma K - m)/(rq_P + e\gamma K q_N)\right)$. From Eq. 2, prey density positively depends on predator harvest, as harvesting relaxes the top–down control exerted by predators. The density of the predator species is negatively correlated with the intensity of prey and predator harvesting. Thus, harvesting predator populations increases prey density and decreases predator density, while harvesting prey populations only decreases predator density.

Maximum sustainable yield

We now determine the management allowing for maximum sustainable yield (MSY). When both populations are exploited, assuming that individuals of both species are valued equivalently, this strategy satisfies

$$\max_E (q_N E N^* + q_P E P^*) \quad (3)$$

As specific scenarios, we also study simpler situations in which only one of the two species is exploited. In that case, one of the catchabilities is set to zero. If the computed effort leads to the extinction of one of the two species, a new effort is computed for the remaining species. For precise MSY computations see Supplementary material Appendix 1.

Resilience

We wish to measure how harvesting impacts the resilience of the system, understood as the ability of a system to sustain perturbations (here, small variations of densities around the equilibrium). To do this, we compute the leading eigenvalue λ_m of the Jacobian matrix at the equilibrium, that is the eigenvalue with the largest real part. The return time to the equilibrium after a small perturbation is then (Pimm and Lawton 1978, Loeuille 2010):

$$\tau = \frac{1}{-Re(\lambda_m)} \quad (4)$$

A large return time to the equilibrium suggests a low resilience in the face of perturbations.

Data deposition

Data available from the Dryad Digital Repository: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.95rf4> (Tromeur and Loeuille 2017).

Results

Prey harvest

We first consider the case in which the prey species is the only harvested species. Increasing harvesting efforts then leads to a decrease in predator density while prey density remains (Eq. 2, Fig. 1a). As predation pressure decreases with reduced predator densities, higher prey yields can be harvested with increased efforts. Prey catches increase linearly until the predator goes to extinction. It follows that to maximize prey yields, it is necessary to first cull predator populations, by increasing the harvesting effort up to the point at which the predator goes extinct. After the extinction of the predator, the effort must be readjusted to $r/(2q_N)$ to reach the monospecific prey MSY (Supplementary material Appendix 1). As reaching MSY implies to cull the predator, there is a clear tradeoff between maximizing yields and promoting community conservation.

For low to intermediate harvesting efforts, the resilience of the community remains unaffected (Fig. 1b). However, close to predator extinction, the resilience of the community shrinks abruptly as the return time to the equilibrium soars. As shown in Appendix 1, this is due to a spiral-to-node bifurcation of the stable equilibrium. Here, resilience and conservation objectives are then aligned. Right after the shift in dynamics, yield can only be increased at the

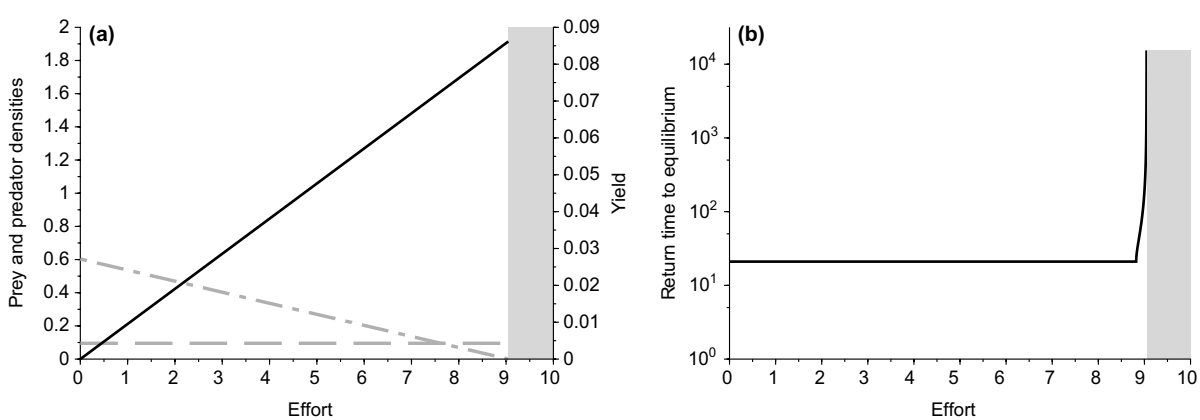


Figure 1. Effects of prey harvesting. (a) Prey (gray dashed line) and predator (gray dash-dotted line) densities at the equilibrium, and total catches (black line). (b) Return time to the equilibrium after a perturbation. Shaded areas indicate that predators are extinct. Parameters: $r = 1$, $K = 1$, $m = 0.1$, $e = 0.7$, $\gamma = 1.5$, $q_N = 0.1$, $q_P = 0$.

expense of resilience, indicating a tradeoff between these two objectives.

Predator harvest

We now consider the case in which the predator is the only harvested species. Increasing harvesting efforts on predator leads to a decrease in predator density and to an increase in prey density due to diminished top–down control (Eq. 2, Fig. 2a). Catches can be maximized for efforts twice as small as the effort leading to predator extinction (Supplementary material Appendix 1). In that case, maximization of fishery productivity is thus a sustainable strategy as it enables the coexistence of the two interacting species.

The return time to equilibrium first decreases with increasing efforts, indicating a stabilization of the system (Fig. 2b). Then after a spiral-to-node bifurcation, the return time rises close to the extinction of the predator, indicating a reduced resilience. Given the resilience profile, an effort exists that maximizes the resilience of the community, hereafter called resilience maximizing yield (RMY).

The harvesting effort at RMY can be above (Fig. 2a–b) or below (Fig. 2c–d) the effort at MSY. When the yield-maximizing effort is below the resilience-maximizing effort (Fig. 2a–b), the resilience at MSY is always higher than the resilience of an unharvested system. On the other hand, when the yield-maximizing effort is above the resilience-maximizing effort (Fig. 2c–d), then the MSY-harvested system can be less resilient than the unharvested system (Fig. 2d). Thus, while MSY harvesting is always sustainable in this case (in the sense that it guarantees coexistence), it can still induce resilience losses.

The yield-maximizing policy is more likely to be destabilizing if the predator has a low recovery potential and if its prey is subject to intense intraspecific competition. In fact, as shown in Supplementary material Appendix 1, the effort at MSY is above the effort at RMY if $m > (4e\gamma K - r)/(4 + r/e\gamma K)$. This expression tells us that harvesting at MSY a predator with a low maximum growth rate $e\gamma K$ and a high mortality m is more likely to destabilize the system. Note also that when the prey growth rate r is high, harvesting at MSY is also more likely to be destabilizing. The opposite effects of prey growth rate r and prey carrying capacity K indicate that if prey populations are subject to intense intraspecific competition (defined by the rate r/K), MSY likely destabilizes the system. Understanding the implications of MSY for resilience thereby requires a simultaneous study of predator and prey life-histories.

As long as the efforts at MSY and RMY do not coincide, between these efforts, yield cannot be increased without reducing resilience and vice versa. A tradeoff between yield and resilience therefore exists. Managers that desire more resilient yields may thus choose to depart from the classical MSY strategy and give up some yield to gain resilience,

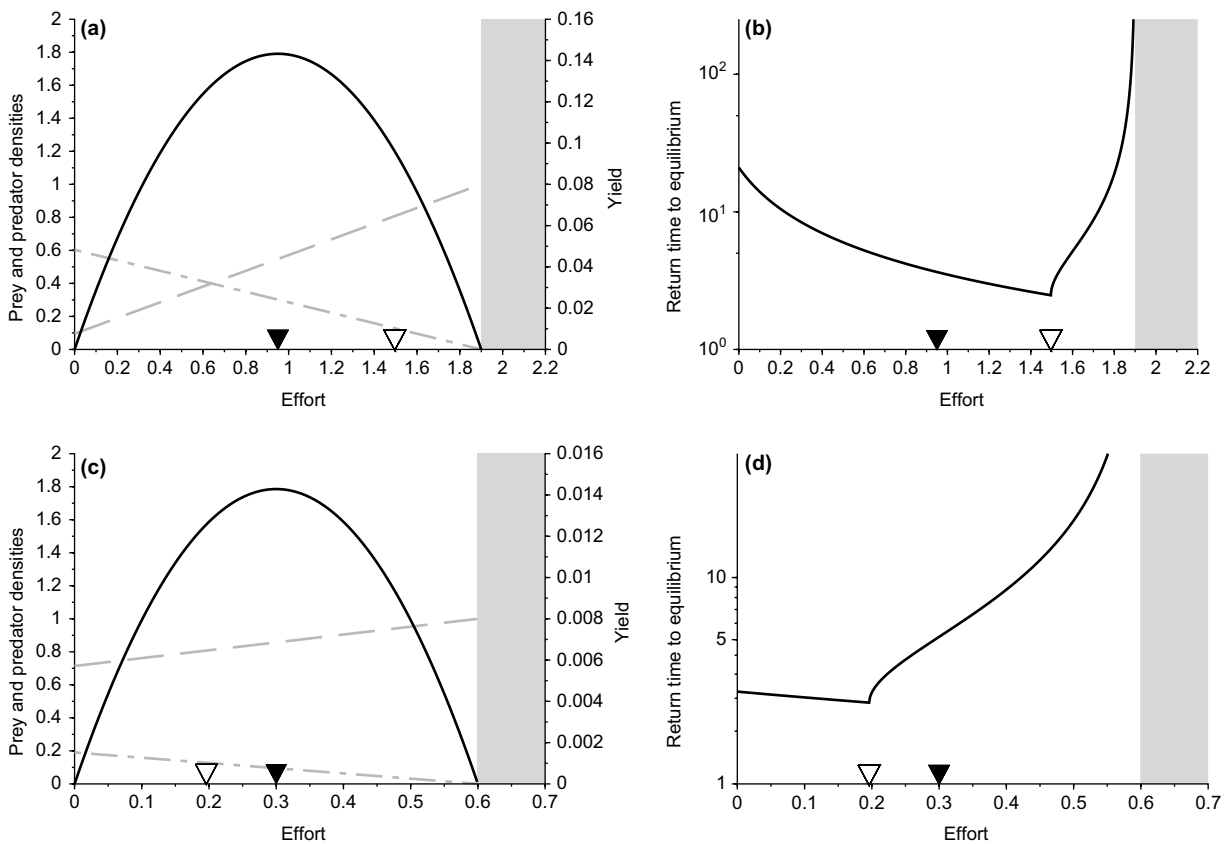


Figure 2. Effects of predator harvesting. (a, c) prey (gray dashed line) and predator (gray dash-dotted line) densities at the equilibrium, and total catches (black line). (b, d) return time to the equilibrium after perturbation. Shaded areas indicate that predators are extinct. Filled triangles indicate efforts that maximize catches (MSY) while empty triangles indicate efforts that maximize resilience (RMY). (a, b) same parameters as Fig. 1, except $q_N = 0$ and $q_p = 0.5$. (c, d) Idem, except $m = 0.75$.

effectively making a compromise between MSY and RMY strategies.

Simultaneous harvest of predators and prey

We now consider the full system as described by Eq. 2. In this case, it is possible to find parameter sets for which maximizing the total yield is compatible with coexistence (Fig. 3, see also Supplementary material Appendix 1 for detailed analytical explanations).

For increasing prey catchabilities, the total maximum yield rises (Fig. 3a, see analytical demonstration in Supplementary material Appendix 1). However, the MSY effort also gets closer to the effort at which the predator population collapses. This underlines the fact that MSY strategies in this multispecies context become increasingly risky from a conservation point of view for high prey catchabilities.

On the contrary, for increasing predator catchabilities, the total maximum yield is reduced (Fig. 3c, see analytical demonstration in Supplementary material Appendix 1). Thus, a prey-oriented effort is more likely to bring higher maximum yields than a predator-oriented effort. The distances between the MSY effort and the effort at which the predator population collapses are not affected by predator catchabilities. As demonstrated in Supplementary material Appendix 1, increasing predator catchabilities actually decreases extinction risk at MSY. Thus, while a predator-oriented harvest is less productive than a prey-oriented harvest at MSY, it appears to lower the risk of breaking community coexistence, facilitating the conservation objective. There is then a tradeoff between a prey-oriented harvest with high yields but high risks in terms of conservation and a predator-oriented harvest with lower yields but higher sustainability.

When increasing prey catchabilities, the minimum return time to equilibrium is also increased (Fig. 3b). On the contrary, for increasing predator catchabilities, the minimum return time to equilibrium is slightly reduced (Fig. 3d). Thus, a predator-oriented effort is potentially more resilient than a prey-oriented effort. As a result, a prey-oriented harvest is more likely to be more productive and less resilient than a predator-oriented harvest, which can be less productive but more resilient to perturbations.

The relationship between yield and resilience at MSY is illustrated for varying prey and predator catchabilities in Fig. 4. Increasing prey catchability augments the total yield at MSY (Fig. 4a), while increasing predator catchability reduces the total yield at MSY (Fig. 4b). As pointed out before, prey-oriented systems are thus more productive than predator-oriented systems at MSY.

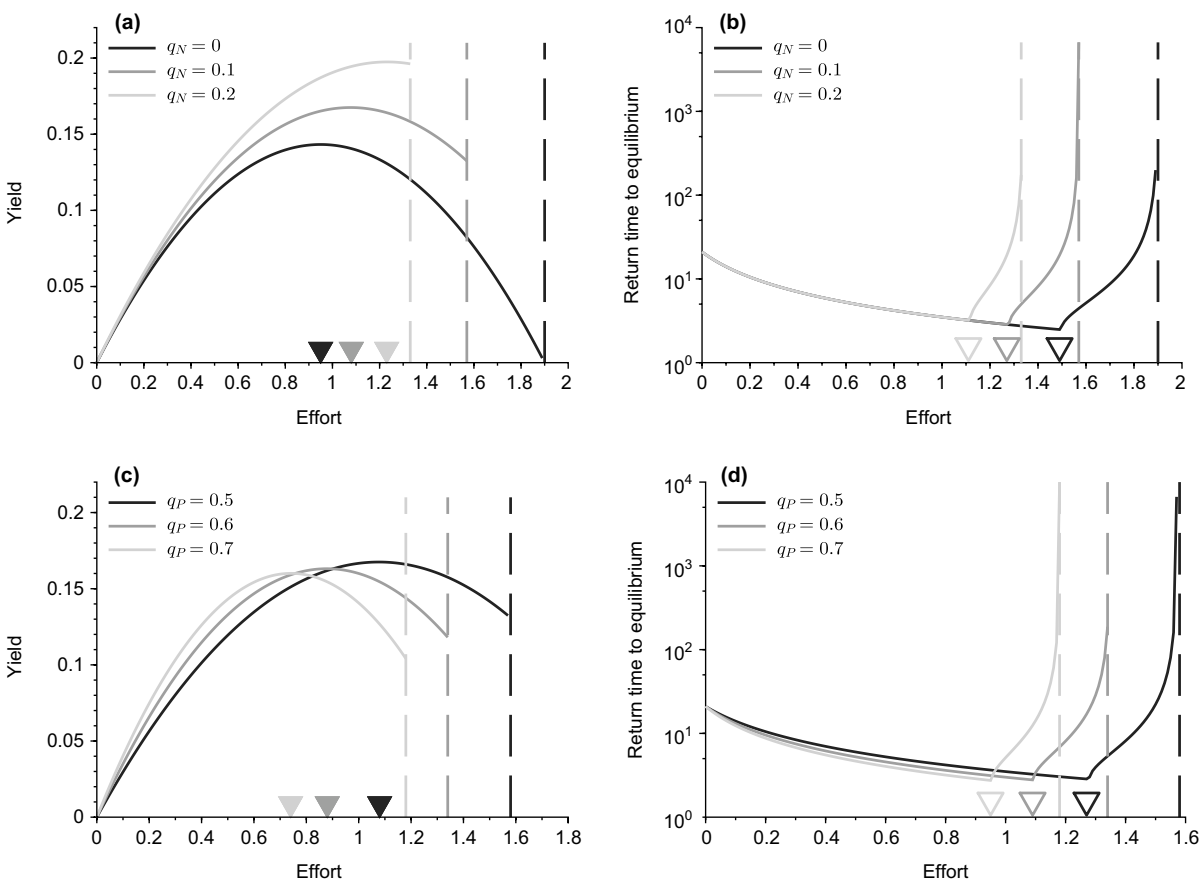


Figure 3. Effects of a simultaneous harvesting of predators and prey. (a, c) total catches for different (a) prey and (c) predator catchabilities. (b, d) return time to equilibrium after a perturbation for different (b) prey and (d) predator catchabilities. Vertical lines indicate efforts at which the predator species goes to extinction. Filled triangles indicate MSY efforts while empty triangles indicate RMY efforts. (a, b) same parameters as Fig. 1, except: $q_N = (0, 0.1, 0.2)$, $q_P = 0.5$. (c, d) Idem, except: $q_N = 0.1$, $q_P = (0.5, 0.6, 0.7)$.

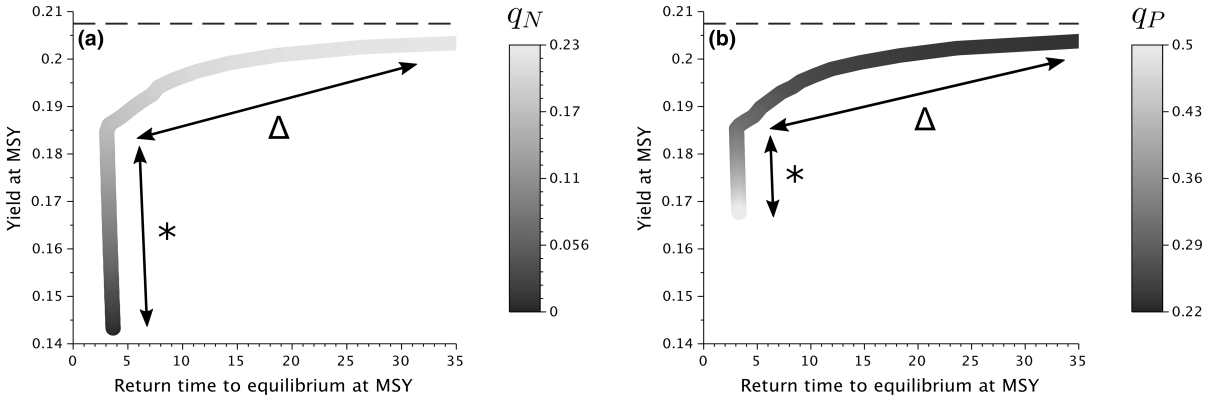


Figure 4. Tradeoffs and synergies between productivity and resilience objectives at MSY when varying prey (a) and predator (b) catchabilities. Low to high catchabilities values are represented with colors ranging from black to light gray. As return times tend towards infinity close to predator extinction, only equilibria with return times below 35 are shown. Close to predator extinction, yields at MSY tend asymptotically towards a maximum value indicated by a dashed line. Arrows indicate synergy (*) and tradeoff (Δ) zones between yield and resilience. (a) the predator catchability is fixed, and the prey catchability varies between 0 and the maximum value at which predators collapse. Parameters are similar to Fig. 1, except: $q_P = 0.5$. (b) the prey catchability is fixed, and the predator catchability varies between 0.5 and the minimum value at which the MSY effort is focused on prey and predator populations collapse. Parameters are similar to (a), except: $q_N = 0.1$.

Effects of varying prey and predator catchabilities on system resilience are however not monotonic. Increasing prey catchability from low values first increases resilience. Likewise, starting from high values, decreasing predator catchability increases resilience. Thus, in a predator-oriented fishery with high predator catchabilities and low prey catchabilities, turning towards a more prey-oriented harvest both increases yield and resilience: there is a synergy between yield and resilience at MSY. For higher prey catchabilities and lower predator catchabilities, the situation is reversed, and a tradeoff appears between yield and resilience at MSY: focusing on prey at the expense of predator harvest leads to small increases in yield and strong decreases in resilience. Conversely, in a prey-oriented fishery with high yield and low resilience at MSY, turning towards a more predator-oriented harvest might increase resilience at the expense of yield.

These results have direct implications in terms of management. Let us for instance consider a predator-oriented harvest, with a low prey-to-predator catchability ratio. As increasing this ratio can bring higher yield and resilience at MSY, it can be expected to increase up to the point at which the tradeoff between yield and resilience appears. The manager then has to decide whether to increase yield at the expense of resilience or not. Note that the tradeoff front is quite sharp on Fig. 4. Therefore, past the breaking point, a small increase in yield would induce an important decrease in resilience. A prudent manager could be expected to choose an intermediate ratio, that is a balanced harvesting between prey and predator species.

We now move from this view, centered on MSY strategies, to a more global set of strategies that consider all possibilities from MSY to RMY. That is, from a management primarily directed at productivity to one devoted to maintaining system stability. We have shown in Fig. 2 that the yield-maximizing and the resilience-maximizing equilibria are generally reached for different efforts. In between, it is impossible to increase yield without decreasing resilience, and vice versa. All equilibria between MSY and RMY strategies thus denote a tradeoff between yield and resilience. In Fig. 5, we compute all these equilibria for different prey (Fig. 5a) and predator (Fig. 5b) catchabilities, thereby illustrating the set of possible states. For each catchability value (i.e. each shade of grey), the dotted line traces out the equilibria between MSY and RMY, with effort varying along the line. Thus, MSY equilibria in Fig. 5 trace out the same curves as in Fig. 4. From any state among these dotted lines, it is possible to reach any other state, by changing the catchabilities or the fishing effort. In particular, both yield and resilience can be improved, until we reach the external part of the set (thick dark-gray line in Fig. 5), where yield cannot be increased without decreasing resilience and vice versa. This border part of the set, on which no further improvement of yield or resilience is possible, is called a Pareto frontier.

This Pareto frontier denotes a global tradeoff between yield and resilience, that is associated with a tradeoff between a prey-oriented harvest and a predator-oriented harvest: for low prey catchabilities or high predator catchabilities, a small yield is associated with a high resilience, while for higher prey catchabilities or lower predator catchabilities, resilience is decreased as the total yield is increased. As this tradeoff is concave, at high yields resilience can be highly increased without losing much yield, while at high resilience yields can be highly increased without losing much resilience.

Analysis of the Pareto frontier may help to guide the management of the harvested system. Without knowing the preferences of the managers however, it is impossible to define a single optimal strategy. If a manager is only interested in yield, the optimal state would be to maximize catches at the expense of resilience and then put the predator population at risk. This strategy is denoted by the letter A in Fig. 5. This can be done by focusing harvest on prey and harvesting the system at MSY. Now if a manager is only interested in resilience, the best target is a focus on predator to reach RMY

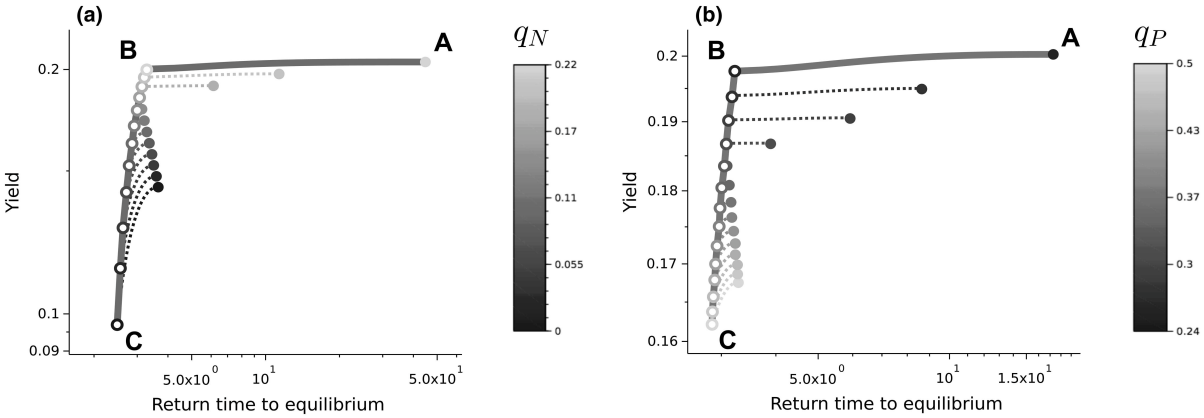


Figure 5. Relationship between yield and return time to equilibrium for varying prey (a) and predator (b) catchabilities (log scale). Low to high catchabilities values are represented with colors ranging from black to light gray and applied to circles and dotted lines. For each pair of catchabilities, MSY equilibria are shown with filled circles and RMY equilibria are shown with empty circles. For each catchability value, the dotted line traces out the equilibria between MSY and RMY, with effort varying along the line. Thus, each pair of circles and associated lines represent a different catchability parameter value. The thick dark-gray line shows the global Pareto frontier between yield and resilience. Letters A, B and C respectively indicate global yield-maximizing, balanced and resilience-maximizing strategies. Parameters are similar to Fig. 4.

(letter C in Fig. 5). But as the manager can be expected to seek a balance between resilience and yield, he may want to increase yield until resilience losses are acceptable. The breaking point of the Pareto frontier (letter B in Fig. 5) can then be an optimal solution, which corresponds to focusing harvest on prey and reaching RMY.

Most MSY points are not situated on the global Pareto frontier, while all RMY points are. Thus, if we include resilience among the objectives of a fishery, MSY does not appear to be the best-suited harvesting strategy. Consider for instance a system where only the predator is harvested at MSY (Fig. 5a): to improve both yield and resilience and reach the Pareto frontier, one may slightly increase harvesting pressure on prey and adjust the effort to maximize resilience. But as the point at which MSY and RMY coincide is situated on the frontier, balancing harvest between trophic levels can in any case be considered an optimal strategy.

As we show in Supplementary material Appendix 2, our main results are not specific to the linear functional response we use here. We investigated a Rosenzweig–MacArthur model characterized by a non-linear (Holling type II) functional response. Our conclusions regarding the impact of predator harvest or joint prey and predator harvest on resilience are similar in both models (compare Supplementary material Appendix 2 Fig. A2b and A2c with Fig. 2 and 3). Note however that contrary to the linear case, prey harvest can increase resilience (Supplementary material Appendix 2 Fig. A2a). We also observe similar relationships between yield and resilience (compare Supplementary material Appendix 2 Fig. A3 with Fig. 5), regardless of the functional response. Particularly, the tradeoff between a prey-oriented fishery with high yield and low resilience and a predator-oriented fishery with low yield and high resilience remains when using non-linear functional responses. In both models, balancing harvest between predator and prey thus allows for a simultaneous management of the two objectives.

Discussion

Focusing harvest on predator favors conservation at MSY

Our results stress potential conservation issues of yield-maximizing policies in trophic communities. We find that maximizing prey yield results in the extinction of predator populations, in agreement with previous studies (May et al. 1979, Beddington and Cooke 1982, Legović et al. 2010, Kar and Ghosh 2013). On the contrary, maximizing predator yield is compatible with species coexistence, as shown in Legović et al. (2010), Kar and Ghosh (2013). In more complex communities however, single-species MSY policies may induce many indirect effects that deteriorate the structure of harvested communities (Walters et al. 2005). Maximizing total yields, or reaching multispecies MSY, has thus been suggested as a potential ecosystem-based alternative to single-species MSY (Mueter and Megrey 2006).

Along these lines, we show that when both prey and predator species are harvested, it is possible to implement strategies that conciliate both productivity objectives and the conservation of predators and prey, thus reconciling "resource supply" with ecosystem services that are directly linked with the maintenance of biodiversity (Costanza et al. 1997). Such management strategies are consistent with other theoretical analyzes (May et al. 1979, Kar and Ghosh 2013). Yet depending on parameters, the MSY effort can still be very close to the extinction effort, so that harvesting becomes risky and any implementation error could lead to species loss. We argue in particular that maximizing total yield is more sustainable with a predator-oriented harvest than with a prey-oriented harvest, as the predator extinction risk is lower.

Focusing harvest on prey increases maximum yields

Our results also show that multispecies maximum yields are higher with a prey-oriented harvest than with a

predator-oriented harvest, consistently with findings from Beddington and Cooke (1982). This also is coherent with the assumption that catches decrease with the trophic level (Christensen 1996). If maintaining all populations is not considered a priority, the solution is again to cull down predator species to maximize prey yields (Yodzis 1994). Yet this culling strategy is not considered in depth here as we assume that maintaining coexistence is a prerequisite to any ecosystem-based management strategy.

Our results hinge on the assumption that individuals of each species are valued equivalently. A common hypothesis in multispecies MSY studies is that each species has the same value per unit biomass (Mueter and Megrey 2006, Kar and Ghosh 2013). In such conditions, predatory fish usually having larger body sizes may be expected to have a higher value than prey individuals. A straightforward way to consider differential valuation in our model could be to weight Eq. 3 by introducing the prices of predators and prey explicitly. If predators have higher prices than prey, maximizing profits instead of yield, to reach what is usually called a 'maximum economic yield' policy (Clark 2006), would then imply a larger focus on predators. In general, maximizing aggregate profits is likely to lead to a dominant harvesting of the most productive and valuable species (as suggested in Clark 2006). While we do not capture this explicitly, note that we analyze differences in catchabilities of the two species that can be expected to reflect differential valuations. Indeed, fishermen are supposed to preferentially target species with high productivity and value. In that sense, our results already partly reflect the consequences of a differential valuation of prey and predator species.

Moderate predator harvesting favors resilience

Next to the maintenance of the community and the productivity of the fishery, our analysis also focuses on resilience criteria. Indeed, given current global changes and generalized human impacts, marine ecosystems face many disturbances (Lejeusne et al. 2010) and their ability to sustain such disturbances (resistance) and to get back to their initial state (resilience) has become an important focus in ecosystem management in general (Côté and Darling 2010) and in fisheries in particular (Hsieh et al. 2006, Barnett and Baskett 2015). Resilience is especially important to fishermen, whose activity may then rely on stable catches and profits in time (Armsworth and Roughgarden 2003). Given a fast pace of disturbances, a non-resilient system that would take a long time to go back to equilibrium would undergo a new perturbation before it can get back to its state. This accumulation of disturbances could maintain the system in a transient state, possibly threatening the overall ecosystem functioning and associated ecosystem services. Incorporating resilience-oriented objectives in fisheries management is therefore highly needed given this global context.

Yet, defining and measuring resilience remains challenging (McCann 2000). Our measure of resilience as a return time to equilibrium is simple enough to allow a complete mathematical analysis. It can however be difficult to assess empirically (Donohue et al. 2016). Nevertheless, Britten et al. (2014) did evaluate the return time to equilibrium of a coastal fish community by using the approach developed by Ives et al. (2003). But such an assessment is not relevant in unstable systems characterized by transient or oscillatory dynamics. A broader definition of resilience as the ability to absorb changes and still persist is then needed (Holling 1973). Such other measures include variability (coefficient of variation over time) and persistence (maintenance of the structure of the system after a specified amount of time) (Donohue et al. 2016).

Our analysis brings together contrasting views regarding the effects of predator harvesting on resilience. On the one hand, we show that for low harvesting pressures, harvesting the predator as a sole or joint target can bring resilience to the system. This is coherent with the 'principle of energy flux' (Rosenzweig 1971, Rip and McCann 2011), which states that decreased energy fluxes, relative to the consumer loss rate, makes consumer–resource interactions more stable. A similar result has been found in marine ecosystems by (Plank and Law 2012).

On the other hand, we show that when harvesting at MSY brings the predator species close to extinction, the system abruptly becomes less resilient. Thus, when the predator population is reduced to low levels, then the principle of energy flux does not hold anymore and harvesting the predator species becomes destabilizing. This is coherent with the assumption that predator species are stabilizing (Christensen 1996, Rooney et al. 2006), and with the finding by (Britten et al. 2014) based on empirical data that predator declines reduce the stability of coastal fish communities. The sudden decrease in resilience close to the collapse of the predator population implies a critical slowing down in the recovery ability of the disturbed system (Scheffer et al. 2009). Slow return times to equilibrium, in addition to low predator densities, could make the predator population particulary vulnerable to an accumulation of perturbations.

Managing yield and resilience at MSY by balancing predator and prey exploitation

By comparing yield and resilience at MSY, we uncover synergies and tradeoffs between these two services, with important consequences in terms of management. We show that in a predator-oriented mixed fishery, turning towards a more prey-oriented harvest can first increase both yield and resilience at MSY. However, such a strategy eventually leads to increased yield at the expense of resilience, implying a tradeoff between these two services. As giving up small yields can bring much resilience, managers can be expected to choose intermediate prey and predator catchabilities, resulting in a balanced harvest between trophic levels.

Balancing harvest between trophic levels has recently been advanced as an alternative to the classical selective paradigm in fisheries (Zhou et al. 2010). It has notably been shown to improve maximum yields in multispecies fisheries (Garcia et al. 2012, Jacobsen et al. 2014). The consequences of balanced harvesting for the stability of size-structured fish populations have also been assessed (Rochet and Benoit 2012, Law et al. 2012). These studies suggest that a balanced harvest could be more productive and stabilizing than selectively harvesting either small fish (mostly prey fish) or big fish (mostly predator fish). Our results offer a more nuanced view by showing that

balancing harvest is not always a win–win solution, but rather an optimal strategy along a tradeoff that balances yield and resilience.

Beyond MSY: trading off yield and resilience in harvested trophic communities

Our results show the existence of a global tradeoff between yield and resilience in mixed predator–prey fisheries, represented by a Pareto-optimality frontier between these services. Different parts of this frontier can be reached by changing prey and predator catchabilities, but also the intensity of harvest. Thus, the tradeoff between yield and resilience is indicative of a tradeoff between a predator-oriented harvest with low yields but high resilience and a prey-oriented harvest with high yields but potentially low resilience.

Interestingly, yield-maximizing strategies are almost never found on the optimality frontier and thus often revealed to be suboptimal when considering multiple objectives. This concurs with Beddington and Cooke (1982), who argue that maximum yields should be reduced to account for the stability of harvested systems. It is also coherent with empirical claims that harvest reduces the resilience of fish stocks (Hsieh et al. 2006, Anderson et al. 2008). As a result, strict MSY policies do not seem to fit into the multi-objective framework of ecosystem-based management (Bennett et al. 2009). This is especially true in multispecies communities in which emergent properties such as resilience are highly constrained by interactions between species.

On the contrary, resilience-maximizing policies are always found to be optimal in this multi-objective context. To improve yield without losing much resilience, managers can be expected to focus harvest on prey with low efforts, in order to maximize resilience. In that case, balancing yield and resilience would imply to focus harvest on prey with a low harvesting intensity. This strategy could bring higher yields than a balanced harvesting, without losing much resilience. Therefore, some level of selectivity can also be beneficial if harvesting pressures are reduced. This is coherent with the claim that favoring a targeted exploitation of fish stocks below maximum sustainable yields could be more efficient than a balanced harvest (Froese et al. 2016). In that sense, maximum sustainable yields can still serve as useful reference points to implement ecosystem-based fisheries management, as long as other objectives are taken into account (Hilborn 2010).

For the sake of a complete analysis, we proposed here the study of a simple model. We notably assumed a linear functional response for predators, which typically leads to stable equilibria. Other functional responses are however possible, and may involve unstable and oscillatory states. To check whether our results can be extended to such dynamics, we numerically investigated a Rosenzweig–MacArthur model, characterized by a type-II functional response (Supplementary material Appendix 2). Consistent with other studies (Ghosh et al. 2014), maximizing predator-only or aggregate prey and predator catches decreases oscillations and often leads the system to a stable state. Investigation of these stable states shows consistent relationships between yield and resilience. In particular, the existence of a general tradeoff between yield and resilience turns out to be robust when considering a non-linear functional response.

Further complexities such as age- or size-structure of the harvested populations could also affect the generality of our conclusions. Resilience losses are for instance known to occur in the context of fisheries-induced disruption of size-structure (Rochet and Benoit 2012). Also in complex food webs with many direct and indirect interactions between species (Bascompte et al. 2005), the relationship between yield and resilience may be strongly dependent on the structure of the food web. Investigating the relevance of our results for more complex systems such as structured populations or food webs is an interesting challenge for future research. This concerns in particular our finding that a balanced harvesting between predator and prey can reconcile resilience maximization with high yields.

References

Anderson, C. N. K. et al. 2008. Why fishing magnifies fluctuations in fish abundance. – Nature 452: 835–839.

Armsworth, P. R. and Roughgarden, J. E. 2003. The economic value of ecological stability. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA 100: 7147–7151.

Barnett, L. A. K. and Baskett, M. L. 2015. Marine reserves can enhance ecological resilience. – Ecol. Lett. 18: 1301–1310.

Bascompte, J. et al. 2005. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. – Proc. Natl Acad. Sci. USA 102: 5443–5447.

Beddington, J. R. and Cooke, J. G. 1982. Harvesting from a prey–predator complex. – Ecol. Model. 14: 155–177.

Bennett, E. M. et al. 2009. Understanding relationships among multiple ecosystem services. – Ecol. Lett. 12: 1394–1404.

Brauer, F. and Soudack, A. C. 1979a. Stability regions in predator–prey systems with constant-rate prey harvesting. – J. Math. Biol. 8: 55–71.

Brauer, F. and Soudack, A. C. 1979b. Stability regions and transition phenomena for harvested predator–prey systems. – J. Math. Biol. 7: 319–337.

Britten, G. L. et al. 2014. Predator decline leads to decreased stability in a coastal fish community. – Ecol. Lett. 17: 1518–1525.

Christensen, V. 1996. Managing fisheries involving predator and prey species. – Rev. Fish Biol. Fish. 6: 417–442.

Clark, C. W. 2006. The worldwide crisis in fisheries: economic models and human behaviour. – Cambridge Univ. Press.

Costanza, R. et al. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. – Nature 387: 253–260.

Côté, I. M. and Darling, E. S. 2010. Rethinking ecosystem resilience in the face of climate change. – PLoS Biol. 8: e1000438.

Donohue, I. et al. 2016. Navigating the complexity of ecological stability. – Ecol. Lett. 19: 1172–1185.

Essington, T. E. and Munch, S. B. 2014. Tradeoffs between supportive and provisioning ecosystem services of forage species in marine food webs. – Ecol. Appl. 24: 1543–1557.

Estes, J. A. et al. 2011. Trophic downgrading of planet Earth. – Science. 333: 301–306.

Froese, R. et al. 2016. A critique of the balanced harvesting approach to fishing. – ICES J. Mar. Sci. 73: 1640–1650.

Garcia, S. M. et al. 2012. Reconsidering the consequences of selective fisheries. – Science. 335: 1045–1047.

Gardmark, A. et al. 2014. Regime shifts in exploited marine food webs: detecting mechanisms underlying alternative stable

states using size-structured community dynamics theory. – Phil. Trans. R. Soc. B 370: 20130262–20130262.
Ghosh, B. et al. 2014. Relationship between exploitation, oscillation, MSY and extinction. – Math. Biosci. 256: 1–9.
Hilborn, R. 2010. Pretty good yield and exploited fishes. – Mar. Policy 34: 193–196.
Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. – Annu. Rev. Ecol. Syst. 4: 1–23.
Hsieh, C. et al. 2006. Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. – Nature 443: 859–862.
Ives, A. R. et al. 2003. Estimating community stability and ecological interactions from time-series data. – Ecol. Monogr. 73: 301–330.
Jacobsen, N. S. et al. 2014. The consequences of balanced harvesting of fish communities. – Proc. R. Soc. B 281: 20132701
Kar, T. K. and Ghosh, B. 2013. Impacts of maximum sustainable yield policy to prey–predator systems. – Ecol. Model. 250: 134–142.
Kuparinen, A. et al. 2016. Fishing-induced life-history changes degrade and destabilize harvested ecosystems. – Sci. Rep. 6: 22245.
Larkin, P. A. 1966. Exploitation in a type of predator–prey relationship. – J. Fish. Res. Board Canada 23: 349–356.
Larkin, P. A. 1977. An epitaph for the concept of maximum sustained yield. – Trans. Am. Fish. Soc. 106: 1–11.
Law, R. et al. 2012. On balanced exploitation of marine ecosystems: results from dynamic size spectra. – ICES J. Mar. Sci. 69: 602–614.
Legović, T. et al. 2010. Maximum sustainable yield and species extinction in ecosystems. – Ecol. Model. 221: 1569–1574.
Lejeusne, C. et al. 2010. Climate change effects on a miniature ocean: the highly diverse, highly impacted Mediterranean Sea. – Trends Ecol. Evol. 25: 250–260.
Loeuille, N. 2010. Influence of evolution on the stability of ecological communities. – Ecol. Lett. 13: 1536–1545.
Mace, P. M. 2001. A new role for MSY in single-species and ecosystem approaches to fisheries stock assessment and management. – Fish Fish. 2: 2–32.
Matsuda, H. and Abrams, P. A. 2006. Maximal yields from multispecies fisheries systems: rules for systems with multiple trophic levels. – Ecol. Appl. 16: 225–237.
May, R. M. et al. 1979. Management of multispecies fisheries. – Science. 205: 267–277.
McCann, K. S. 2000. The diversity–stability debate. – Nature 405: 228–233.
Mueter, F. J. and Megrey, B. A. 2006. Using multi-species surplus production models to estimate ecosystem-level maximum sustainable yields. – Fish. Res. 81: 189–201.
Mumby, P. J. et al. 2013. Evidence for and against the existence of alternate attractors on coral reefs. – Oikos 122: 481–491.
Mumby, P. J. et al. 2016. High resilience masks underlying sensitivity to algal phase shifts of Pacific coral reefs. – Oikos 125: 644–655.
Myers, R. A. and Worm, B. 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. – Nature 423: 280–283.
Myers, R. A. et al. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. – Science. 315: 1846–1850.
Pauly, D. 1979. Theory and management of tropical multispecies stocks. – ICLARM Stud. Rev. 1
Pauly, D. et al. 1998. Fishing down marine food webs. – Science. 279: 860–863.
Pikitch, E. K. et al. 2004. Ecosystem-based fishery management. – Science. 305: 346–347.
Pimm, S. L. and Lawton, J. H. 1978. On feeding on more than one trophic level. – Nature 275: 542–544.
Plank, M. J. and Law, R. 2012. Ecological drivers of stability and instability in marine ecosystems. – Theor. Ecol. 5: 465–480.
Rip, J. M. K. and McCann, K. S. 2011. Cross-ecosystem differences in stability and the principle of energy flux. – Ecol. Lett. 14: 733–740.
Rochet, M.-J. and Benoit, E. 2012. Fishing destabilizes the biomass flow in the marine size spectrum. – Proc. R. Soc. B 279: 284–292.
Rooney, N. et al. 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. – Nature 442: 265–269.
Rosenzweig, M. L. 1971. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. – Science. 171: 385–387.
Scheffer, M. et al. 2009. Early-warning signals for critical transitions. – Nature 461: 53–59.
Trites, A. W. et al. 1997. Competition between fisheries and marine mammals for prey and primary production in the Pacific ocean. – J. Northwest Atl. Fish. Sci. 22: 173–187.
Tromeur, E. and Loeuille, N. 2017. Data from: Balancing yield with resilience and conservation objectives in harvested predator–prey communities. – Dryad Digital Repository, <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.95rf4>.
Walters, C. J. et al. 2005. Possible ecosystem impacts of applying MSY policies from single-species assessment. – ICES J. Mar. Sci. 62: 558–568.
Worm, B. et al. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. – Science. 314: 787–790.
Worm, B. et al. 2009. Rebuilding global fisheries. – Science. 325: 578–585.
Yodzis, P. 1994. Predator–prey theory and management of multispecies fisheries. – Ecol. Appl. 4: 51–58.
Zhou, S. et al. 2010. Ecosystem-based fisheries management requires a change to the selective fishing philosophy. – Proc. Natl Acad. Sci. USA 107: 9485–9489.

Supplementary material (available online as Appendix oik-03985 at <www.oikosjournal.org/appendix/oik-03985>). Appendix 1–2.

Supplementary material

Appendix 1 Analytical calculations

In what follows, we analytically calculate the efforts that lead to the maximization of yield, the maximization of resilience, and the extinction of the predator in the different systems of interest.

Prey and predator harvest

When both prey and predator species are harvested, the system becomes

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \gamma NP - q_N EN \\ \frac{dP}{dt} = e\gamma NP - mP - q_P EP \end{cases} \tag{1}$$

At the trivial equilibrium, both densities fall to zero:

$$N^* = 0 \quad ; \quad P^* = 0 \tag{2}$$

The analysis of stability is done by computing the Jacobian matrix J of the system at the equilibrium. The two eigenvalues λ_1 and λ_2 are real and can be easily calculated. As

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= r - q_N E \quad and \\ \lambda_2 &= -m - q_P E \end{aligned} \tag{3}$$

the system is stable if $E > r/q_N$, that is if the effort is superior to the effort at which the prey population collapses. If $E < r/q_N$, the equilibrium is a saddle-node and new prey individuals can invade. In this case, the new equilibrium would be

$$N^* = K(1 - \frac{q_N E}{r}) \quad ; \quad P^* = 0 \tag{4}$$

Then, the two eigenvalues λ_1 and λ_2 are real and can be easily calculated. As

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= r - q_N E \quad and \\ \lambda_2 &= e\gamma K - m - (\frac{e\gamma K}{r} q_N + q_P)E \end{aligned} \tag{5}$$

the system is stable if $E < r/q_N$ and $E > r(e\gamma K - m)/e\gamma K q_N + r q_P$, that is if the effort is inferior to the prey extinction effort, but superior to the predator extinction effort (see below results for the coexistence equilibrium).

The densities at the coexistence equilibrium are

$$N^* = \frac{m + q_P E}{e\gamma} \quad ; \quad P^* = \frac{1}{\gamma}\left[r\left(1 - \frac{(m + q_P E)}{e\gamma K}\right) - q_N E\right] \tag{6}$$

The predator goes to extinction when the effort is superior or equal to

$$E^{ext} = \frac{r(e\gamma K - m)}{e\gamma K q_N + r q_P} \tag{7}$$

Note that to be positive, this effort requires that $m < e\gamma K$, that is that coexistence is possible in the unharvested equilibrium. The analysis of stability is done by computing the Jacobian matrix J of the system at the equilibrium. If the trace of the Jacobian is negative and its determinant is positive, then the system is considered stable. As

$$\begin{gathered} Tr(J^*) = -\frac{r(m + q_P E)}{e\gamma K} \quad and \\ Det(J^*) = (m + q_P E)\left[r\left(1 - \frac{(m + q_P E)}{e\gamma K}\right) - q_N E\right] \end{gathered} \tag{8}$$

the system is stable if $E < r(e\gamma K - m)/(e\gamma K q_N + r q_P)$, that is if the effort is inferior to the predator extinction effort. If $Tr(J^*)^2 < 4Det(J^*)$, the two eigenvalues are complex and the system undergoes dampened oscillations towards the equilibrium after a perturbation. This equilibrium is described as a stable spiral and the real part of the leading eigenvalue is

$$Re(\lambda_m) = \frac{Tr(J^*)}{2} \tag{9}$$

It follows that the leading eigenvalue decreases with increasing efforts. In the spiral equilibrium, increasing the harvesting effort is thus stabilizing. Now if $Tr(J^*)^2 > 4Det(J^*)$, the two eigenvalues are real and the system reaches the equilibrium without oscillations. This equilibrium is described as a stable node and the real part of the leading eigenvalue is

$$Re(\lambda_m) = \frac{Tr(J^*) + \sqrt{Tr(J^*)^2 - 4Det(J^*)}}{2} \tag{10}$$

It can be shown numerically that the leading eigenvalue increases with increasing efforts. In the node equilibrium, increasing the harvesting effort is thus destabilizing. A spiral-to-node bifurcation is found to occur when $Tr(J^*)^2 = 4Det(J^*)$, that is when

$$E^B = \frac{r(4(e\gamma K)^2) - (4e\gamma K + r)m}{r^2 q_P + 4re\gamma K q_P + 4(e\gamma K)^2 q_N} = E^{RMY} \tag{11}$$

This bifurcation occurs for positive efforts if $m/(e\gamma K) < 4re\gamma K/(4e\gamma K + r)$. As before the bifurcation increasing the effort is stabilizing, and after the bifurcation decreasing the effort is destabilizing, at the bifurcation at stability maximum occurs: we call it *resilience maximizing yield*, or RMY.

At the equilibrium, catches are equal to:

$$q_N E N^* + q_P E P^* = q_N \left(\frac{m + q_P E}{e\gamma}\right) E + \frac{q_P}{\gamma}\left[r\left(1 - \frac{(m + q_P E)}{e\gamma K}\right) - q_N E\right] E \tag{12}$$

As this expression is quadratic it is possible to find an effort for which catches are maximized:

$$E^{MSY} = \frac{1}{2}\frac{r q_P(e\gamma K - m) + m\gamma K q_N}{q_P(\gamma K q_N(e-1) + r q_P)} \tag{13}$$

As $m < e\gamma K$, this effort is positive if $q_N/q_P < r/((1-e)\gamma K))$, that is for a sufficiently low prey-to-predator catchability ratio. Moreover we can show that this effort enables the coexistence of the two species if $m/e\gamma K < r q_P(r q_P + (e-2)\gamma K q_N)/(r q_P(r q_P - \gamma K q_N) + e\gamma K q_N(\gamma K q_N + r q_P))$. Further, it follows from the expression of the effort that increasing prey catchability increases the MSY effort, while increasing predator catchability decreases it.

By replacing the MSY effort into the expression of total catches, we get the expression of yield at MSY:

$$H^{MSY} = \frac{(rmq_P - \gamma K(mq_N + erq_P))^2}{4e\gamma^2 K q_P[(e-1)\gamma K q_N + r]q_P} \tag{14}$$

This yield is positive if $q_N/q_P < r/((1-e)\gamma K))$, which is the condition for a positive MSY effort. By differentiating this expression relatively to q_N, we can investigate the effect of increasing prey catchability on total MSY catches:

$$\frac{\partial H^{MSY}}{\partial q_N} = \frac{[(e+1)rmq_P + (e-1)\gamma K(mq_N - erq_P)][\gamma K(mq_N + erq_P) - rmq_P]}{4e\gamma q_P[(e-1)\gamma K q_N + rq_P]^2} \tag{15}$$

As $m < e\gamma K$ and $q_N/q_P < r/((1-e)\gamma K))$, this derivative is always positive. Thus, increasing prey catchabilities increases total catches at MSY. Likewise, we compute the influence of predator catchability on total yield:

$$\frac{\partial H^{MSY}}{\partial q_P} = \frac{q_N[rmq_P - \gamma K(mq_N + erq_P)][(1+e)mrq_P - (1-e)\gamma K(mq_N - erq_P)]}{4e\gamma {q_P}^2[(e-1)\gamma K q_N + rq_P]^2} \tag{16}$$

As $m < e\gamma K$ and $q_N/q_P < r/((1-e)\gamma K))$, this derivative is always negative. Thus, increasing predator catchabilities decreases total catches at MSY.

To clarify the relative effects of all parameters on the predator extinction risk, an analysis of the effects of all parameters on predator densities is needed. This analysis is done in Figure S1. It appears that increasing r, e and q_P increases predator densities at MSY and thus reduces the extinction risk. The positive effect of increasing the predator catchability is due to the fact that the MSY effort decreases, so that the harvesting pressure on prey is lower at MSY. On the contrary, increasing m and q_N increases this risk. The negative effect of increasing the prey catchability is due to the fact that it also increases the shared MSY effort. As a result, a predator-oriented harvest is more sustainable than a prey-oriented harvest at MSY, as the extinction risk of the predator is lower. The effects of parameters γ and K are more complex. For low parameter values, increasing these parameters reduces the extinction risk, but for higher parameter values, the risk increases. This can come from the fact that at high values

the attack rate and the carrying capacity are respectively associated with prey depletion and high prey intraspecific competition.

We could also compute conditions for which the effort at MSY is inferior to the effort at RMY. However, as these conditions are exceedingly complex, they are not so informative to our purpose.

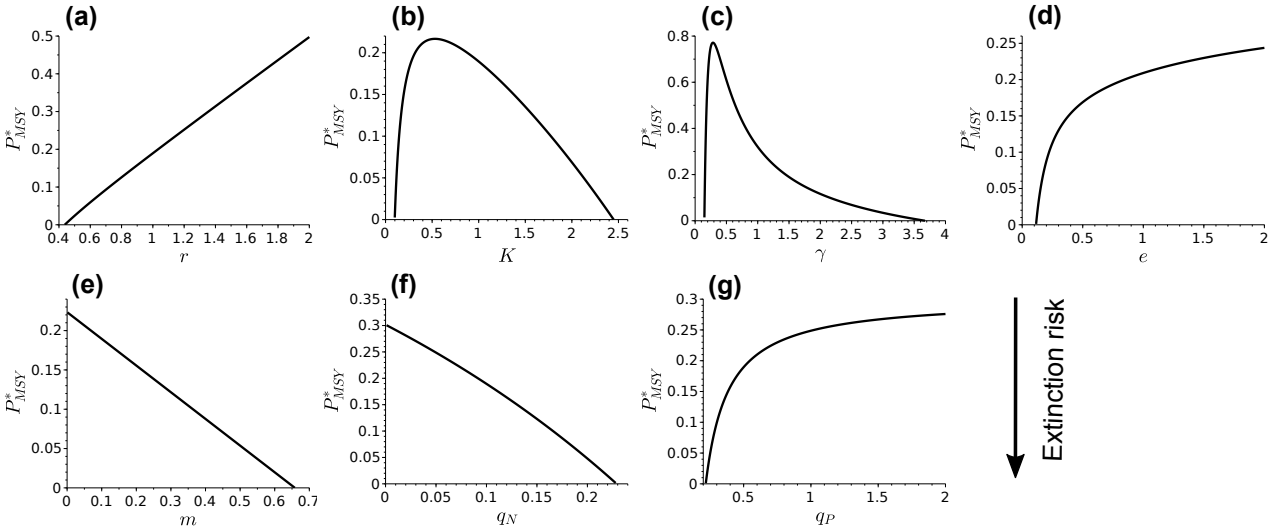


Figure A1: Sensitivity of predator equilibrium density at MSY to parameter values. For each value of the considered parameter, the predator equilibrium density is computed while the other parameters are kept constant. The extinction risk of the predator increases with decreasing predator densities. (a) Varying prey growth rate r. (b) Varying prey carrying capacity K. (c) Varying predator attack rate γ. (d) Varying predator conversion efficiency e. (e) Varying predator mortality rate m. (f) Varying prey catchability q_N. (g) Varying predator catchability q_P. Constant values of the parameters are: $r = 1$, $K = 1$, $m = 0.1$, $e = 0.7$, $\gamma = 1.5$, $q_N = 0.1$, $q_P = 0.5$.

Prey harvest

Results can be deduced from the previous part by setting the predator catchability to zero. Densities at the coexistence equilibrium are

$$N^* = \frac{m}{e\gamma} \quad ; \quad P^* = \frac{1}{\gamma}\left[r\left(1 - \frac{m}{e\gamma K}\right) - q_N E\right] \tag{17}$$

This equilibrium is feasible as long as the effort is inferior to the effort at which the predator goes to extinction, that is

$$E^{ext} = \frac{r}{q_N}\left(1 - \frac{m}{e\gamma K}\right) \tag{18}$$

To be positive, this effort requires that $m < e\gamma K$, that is that coexistence is possible in the unharvested equilibrium. As

$$Tr(J^*) = -\frac{rm}{e\gamma} \quad and \quad Det(J^*) = m\left[r\left(1 - \frac{m}{e\gamma K}\right) - q_N E\right] \tag{19}$$

the system is stable if $E < (r/q_N)(1 - m/e\gamma K)$. Then, as long as the coexistence equilibrium is feasible, it is also stable. If $Tr(J^*)^2 < 4Det(J^*)$, the real part of the leading eigenvalue is

$$Re(\lambda_m) = \frac{Tr(J^*)}{2} \tag{20}$$

It follows that the leading eigenvalue is not changed by increasing efforts. Thus, in the spiral equilibrium, increasing the harvesting effort has no impact on stability. Now if $Tr(J^*)^2 > 4Det(J^*)$, the real part of the leading eigenvalue is

$$Re(\lambda_m) = \frac{Tr(J^*) + \sqrt{Tr(J^*)^2 - 4Det(J^*)}}{2} \tag{21}$$

The leading eigenvalue then increases with increasing efforts. In the node equilibrium, increasing the harvesting effort is thus destabilizing. A spiral-to-node bifurcation is found to occur when $Tr(J^*)^2 = 4Det(J^*)$, that is when

$$E^B = \frac{r}{q_N}\left[1 - \frac{m}{e\gamma K}\left(1 - \frac{r}{e\gamma K}\right)\right] \tag{22}$$

This bifurcation occurs for positive efforts if $m/(e\gamma K) < (e\gamma K)/(e\gamma K - r)$.

At the equilibrium, catches are equal to:

$$q_N E N^* = \frac{m q_N}{e\gamma} E \tag{23}$$

As catches depend linearly on effort, maximizing catches will imply to increase the effort until the predator population collapses. Afterwards, the effort has to be adjusted to reach the MSY of the prey population with the following dynamics:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \gamma NP - q_N EN \tag{24}$$

which equilibrium density is equal to $N^* = K(1 - q_N E/r)$. In that case, catches are maximized when the effort is equal to $r/(2q_N)$.

Predator harvest

Results can be deduced from the first part of the Appendix by setting the prey catchability to zero. Densities at the coexistence equilibrium are

$$N^* = \frac{m + q_P E}{e\gamma} \quad ; \quad P^* = \frac{r}{\gamma}\left(1 - \frac{(m + q_P E)}{e\gamma K}\right) \tag{25}$$

This equilibrium is feasible as long as the effort is inferior to the effort at which the predator goes to extinction, that is

$$E^{ext} = \frac{e\gamma K}{q_P}\left(1 - \frac{m}{e\gamma K}\right) \tag{26}$$

To be positive, this effort requires that $m < e\gamma K$, that is that coexistence is possible in the unharvested equilibrium. As

$$\begin{aligned} Tr(J^*) &= -\frac{r(m + q_P E)}{e\gamma K} \quad and \\ Det(J^*) &= r(m + q_P E)\left(1 - \frac{(m + q_P E)}{e\gamma K}\right) \end{aligned} \tag{27}$$

the system is stable if $E < (e\gamma K - m)/q_P$. Then, as long as the coexistence equilibrium is feasible, it is also stable. If $Tr(J^*)^2 < 4Det(J^*)$, the real part of the leading eigenvalue is

$$Re(\lambda_m) = \frac{Tr(J^*)}{2} \tag{28}$$

It follows that the leading eigenvalue decreases with increasing efforts. In the spiral equilibrium, increasing the harvesting effort is thus stabilizing. Now if $Tr(J^*)^2 > 4Det(J^*)$, the real part of the leading eigenvalue is

$$Re(\lambda_m) = \frac{Tr(J^*) + \sqrt{Tr(J^*)^2 - 4Det(J^*)}}{2} \tag{29}$$

It can be shown numerically that the leading eigenvalue increases with increasing efforts (see Fig. 2). In the node equilibrium, increasing the harvesting effort is thus destabilizing. A spiral-to-node bifurcation is found to occur when $Tr(J^*)^2 = 4Det(J^*)$, that is when

$$E^B = \frac{e\gamma K}{q_P}\left(\frac{4e\gamma K}{4e\gamma K + r} - \frac{m}{e\gamma K}\right) = E^{RMY} \tag{30}$$

At the bifurcation a stability maximum occurs: we call it *resilience maximizing yield*, or RMY.

At the equilibrium, catches are equal to:

$$q_P E P^* = q_P \frac{r}{\gamma}\left(1 - \frac{(m + q_P E)}{e\gamma K}\right) E \tag{31}$$

As this expression is quadratic it is possible to find an effort for which catches are maximized:

$$E^{MSY} = \frac{e\gamma K}{2q_P}\left(1 - \frac{m}{e\gamma K}\right) = \frac{E^{ext}}{2} \tag{32}$$

This effort is positive if $m < e\gamma K$, that is if coexistence is possible in the unharvested system. Moreover, this effort is twice as small as the effort leading to the extinction of the predator. Thus, as long as coexistence is possible without harvest, harvesting predator at MSY is a sustainable strategy.

Our results show that as long as the MSY effort is inferior to the RMY effort, MSY is a stabilizing strategy. It occurs under the following condition:

$$\frac{m}{e\gamma K} < \frac{4e\gamma K - r}{4e\gamma K + r} \tag{33}$$

Interestingly, this condition only depends on biological parameters and not on the predator catchability. In particular, MSY has more chances to be stabilizing if the ratio $e\gamma K/m$ is high. As this ratio describes the rate of growth of an unharvested predator in an equilibrium pristine prey population versus the mortality rate of the predator, we can describe it as the recovery potential of the predator.

Appendix 2 Investigation of a Rosenzweig-MacArthur model.

In what follows, we investigate the impact of harvesting on the resilience of a predator-prey Rosenzweig-MacArthur model, including a type II functional response (see for instance (Ghosh et al. 2014)). The corresponding model can be written as follows:

$$\begin{cases} \dfrac{dN}{dt} = rN\left(1 - \dfrac{N}{K}\right) - \dfrac{\gamma NP}{N + N_0} - q_N EN \\ \dfrac{dP}{dt} = e\dfrac{\gamma NP}{N + N_0} - mP - q_P EP \end{cases}, \tag{34}$$

where N_0 is the half-saturation constant, at which the predator's attack rate reaches half of its maximum. The non-trivial equilibrium can be written as follows:

$$N^* = \frac{N_0(m + q_P E)}{e\gamma - (m + q_P E)} \quad ; \quad P^* = \frac{N^* + N_0}{\gamma}\left[r\left(1 - \frac{N^*}{K}\right) - q_N E\right] \tag{35}$$

The prey isocline (defined by the function $P^*(N^*)$) reaches a maximum at the following prey density:

$$N^{max} = \frac{1}{2}\left[K\left(1 - \frac{q_N}{r}E\right) - N_0\right] \tag{36}$$

It is well known (Rosenzweig 1971, Ghosh et al. 2014) that the system is stable if $N^* > N^{max}$, and that it undergoes oscillations if $N^* < N^{max}$. As it is obvious that predator harvesting

increases N^* and that prey harvesting reduces N^{max}, we can conclude that prey and predator harvesting stabilizes oscillations when the fishing effort is high enough (Ghosh et al. 2014). In fact, it can be shown that maximizing the yield of either the predator only, or of the two species together, necessarily makes the system stable (Ghosh et al. 2014). As in a model with a linear functional response, maximizing prey yield implies to destroy predator populations. To go further, we numerically investigate the resilience of this system for increasing efforts, by focusing on the eigenvalue with the largest real part.

Results are shown in Figure A2. Resilience is here described as the real part of the largest eigenvalue $Re(\lambda_m)$. We did not show here the return time to equilibrium $\tau = -1/Re(\lambda_m)$, as this value becomes meaningless when limit cycles appear (ie, here, when the largest eigenvalue crosses zero). In each case, the unharvested system is unstable, and increasing the fishing effort turns it into a stable system. Then, the resilience of the stable system increases with effort, reaches a maximum and drops close to the extinction of the predator. These results are very similar to those obtained with a linear functional response, except that here we find that increasing fishing pressure can also increase the resilience of a prey-only fishery for intermediate efforts (Fig.A2.a). Interestingly, with a type II functional response, prey-only fisheries can thus reach a resilience maximum.

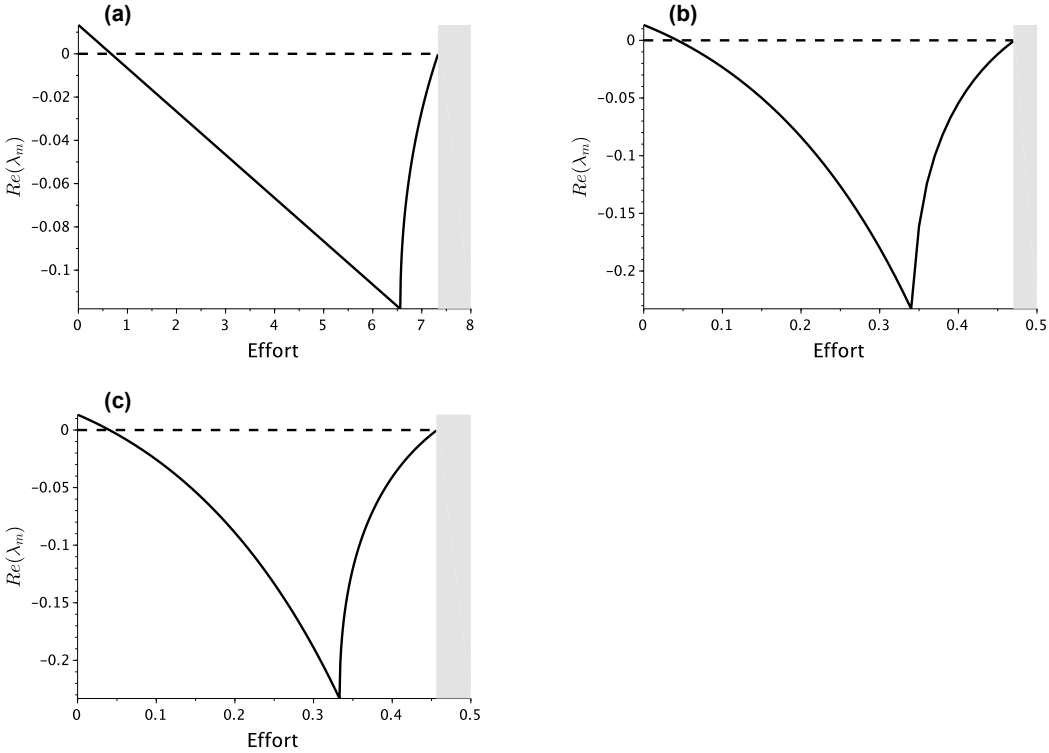


Figure A2: Resilience effects of: (a) prey harvesting, $q_N = 0.1$, $q_P = 0$, as in Fig. 1b in the main text; (b) predator harvesting, $q_N = 0$, $q_P = 0.5$, as in Fig. 2b and 2d; (c) a simultaneous harvesting of predators and prey, $q_N = 0.1$, $q_P = 0.5$, as in Fig. 3b and 3d. Resilience is here described as the real part of the largest eigenvalue. Shaded areas indicate that predators are extinct. Parameters: $r = 1$, $K = 1$, $m = 0.3$, $e = 0.7$, $\gamma = 1.5$, $N_0 = 0.4$.

With the same Rosenzweig-MacArthur model, Ghosh et al. (2014) showed that yield-maximizing policies (MSY) are stable when only the predator is harvested, and when both predator and prey are harvested. Accordingly, the resilience-maximizing equilibrium (RMY) is also necessarily stable. As in these cases we have similar resilience patterns compared to the main text model that rely on a linear functional response, we expect to obtain similar relationships between yield and resilience. As in the main text, we consider different configurations of our system defined by different prey and predator catchabilities. These catchabilities are chosen so that in each configuration of the system, the yield-maximizing

equilibrium can be reached without leading to the loss of the predator. Results are shown in Figure A3. We clearly observe that the pattern described in the main text is robust: a trade-off between a prey-oriented fishery with high productivity but low resilience, and a predator-oriented fishery with low productivity but high resilience. Again, a balanced harvesting between predator and prey allows for a simultaneous management of the two objectives.

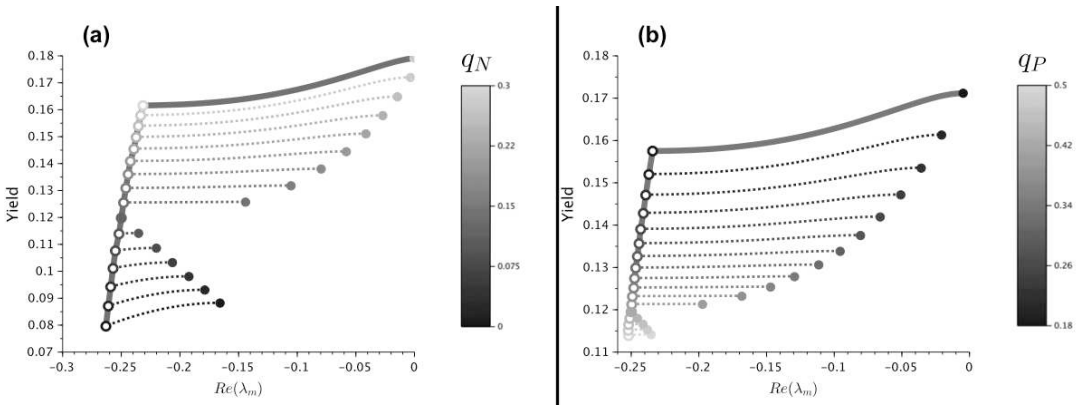


Figure A3: Relationship between yield and return time to equilibrium for varying prey (a) and predator (b) catchabilities, as in Fig. 5 in the main text. Low to high catchabilities values are represented with colors ranging from black to light gray and applied to circles and dotted lines. For each pair of catchabilities, MSY equilibria are shown with filled circles and RMY equilibria are shown with empty circles. For each catchability value, the dotted line traces out the equilibria between MSY and RMY, with effort varying along the line. Thus, each pair of circles and line represents a different catchability parameter value. Dotted lines indicate, for each catchability, all intermediate equilibria between MSY and RMY. The thick dark-gray line shows the global Pareto frontier between yield and resilience. Parameters: $r = 1$, $K = 1$, $m = 0.3$, $e = 0.7$, $\gamma = 1.5$, $N_0 = 0.4$, $q_P = 0.5$ in (a), $q_N = 0.1$ in (b).

References

Ghosh, B. et al. 2014. Relationship between exploitation, oscillation, MSY and extinction. - Math. Biosci. 256: 1–9.

Rosenzweig, M. L. 1971. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. - Science. 171: 385–387.

CHAPITRE VII

Multi-objective fishing patterns in complex size-structured food webs

NOTE

Cette étude a bénéficié du travail de stage de M1 de Victor Lisembart. De nouvelles simulations sont en cours afin d'étudier un ensemble plus important de réseaux trophiques. Ces simulations sont réalisées sur le cluster HPCave de Sorbonne Université.

Multi-objective fishing patterns in complex size-structured food webs

Eric Tromeur[1,2,3,,a], Luc Doyen[3,b] , Nicolas Loeuille[,2,c]

[1] AgroParisTech, Univ Paris-Saclay, 16 rue Claude Bernard, 75231, Paris, France

[2] Sorbonne Université, Univ Paris Diderot, Univ Paris-Est Créteil, CNRS, INRA, IRD, Institute of Ecology and Environmental Sciences of Paris, iEES Paris, F-75252, Paris, France

[3] GRETHA, CNRS, University of Bordeaux, avenue Leon Duguit, 33608, Pessac, France

[a] Email: eric.tromeur@agroparistech.fr

[b] Email: luc.doyen@u-bordeaux.fr

[b] Email: nicolas.loeuille@sorbonne-universite.fr

Corresponding author: Eric Tromeur, eric.tromeur@agroparistech.fr, +33644272248, Sorbonne Université, Institute of Ecology and Environmental Sciences of Paris, iEES Paris, F-75252, Paris, France

Abstract

Operationalizing the ecosystem approach to fisheries requires to design fishing patterns that account for ecosystem complexities, and that satisfy potentially contradicting management objectives. In this study we show how well-designed fishing patterns can help to reconcile the preservation of biodiversity with the maintenance of high yields and profits. We generate size-structured food webs, which features are consistent with empirical food webs from the EcoBase repository. The investigation of fixed fishing patterns shows that focusing on small sizes favors yield and profits at the expense of biodiversity, while focusing on large sizes favors biodiversity. If prices increase more than proportionally with size, maximum profits are obtained with an indiscriminate fishing pattern. We then compute fishing patterns that allow to jointly maximize yield or profits with biodiversity. For each food web, we obtain an optimal trade-off frontier between the ecological and economic objectives. Multi-objective optimal fishing patterns always favor the preservation of the largest trophic levels. Furthermore, consistently with the investigation of fixed fishing patterns, favoring yield or profits implies to focus on small trophic levels when prices increase less than linearly with size, while favoring biodiversity conservation implies to focus on larger sizes. We conclude that more balanced fishing patterns could help reconciling economic and ecological objectives.

Keywords

Fishing pattern, multi-objective optimization, food web, size spectrum, Pareto frontier

Introduction

The vast majority of fisheries management plans do not account for ecosystem complexities, such as the multispecies nature of fisheries (Skern-Mauritzen et al. 2016). This has major consequences on ecological sustainability: for instance, the application of single-species policies to complex food webs has been shown to affect their structure (Walters et al. 2005). Furthermore, usual management policies such as *maximum sustainable yield* (MSY) only aim at optimizing single objectives - yield in the case of MSY (Larkin 1977). In mixed fisheries, single-objective policies such as yield- or profit-maximization can induce the overexploitation or the extinction of the least productive and least valuable species (Tarizzo et al. 2018, Tromeur and Doyen 2018).

Contrary to such single-species and single-objective approaches, ecosystem-based fisheries management (EBFM) aims at integrating ecosystem processes to achieve multiple management targets (FAO 2003, Pikitch et al. 2004). How to implement such a multi-species and multi-objective approach remains however in discussion (Sanchirico et al. 2008, Doyen et al. 2017). In that respect, a crucial question is how to distribute the fishing mortality among harvested species to achieve the different management goals (Kellner et al. 2011). Identifying sustainable fishing patterns, or sustainable allocations of fishing mortality among species, is thus key to achieve an ecosystem approach to fisheries.

First, changing fishing patterns can help accounting for the structure of harvested food webs. Rochet et al. (2011) found for instance with a size-based multispecies model, that targeting small species induces stronger biodiversity losses than focusing on large species. Moreover, an unselective catch often turns out to be less disruptive in terms of species richness. Such results challenge the widely held view that selectivity promotes sustainability in fisheries. Selective fishing of species can for instance disrupt the structure of marine food webs (Zhou et al. 2010). Instead, it is now suggested that harvesting all species of a food web

relative to their productivity could be more sustainable and productive than focusing on certain species (Garcia et al. 2012).

Second, changing fishing patterns can help balancing multiple management objectives. Andersen et al. (2015) showed that shifting from a focus on large species to a focus on smaller species could increase yield and rent at the expense of total fish biomass, suggesting a trade-off between economic and ecological objectives. Using a similar model, Jacobsen et al. (2017) found that the re-allocation of fishing efforts between larger and smaller fish could help find a balance between an ecological and an economic objective. Tromeur and Loeuille (2017) also showed with a simple predator-prey model that a prey-oriented harvest favors high yields but low resilience, while a predator-oriented harvest brings higher resilience but lower yields.

Fish size is a crucial trait, both from an ecological and an economic point of view. In fact, sizes constrain predator-prey interactions, and therefore the structure of food webs (Loeuille and Loreau 2005, Brose et al. 2006). Recent studies have also evidenced the evolutionary downsizing effect of fishing activities (Sharpe and Hendry 2009), which could shift reference points such as *maximum sustainable yield* (Heino et al. 2013), potentially impacting the profitability of fisheries (Eikeset et al. 2013). Therefore, accounting for size structure and size changes is crucial to operationalize EBFM.

In this study, we aim at finding multi-objective optimal fishing patterns in realistic size-structured food webs. To do so, we use an eco-evolutionary algorithm inspired by Loeuille and Loreau (2005), that allows for the emergence of complex size-structured food webs. The comparison with real marine food webs from the EcoBase database shows that our model food webs display realistic features. We assess the consequences of fixed fishing patterns, and we then compute Pareto-optimal fishing patterns that allow to balance yield or profits with biodiversity. We find that fishing patterns focused on lower trophic levels often favor yield or profits at the expense of biodiversity, while fishing patterns focused on higher

trophic levels favor biodiversity at the expense of economic objectives. More balanced fishing patterns could thus help reach a balance between ecological and economic objectives.

Methods

Size-structured harvested food web model

We consider a *n*-morphs food web, in which the dynamics of morph *i* with biomass N_i and body size x_i are given by

$$\frac{dN_i}{dt}=N_i\left(f(x_i)\sum_{j=0}^{i-1}\gamma(x_i,x_j)N_j - m(x_i) - \sum_{j=1}^{n}\alpha(x_i,x_j)N_j - \sum_{j=i+1}^{n}\gamma(x_j,x_i)N_j - F(x_i)\right), \quad (1)$$

where the x_i are ranked in ascending order, $f(x_i)$ is the conversion efficiency of morph *i* and $m(x_i)$ is its size-dependent mortality rate. Following allometric rules (Brown et al. 2004), these two parameters relate to body size as follows:

$$f(x_i)=f_0 x_i^{-0.25} \quad \text{and} \quad m(x_i)=m_0 x_i^{-0.25} \quad (2)$$

The attack rate of predator *j* on prey *i* is log-normally distributed relative to the ratio between x_j and x_i:

$$\gamma(x_i,x_j)=\frac{\gamma_0}{\sigma_P\sqrt{2\pi}}\exp\left[\frac{-(\ln(x_i)-\ln(x_j)-d)^2}{2\sigma_P^2}\right], \quad (3)$$

where γ_0 describes the strength of predation, σ_P describes the width of the predation kernel, and d is the optimal size distance between the predator and the prey. Therefore, the attack rate is maximal when the logarithm of the prey-to-predator size ratio $\ln(x_i/x_j)$ is equal to d. Likewise, competition strength between *i* and *j* is log-normally distributed relative to the ratio between their sizes:

$$\alpha(x_i,x_j)=\frac{\alpha_0}{\sigma_C\sqrt{2\pi}}\exp\left[\frac{-(\ln(x_i)-\ln(x_j))^2}{2\sigma_C^2}\right], \quad (4)$$

where α_0 describes the strength of competition and σ_C describes the width of the competition kernel. Competition intensity is therefore larger when the two species display the same size. Finally, morphs depend on a basal resource, characterized by the following dynamics:

$$\frac{dN_0}{dt} = I - eN_0 + \nu\left(\sum_{i=1}^{n} m(x_i)N_i + \sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{n} \alpha(x_i, x_j)N_iN_j + \sum_{i=1}^{n}\sum_{j=0}^{i-1}(1-f(x_i))\gamma(x_i, x_j)N_iN_j\right) - \sum_{i=1}^{n}\gamma(x_i)N_iN_0 \quad (5)$$

where I is the nutrient input, e is the loss rate, and ν is the share of nutrient that remains in the system during recycling. We consider that this basal resource is not harvested.

The fishing mortality of a morph of size x_i can be written as:

$$F(x_i) = q(x_i)E, \quad (6)$$

where $q(x_i)$ is the size-dependent catchability of morph *i* and E is the fishing effort. To run the eco-evolutionary algorithm, we consider that catchabilities are the same for all morphs. We use the following parameter values: $\forall i,\ q(x_i)=1$ and $E=0.1$. We then allow catchabilities to change according to sizes, in order to evaluate fixed fishing patterns, and to find Pareto-optimal fishing patterns (see Results).

Food web generation

Food webs emerge from a single morph, following an evolutionary algorithm. At each time step, all morphs mutate with a probability of 10^{-5} per unit mass. Mutants are then drawn from the interval $[0.8x_i, 1.2x_i]$, with an initial biomass of 10^{-6}. Morphs which density goes below 10^{-6} are considered extinct. Simulations are run during 10^9 time steps. Numerical simulations are performed in C++, using the Runge-Kutta-Fehlberg method from the GNU Scientific Library (Galassi et al. 2016). We use parameter values that are similar to the ones used by Brännström et al. (2011): $I=10$, $e=0.01$, $\nu=0.5$, $d=3$, $m_0=0.1$, $f_0=0.3$,

$\gamma_0 = 10$. Previous studies have shown that variations in the values of predation deviation σ_P and competition intensity α_0 allow for the emergence of constrasted trophic structures, that are similar to empirical food webs (Loeuille and Loreau 2005, Allhoff et al. 2015). We run 72 simulations, with different values of predation deviation $(\sigma_P = 1, 1.1, 1.2, 1.3, 1.4, 1.5, 1.6, 1.7)$, and competition intensity $(\alpha_0 = 1, 1.2, 1.4, 1.6, 1.8, 2, 2.2, 2.4, 2.6,)$.

Management objectives

We consider an ecological objective - maintaining biodiversity - and two economic objectives - maintaining high aggregate yields and profits. To measure biodiversity, we use the Shannon index (Peet 1974), that can be expressed as follows:

$$B = -\sum_{i=1}^{S} p_i \log(p_i) \quad \text{with} \quad p_i = \frac{N_i}{\sum_{i=1}^{S} N_i} \tag{7}$$

This index is low if the number of morphs is low, but also if a great part of total biomass is represented by a single of a few morphs. Aggregate yield is expressed as the sum of catches on all morphs:

$$Y = \sum_{i=1}^{n} q(x_i) N_i E \tag{8}$$

Aggregate profits are expressed as the sum of revenues minus fishing costs, on all morphs:

$$\pi = \sum_{i=1}^{n} p(x_i) q(x_i) N_i E - c_0 E \tag{9}$$

where $p(x_i)$ is the size-dependent price and c_0 is the constant per-unit-effort cost.

Following (Mullon et al. 2012), prices are represented by the following size-dependent function:

$$p(x_i) = p_0 (1 + x_i)^{\eta}, \tag{10}$$

where the exponent η is assumed to be positive. If $\eta < 1$, the function is concave, if $\eta = 1$ the function is positive, and if $\eta > 1$ the function is convex, denoting strong responses of

prices to fish size. In the simulations, we consider that $p_0=1$. We also consider a constant per-unit-effort cost $c_0=1$.

Comparison with empirical marine food webs

We extracted 139 empirical marine food webs models found in the EcoBase repository. This database collects all Ecopath with Ecosim (EwE) models that have been published since 1984 (Colléter et al. 2015). For food webs with several published EwE models, we chose the most recent models, or the models describing the most recent period. Hence, selected food webs are not redundant. We extracted the diet composition matrix of each model, which we turned into a binary matrix of interactions. For each food web, we aggregated species or groups that do not predate on any other species into a single group, similar to the basal resource N_0 in our model. To compare these empirical binary adjacency matrices with our model food webs, we transformed our food webs into binary food webs, and we considered that a consumption link is present if the prey represents more than 20% of the predator's diet. A similar cutoff rule is used in (Allhoff et al. 2015).

Several network measures were used to compare the generated food webs with the empirical food webs: the proportion of bottom species, that feed on the bottom resource; the connectance, that describes the proportion of realized links ($C=2L/(n(n-1))$), n being the number of species and L the number of links); the characteristic path length, defined as the average number of links along the shortest paths between two species; the proportion of intermediate species, that are neither bottom not top; the proportion of omnivores, that eat at different levels; the proportion of top predators, that are not predated by other species.These measures were chosen in accordance with previous studies characterizing food web structure (Dunne et al. 2004, Loeuille and Loreau 2005, Allhoff et al. 2015).

Results

Emergence of size-structured food webs

We obtain 72 diversified food webs. Beginning with a single morph that predates upon the bottom resource, the evolutionary process of mutation and selection of successful variants leads to the emergence of a complex size-structured food web. As noticed by Loeuille and Loreau (2005), the structure of the obtained food web is dependent on predation and competition functions (see also Appendix, Figure S1).

Size-structured food webs can be characterized by their size spectrum - the relationship between biomass and sizes of morphs. Size spectra of two distinct food webs are shown in Figure 1. The size spectrum of the food web characterized by a small predation kernel displays two peaks (Fig. 1a), suggesting that the food web is clustered in distinct trophic levels. On the contrary, for larger predation kernels, the size spectrum is more linear, lower sizes and trophic levels being associated with higher biomass (Fig. 1b). This suggests that food webs with large predation kernels have no clear trophic structure. This can be understood as follows: if predation kernels are small, a new morph can survive and strive only if its size is close to e^d times the size of the prey, creating food webs packed in distinct trophic levels. On the contrary, if all morphs have large predation kernels, they can strive on a larger range of sizes, thereby blurring the trophic structure of the food web. As shown by Loeuille and Loreau (2005), the intensity of competition also has an effect on trophic structure, as strong competition between morphs of similar sizes favors morphs with dissimilar sizes, thus flattening the size spectrum.

Obtained size spectra are coherent with previous empirical and theoretical studies. As shown in Figure 1a and 1b, the relationship between the decimal logarithms of biomass and size can be approximated by linear regressions, with coefficients ranging from approximately -0.5 to -0.77. This range of values agrees with empirical studies such as (Damuth 1981), and with studies of exploited fisheries (Jennings and Blanchard 2004). As shown in the Appendix,

this slope decreases with the width of the predation kernel, implying that larger morphs are less abundant when morphs can predate on a larger range of sizes.

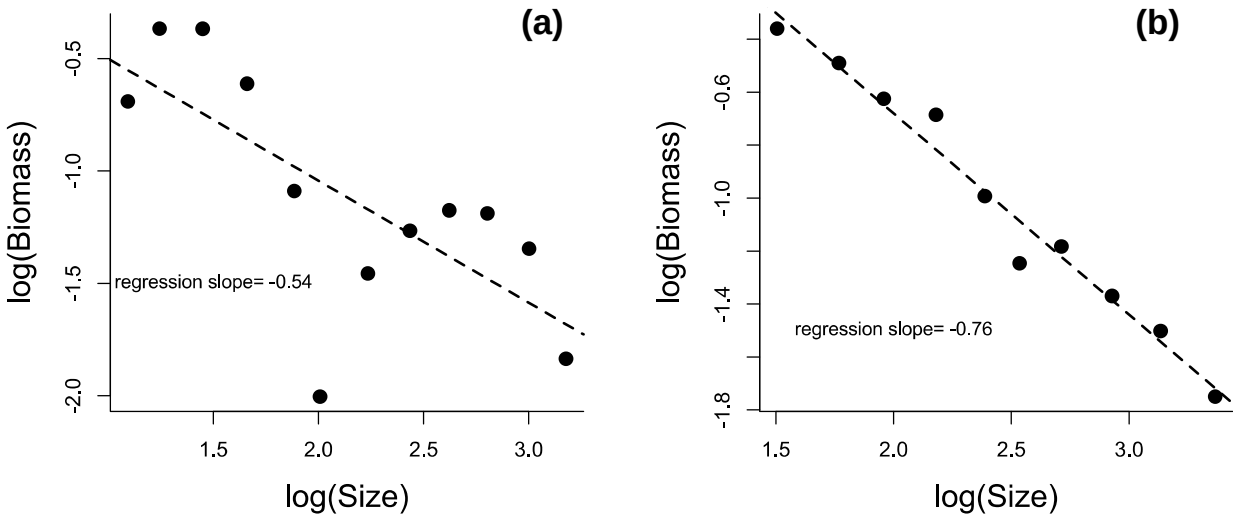


Figure 1: Size spectra of food webs structured in distinct trophic levels (a), or not (b). The same parameters are used in the two simulations, except the standard deviation of predation ($\sigma_P = 1.1$ in (a) and $\sigma_P = 1.7$ in (b)). The intensity of competition is set to $\alpha_0 = 1$.

Comparison with empirical food webs

We compare the obtained model food webs with empirical marine food webs from the EcoBase repository. Network measures of empirical and model food webs are shown in Figure 2. It shows that relative to the number of species, features from model food webs are close to features from empirical food webs. However, model food webs do not describe the entire variability of real food webs. This may be due to our choice of parameter ranges, producing small numbers of morphs (less than 20 morphs), and therefore small trophic networks. For instance, as the proportion of top predators decreases with the number of morphs (Fig. 2d), the average proportion of top predators in model food webs is high relative to empirical food webs. Likewise, the average proportion of omnivores is low compared to real food webs (Fig. 2f). Nevertheless, as model food webs display realistic features, they can be used to assess the bio-economic consequences of different fishing strategies.

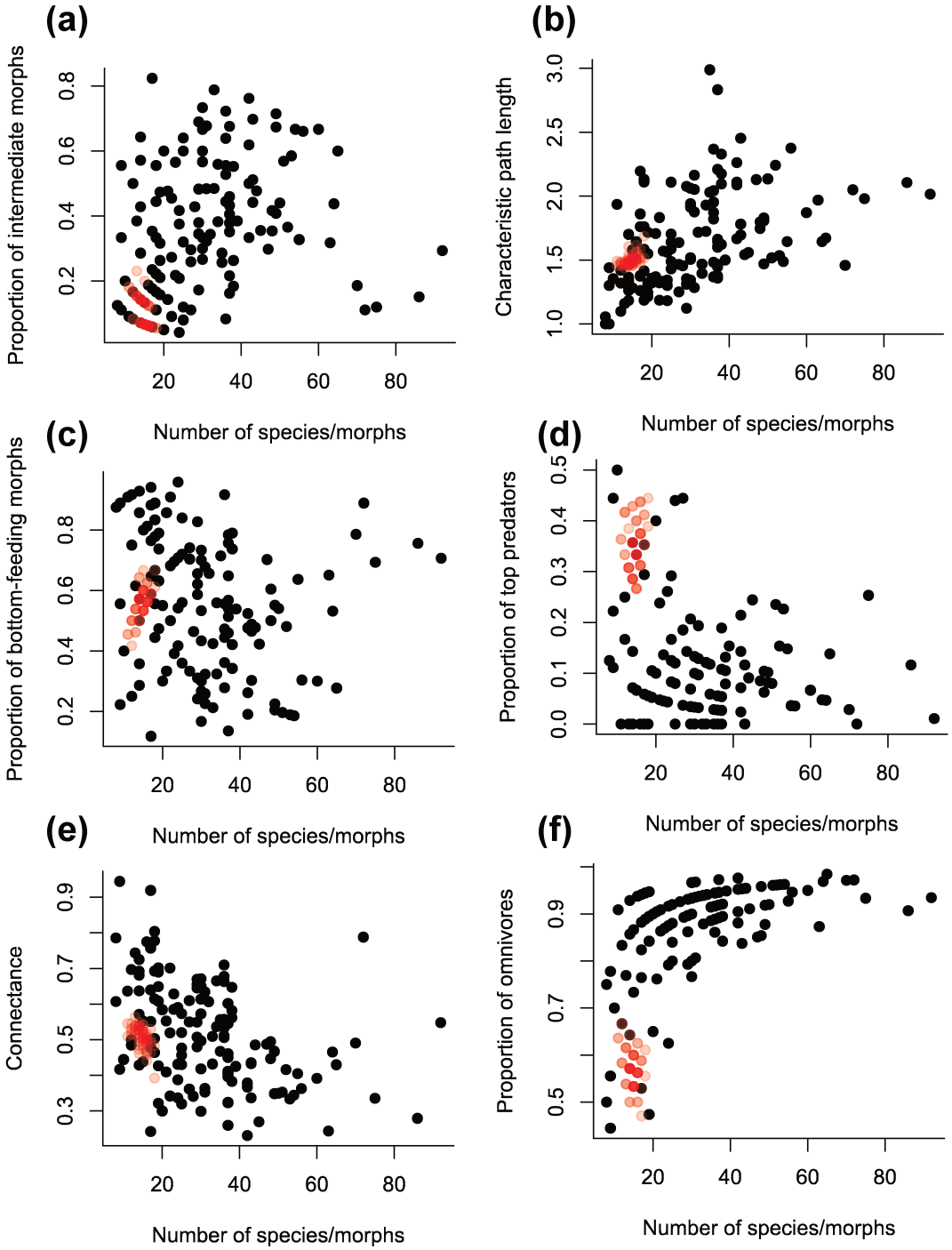


Figure 2: Relationship between network features and the number of morphs in empirical food webs (black points) and in model food webs (red points).

Assessment of linear fishing patterns

We aim at finding fishing patterns that allow to balance different management objectives, such as biodiversity, yield and profits. We begin by investigating the performances of fixed fishing patterns. We assume that catchability depends linearly on size as follows:

$$q(x_i)=q_0\left[1+\alpha\left(\frac{2x_i-(x_{max}-x_{min})}{x_{max}-x_{min}}\right)\right] \tag{11}$$

where x_{max} is the size of the largest morph, x_{min} is the size of the smallest morph, α is a selectivity parameter, and q_0 is a baseline catchability value. Changing α modifies the fishing pattern as follows: if $\alpha>0$, catchability increases with size, while if $\alpha<0$, catchability decreases with size, and if $\alpha=0$, catchability is equal to q_0 for all sizes. These different fishing patterns are illustrated in Figure 3a, and results are shown in Figure 3b,c,d. Simulations are run on 1000 time steps, which allows the system to reach equilibrium. Evolutionary dynamics can be neglected on such time ranges, as the probability of a new mutant invading the system is very low.

We observe a general negative relationship between yield and biodiversity, that is mediated by the slope of the fishing pattern. In particular, biodiversity increases with α, while yield decreases with α (Fig. 3b). Therefore, focusing on small sizes favors yield at the expense of biodiversity, and focusing on large sizes favors biodiversity at the expense of yield. Interestingly, a balance between yield and profits is reached for intermediate values of α, corresponding to an indiscriminate fishing pattern. When price increases less than proportionally with size ($\eta<1$), we observe a similar negative relationship between profits and biodiversity (Fig. 3c), where low α values favor profits, while high α values favor biodiversity. But when price increases more than proportionally with size ($\eta>1$), we observe a hump-shaped relationship between profits and biodiversity: for low α values (and low biodiversity), profits increase with biodiversity, while for large α values (and high biodiversity), profits decrease with biodiversity. Intermediate α values therefore allow for a maximum in profits, corresponding to intermediate values of the biodiversity index. These results suggest that when price increases more than linearly with size ($\eta>1$), shifting from a fishery focused on small sizes ($\alpha<0$) to an indiscriminate fishery ($\alpha=0$) could allow for a simultaneous increase in profits and biodiversity.

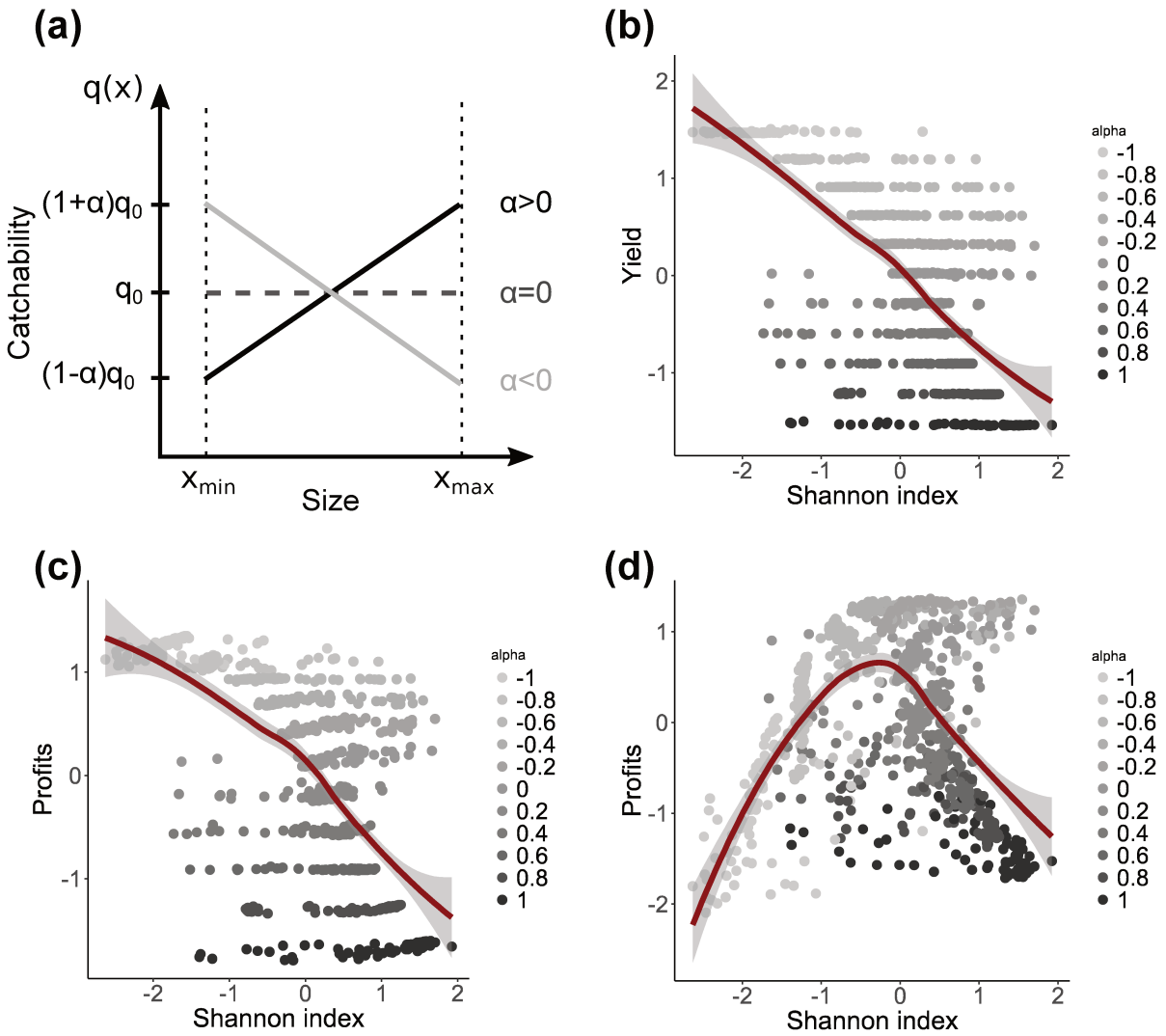


Figure 3: Influence of fixed fishing patterns on yield, profits and biodiversity. (a) Illustration of the different assessed fishing patterns, depending on the focus on large sizes α. (b) Relationship between yield and biodiversity, depending on parameter α. (c) Relationship between profits and biodiversity, when price increases less than proportionally with size ($\eta=0.5$). (d) Relationship between profits and biodiversity, when price increases more than proportionally with size ($\eta=1.5$). Values of yield, profits and Shannon index are scaled for each food web. Local regressions and 95% confidence intervals are shown by red lines and shaded grey areas.

Computation of multi-objective fishing patterns

We now aim at finding fishing patterns that simultanously optimize biodiversity and yield. This corresponds to the following multi-objective optimization problem:

$$\max_{q_1,\dots,q_N} (Y, B) \quad \text{so that} \quad \forall i,\ N_i = N_i^*,\ q_i \in [0,2] \tag{12}$$

where Y and B are respectively defined in Eq. (8) and (7), and N_i^* is the equilibrium biomass of morph *i*, after simulations of 1000 time steps. Catchabilities are constrained so that they cannot be increased by a factor larger than 2, and the fishing effort remains constant.

To solve this problem, we use a procedure that selects catchabilities that simultaneously improve the two considered objectives. When it becomes impossible to improve an objective without harming the other one, obtained fishing patterns are said to be Pareto-optimal. To look for Pareto-optimal solutions, we use the NSGA-II genetic algorithm from the *mco* package in R (Mersmann et al. 2014). This type of algorithm works as follows: a population of solutions (called "chromosomes", here a vector of catchabilities) is randomly generated; chromosomes undergo mutation and crossing overs, and mutant solutions that jointly increase the objectives are kept. After a defined number of generations, the algorithm stops and indicates whether solutions are Pareto-optimal or not. Here we run the algorithm on 20 generations with a population of 20 solutions, which is sufficient to obtain Pareto-optimal solutions.

The optimization problem is solved for all 72 generated food webs. The average Pareto frontier between yield and biodiversity is shown in Fig. 4a. Managers favoring a production policy will tend towards the yield-optimizing end of the frontier (red point in Fig. 4a), while managers favoring a conservation policy will tend towards the biodiversity-optimizing end of the frontier (blue point in Fig. 4a). This frontier is concave, implying that managers interested in both yield and biodiversity will often favor a balanced policy between these two objectives (green point in Fig. 4a). Average Pareto-optimal relationships between catchability and size are shown in Fig. 4b. We compare three Pareto-optimal fishing patterns,

corresponding to the production policy (in red), the conservation policy (in blue) and the balanced policy (in green). For each food web, we scale sizes to values ranging between 0 and 1. We approximate the fishing patterns by local regressions, that we interpolate on the whole size range. We then compute the average fishing patterns, with 95% confidence intervals.

A production policy (in red in Fig. 4b) implies significantly higher catchabilities than conservation and balanced policies. For large sizes, the three fishing patterns display similar negative relationships between catchability and size, indicating that preserving high trophic levels is always beneficial. The three policies mainly differ for small to intermediate sizes (for sizes lower than 10-40% of the largest size). In these size ranges, the slope of the fishing pattern is negative in the production policy, positive in the conservation policy, and close to zero in the balanced policy. Therefore, a production policy implies to focus on the smallest sizes, a conservation policy implies to focus on higher sizes, and a balanced policy implies a more balanced fishing pattern, which is consistent with results from fixed fishing patterns.

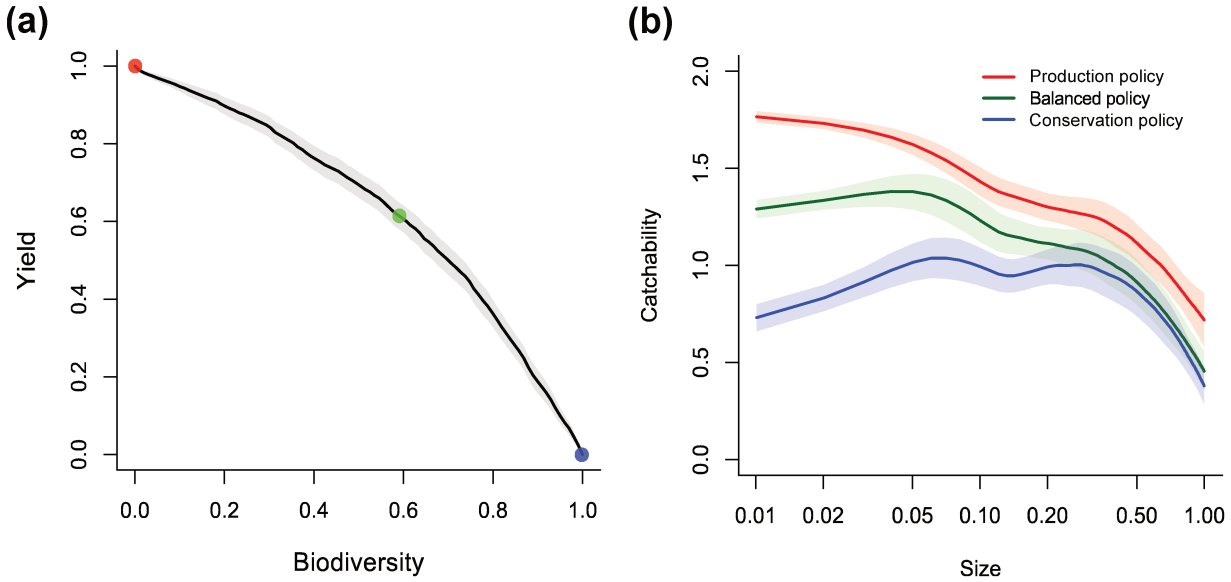


Figure 4: Comparison between Pareto-optimal fishing patterns relative to yield and biodiversity, on all model food webs. (a) Average Pareto frontier between yield and biodiversity, which values are scaled between 0 and 1. Red, blue and green points respectively indicate policies that favor production, biodiversity, or a balance between these two objectives (b) Average fishing patterns, with shaded areas representing the 95% confidence intervals. Scaled values of sizes are shown on the x-axis, on a logarithmic scale.

We now investigate fishing patterns that simultanously optimize biodiversity with yield, which corresponds to the following multi-objective optimization problem:

$$\max_{q_1,\cdots,q_N} (\pi, B) \quad \text{so that} \quad \forall i,\ N_i = N_i^*,\ q_i \in [0,2] \tag{13}$$

where π and B are respectively defined in Eq. (9) and (7), and N_i^* is the equilibrium biomass of morphs i, after simulations of 1000 time steps. Again, catchabilities are constrained so that they cannot be increased by a factor larger than 2, and the fishing effort remains constant.

The optimization problem is solved for all 72 generated food webs, and results are shown in Figure 5. A production policy implies significantly higher catchabilities than conservation and balanced policies. Moreover, for the largest sizes (larger than 20-40% of the

largest size), the relationship between catchability and sizes is negative. Therefore, all policies imply to spare the largest sizes. The three policies differ for small to intermediate sizes (smaller than 20% of the largest size), depending on the relationship between price and size. When price increases less than linearly with size (Fig. 5a), the profit policy implies to focus on small sizes (smaller than 5% of the largest size), the conservation policy implies to focus on larger sizes (approximately 20% of the largest size), and the balanced policy implies to focus on intermediate sizes (approximately 5% of the largest size). These results are very similar to the yield vs. biodiversity optimization, shown in Figure 4b. When price increases linearly with size (Fig. 5b), results are similar, except that the profit policy implies to focus on sizes close to 7% of the largest size. When price increases more than linearly with size (Fig. 5c), all policies imply to focus on relatively large morphs (close to 20% of the largest size), while the smallest and largest morphs are spared. Indeed, as the price of large morphs is very high, favoring profits implies to focus on the largest sizes. However, as focusing on the largest sizes could be detrimental to biodiversity, profit policies do not imply to focus on the largest sizes, but on intermediate sizes (close to 20% of the largest size). Therefore, when prices increase more than linearly with sizes, profit and conservation policies display very similar fishing patterns.

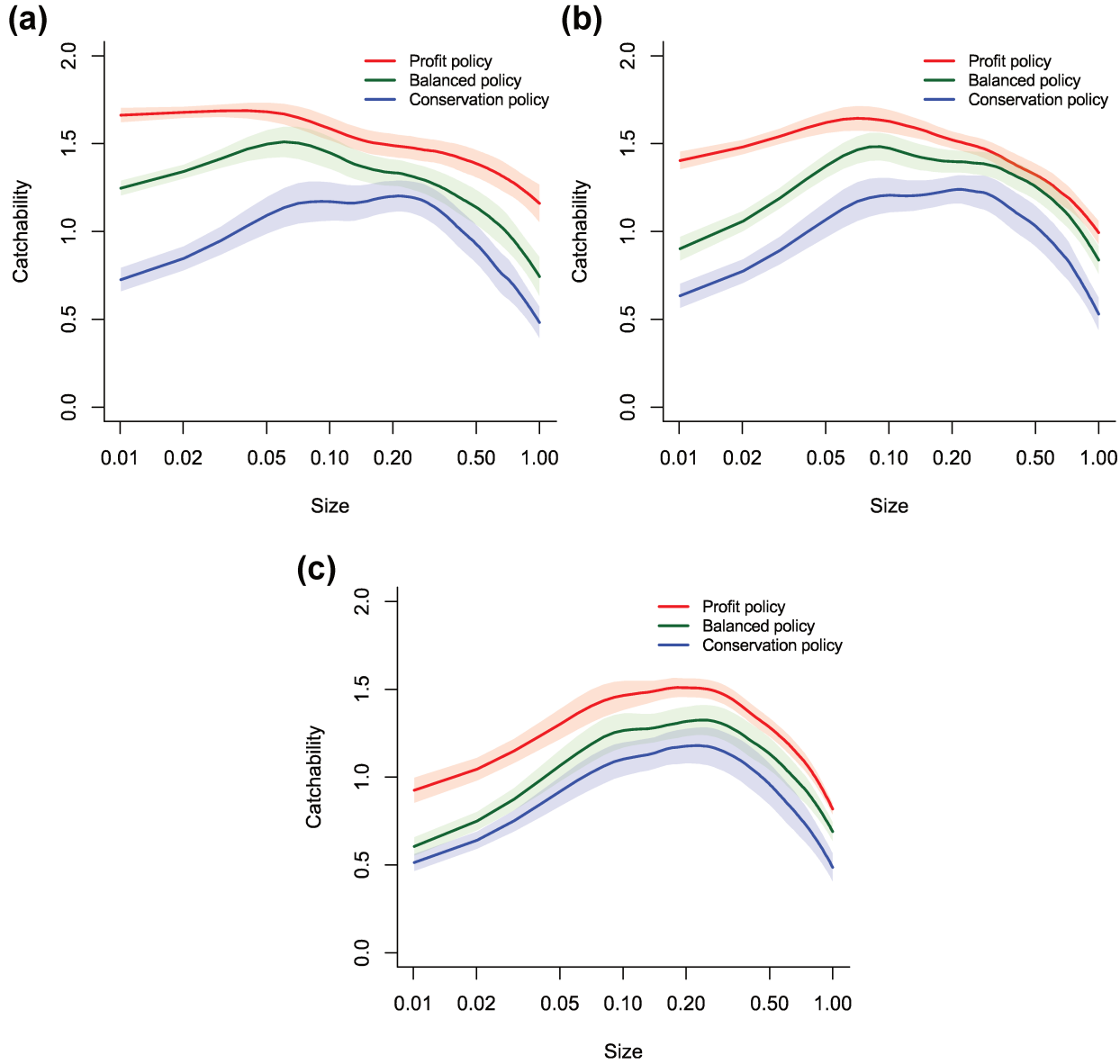


Figure 5: Comparison between Pareto-optimal fishing patterns relative to profits and biodiversity, when price increases less than linearly with size (a, $\eta = 0.5$), when price increases linearly with size (b, $\eta = 1$), and when price increases more than linearly with size (c, $\eta = 1.5$). The profit policy is shown in red, the conservation policy is shown in blue, and the balanced policy is shown in green. Local regression lines (*loess* algorithm) are shown by red, blue, and green plain lines, while the shaded areas represent 95% confidence intervals. The x-axis shows the scaled sizes, on a logarithmic scale.

Discussion

Our eco-evolutionary algorithm, inspired by Loeuille and Loreau (2005), allows for the emergence of realistic size-structured food webs. First, the size spectra of these food webs, or the relationship between biomass and size, is consistent with empirical size spectra. Indeed, the relationship between the logarithm of the biomass and the logarithm of the size is almost linear, in accordance with empirical data (Jennings and Blanchard 2004, Blanchard et al. 2009). Moreover, the slope of this regression is consistent with empirical values (Jennings and Blanchard 2004). Second, the comparison with empirical food webs from the EcoBase database shows that our model food webs display realistic features, which is consistent with studies by Loeuille and Loreau (2005) and Allhoff et al. (2015). These conclusions suggest that our modeling approach is appropriate to investigate the impact of fishing patterns on marine food webs.

First, we show that favoring yield or profits often implies to focus harvest on lower trophic levels. In fact, the investigation of fixed fishing patterns shows that focusing on small sizes favors yield at the expense of biodiversity conservation. Moreover, results from the multi-objective optimization show that a production policy implies to focus on low trophic levels. These results agree with conclusions from Tromeur and Loeuille (2017) that in a predator-prey fishery, higher prey catchabilities favor yield at the expense of resilience and predator conservation. Likewise, results from Jacobsen et al. (2017) suggest that Pareto-optimal fishing patterns with a focus on small sizes favor yield at the expense of conservation. Higher yields can indeed be derived from fishing low trophic levels than high trophic levels, as the conversion of prey to predators implies energy losses (Christensen 1996). Moreover, harvesting low trophic levels reduces the amount of resources for higher trophic levels, therefore threatening their survival. Accordingly, Smith et al. (2011) have shown that fishing low trophic levels affects biodiversity conservation, particularly when these low trophic levels are highly connected. Similarly, when prices increase less than linearly with size, focusing on

low trophic levels favors profits, while focusing on higher trophic levels favors biodiversity. Likewise, Mullon et al. (2012) found that targeting small body sizes is the most efficient strategy in economic terms. But when prices increase more than linearly with size, the profit maximum is reached for flat fishing patterns, where all catchabilities are similar. We suggest that the profit maximum is not reached for a focus on large sizes because of the small abundances of the highest trophic levels.

Second, we show that favoring biodiversity implies to focus harvest on larger sizes, and therefore on higher trophic levels. Indeed, the investigation of fixed fishing patterns shows that focusing on large sizes favors biodiversity at the expense of yield. Moreover, results from the multi-objective optimization show that a conservation policy implies to focus on larger sizes than a production policy. This counter-intuitive result can be explained by the fact that focusing on higher trophic levels releases pressure from lower trophic levels, therefore increasing the amount of available resources for higher trophic levels. However, as higher trophic levels are less productive than lower trophic levels, the resulting yield is quite low. This result is consistent with conclusions from Tromeur and Loeuille (2017) that higher predator catchabilities favor resilience and conservation at the expense of yield.

Third, we suggest that a favoring a reconciliation between ecological and economic objectives implies to achieve a more balanced fishing pattern. The analysis of fixed fishing patterns suggests that an indiscriminate fishing pattern could allow to reconcile ecological and economic objectives. A similar conclusion is reached by Tromeur and Loeuille (2017). Furthermore, the joint maximization of biodiversity with yield or profits suggests that a balanced policy implies a more homogeneous fishing pattern, with a focus on intermediate sizes. Focusing on intermediate sizes could indeed limit the negative biodiversity effects of harvesting small sizes, and be more productive than a focus on larger sizes.

Interestingly, all optimal fishing patterns imply to jointly harvest all morphs. This supports suggestions that efficient ecosystem-based fishing patterns should embrace all

species of a food web (Zhou et al. 2010). However, contrary to the tenets of *balanced harvesting* (Kolding et al. 2015), we do not conclude that all species should be fished relatively to their productivity. Instead, we suggest that optimal fishing patterns are dependent on management objectives, and that reconciling ecological with economic objectives implies relatively flat fishing patterns, with a focus on intermediate trophic levels. This implies a more diversified fishing pattern than the production policy or the conservation policy. In that sense, diversifying fishing patterns could foster a balance between ecological and economic objectives, and therefore promote an ecosystem approach to fisheries management.

References

Allhoff, K. T. et al. 2015. Evolutionary food web model based on body masses gives realistic networks with permanent species turnover. - Sci. Rep. 5: 10955.

Andersen, K. H. et al. 2015. Trade-offs between objectives for ecosystem management of fisheries. - Ecol. Appl. 25: 1390–1396.

Blanchard, J. L. et al. 2009. How does abundance scale with body size in coupled size-structured food webs? - J. Anim. Ecol. 78: 270–280.

Brännström, A. et al. 2011. Emergence and maintenance of biodiversity in an evolutionary food-web model. - Theor. Ecol. 4: 467–478.

Brose, U. et al. 2006. Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. - Ecology 87: 2411–2417.

Brown, J. H. et al. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. - Ecology 85: 1771–1789.

Christensen, V. 1996. Managing fisheries involving predator and prey species. - Rev. Fish Biol. Fish. 6: 417–442.

Colléter, M. et al. 2015. Global overview of the applications of the Ecopath with Ecosim modeling approach using the EcoBase models repository. - Ecol. Modell. 302: 42–53.

Damuth, J. 1981. Population density and body size in mammals. - Nature 290: 699–700.

Doyen, L. et al. 2017. Ecoviability for ecosystem-based fisheries management. - Fish Fish.: 1–17.

Dunne, J. A. et al. 2004. Network structure and robustness of marine food webs. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 273: 291–302.

Eikeset, A. M. et al. 2013. Economic repercussions of fisheries-induced evolution. - Proc. Natl. Acad. Sci. 110: 12259–12264.

FAO 2003. Fisheries management: the ecosystem approach to fisheries. - FAO Tech. Guidel. Responsible Fish. 4

Galassi, M. et al. 2016. GNU Scientific Library Reference Manual.

Garcia, S. M. et al. 2012. Reconsidering the consequences of selective fisheries. - Science (80-.). 335: 1045–1047.

Heino, M. et al. 2013. Can fisheries-induced evolution shift reference points for fisheries management? - ICES J. Mar. Sci. 70: 707–721.

Jacobsen, N. S. et al. 2017. Efficiency of fisheries is increasing at the ecosystem level. - Fish Fish. 18: 199–211.

Jennings, S. and Blanchard, J. L. 2004. Fish abundance with no fishing : predictions based on macroecological theory. - J. Anim. Ecol. 73: 632–642.

Kellner, J. B. et al. 2011. Optimizing for multiple species and multiple values: tradeoffs inherent in ecosystem-based fisheries management. - Conserv. Lett. 4: 21–30.

Kolding, J. et al. 2015. The optimal fishing pattern. - Freshw. Fish. Ecol.: 524–540.

Larkin, P. A. 1977. An epitaph for the concept of maximum sustained yield. - Trans. Am. Fish. Soc. 106: 1–11.

Loeuille, N. and Loreau, M. 2005. Evolutionary emergence of size-structured food webs. - Proc. Natl. Acad. Sci. 102: 5761–5766.

Loeuille, N. and Loreau, M. 2006. Evolution of body size in food webs: does the energetic equivalence rule hold? - Ecol. Lett. 9: 171–178.

Mersmann, O. et al. 2014. mco: Multiple criteria optimization algorithms and related functions. in press.

Mullon, C. et al. 2012. Keeping the big fish: Economic and ecological tradeoffs in size-based fisheries management. - J. Bioeconomics 14: 267–285.

Peet, R. K. 1974. The measurement of species diversity. - Annu. Rev. Ecol. Syst. 5: 285–307.

Pikitch, E. K. et al. 2004. Ecosystem-based fishery management. - Science (80-.). 305: 346–347.

Rochet, M.-J. et al. 2011. Does selective fishing conserve community biodiversity? Predictions from a length-based multispecies model. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 68: 469–486.

Sanchirico, J. N. et al. 2008. An empirical approach to ecosystem-based fishery management. - Ecol. Econ. 64: 586–596.

Sharpe, D. M. T. and Hendry, A. P. 2009. Life history change in commercially exploited fish stocks: an analysis of trends across studies. - Evol. Appl. 2: 260–275.

Skern-Mauritzen, M. et al. 2016. Ecosystem processes are rarely included in tactical fisheries management. - Fish Fish. 17: 165–175.

Smith, A. D. M. et al. 2011. Impacts of fishing low-trophic level species on marine ecosystems. - Science (80-.). 333: 1147–1150.

Tarizzo, V. et al. 2018. Risk averse policies foster bio-economic sustainability in mixed fisheries. - Cah. du GREThA 33

Tromeur, E. and Loeuille, N. 2017. Balancing yield with resilience and conservation objectives in harvested predator-prey communities. - Oikos 126: 1780–1789.

Tromeur, E. and Doyen, L. 2018. Optimal harvesting policies threaten biodiversity in mixed fisheries. - Environ. Model. Assess. in press.

Walters, C. J. et al. 2005. Possible ecosystem impacts of applying MSY policies from single-species assessment. - ICES J. Mar. Sci. 62: 558–568.

Zhou, S. et al. 2010. Ecosystem-based fisheries management requires a change to the selective fishing philosophy. - Proc. Natl. Acad. Sci. 107: 9485–9489.

Appendix

Emergent properties of simulated food webs

In what follows, we describe how food web measures are affected by the predation kernel and the intensity of competition. We observe that features such as the number of morphs (Fig. S1a), the characteristic path length (Fig. S1d) and the proportion of bottom morphs (Fig. S1h) decrease with the predation kernel, while the proportion of omnivores (Fig. S1g), the connectance (Fig. S1c) and the proportion of intermediate morphs (Fig. S1f) increase with the predation kernel. Features such as the number of morphs (Fig. S1a), the characteristic path length (Fig. S1d) and the proportion of bottom morphs (Fig. S1h) increase with the competition intensity, while the proportion of omnivores (Fig. S1g) and of intermediate morphs (Fig. S1f) decrease with the competition intensity. Therefore food webs with a large predation kernel and a small competition intensity display the highest levels of omnivory, contrary to Loeuille and Loreau (2005), where high competition intensity favors omnivory. Differences with results from Loeuille and Loreau (2005) can be attributed in part to differences in the initial model. Contrary to Loeuille and Loreau (2006), we also observe that the slope of the size spectrum decreases with the width of the predation kernel (Fig. S1b), meaning that larger species are less abundant when the predation kernel is wide. This might be due to the fact that when omnivory is high, intermediate trophic levels exert a stronger pressure on lower trophic levels, therefore reducing the abundance of higher trophic levels.

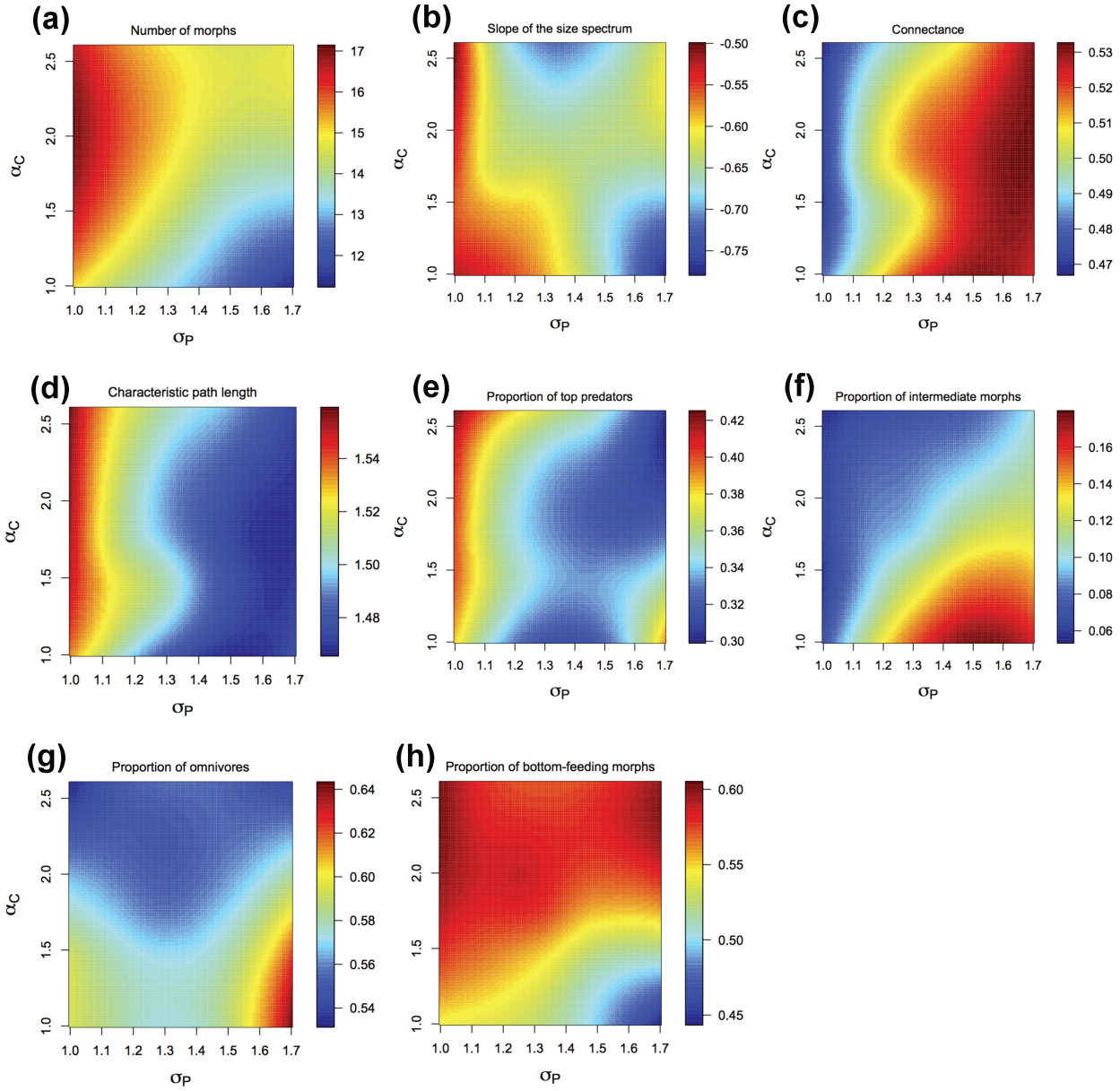


Figure S1: Variations of emergent food web features with the predation kernel and the intensity of competition.

ANNEXE

Fleet diversification allows to balance economic and ecological objectives in mixed fisheries

NOTE

Ce travail est le résultat d'une collaboration avec Fabian Blanchard, de la délégation Ifremer en Guyane. Son originalité réside dans la prise en compte de la dimension multi-flottilles des pêcheries. Cette étude est la plus récente et la moins finalisée, mais dans la mesure où les résultats obtenus sont complémentaires des autres études, il m'a semblé intéressant de la faire figurer en Annexe de cette thèse.

Fleet diversification allows to balance economic and ecological objectives in mixed fisheries

Eric Tromeur[1,2,3], Fabian Blanchard[4], Luc Doyen[3]

[1] AgroParisTech, Univ Paris-Saclay, 16 rue Claude Bernard, 75231, Paris, France
[2] Sorbonne Université, iEES Paris, Paris, 4 place Jussieu, 75252, Paris, France
[3] GRETHA, CNRS, University of Bordeaux, avenue Leon Duguit, 33608 Pessac, France
[4] LEEISA, UMR IFREMER-CNRS-University of Cayenne, French Guiana, France

Abstract

Ecosystem-based fisheries management aims at accounting for the multispecies nature of fisheries, as well as for potentially conflicting management objectives. But how to reconcile objectives such as maintaining high yields or profits and conserving biodiversity remains unclear. In this study we build a bio-economic model of a mixed fishery, harvested by multiple fishing fleets. We show that the balance between yield, profits and ecosystem conservation are dependent on the allocation of efforts between fishing fleets. In particular, favoring high yields and profits implies to allocate a small total effort to the most efficient fleet, while favoring conservation implies to allocate a large total effort to the less efficient fleet. In between, balancing ecological and economic objectives implies to balance an intermediate effort among fleets, and therefore to diversify fishing fleets. We illustrate our analytical results with the case study of the coastal fishery in French Guiana, thereby showing that reallocating the total fishing effort could allow for win-wins with respect to yield, profits, and biodiversity conservation.

Keywords

Ecosystem-based fisheries management; fleet diversity; multi-objective optimization; Pareto efficiency

1 Introduction

Many authors have underlined the potential deleterious consequences of single-species policies in fisheries (Larkin, 1977; Walters et al., 2005). Therefore, regulating agencies are now moving towards ecosystem-based fisheries management (EBFM), which first aim is to account for ecological complexity in fisheries (Pikitch et al., 2004). In that perspective, setting multispecies reference points such as multispecies MSY or MEY is not satisfying, as it can lead to the overharvest and extinction of lowly productive and lowly valuable species (Tromeur and Doyen, 2018).

Ecosystem-based approaches also put forward the need of integrating multiple objectives in management policies, instead of optimizing for yield or profits only. Viability approaches have notably been shown as powerful tools to account for multiple objectives in fisheries management (Cissé et al., 2015; Doyen et al., 2017). As shown by Jacobsen et al. (2017), computing efficiency frontiers between ecological and economic objectives can also help implement an ecosystem approach to fisheries management.

The multi-fleet nature of fisheries constitutes a supplementary complexity to account for in EBFM. In usual fisheries models such as Gordon's, the fishing fleet is supposed to be homogeneous (Gordon, 1954). However, as found out by Eide (2016) fleet diversity can maintain in a model fishery with realistic biological and economic dynamics, including fleet competition. Multiple fleets can also complement to reach more profitable and sustainable multispecies yields (Guillen et al., 2013). This suggests that a well-designed allocation of efforts among fleets could foster a balance between multiple management objectives in multispecies fisheries.

In what follows, we show how changing effort allocations among fishing fleets allows to navigate multi-objective trade-offs between yield, profits, and biodiversity conservation. We build a general bio-economic model where a global fishing effort is shared among fishing fleets. We analytically compute Pareto-optimal allocations of efforts in a model where two stocks are harvested by two fleets, with conservation and yield as management objectives. This model shows that at low and high efforts, the entire fish-

ing effort is respectively allocated to the most and the least efficient fleets. Intermediate total efforts allow for a diversity of fleets. We then numerically compute Pareto-optimal allocations of effort in the case study of the coastal fishery in French Guiana. Again, we show that the diversity of fleets is maintained only at intermediate efforts.

2 Methods

2.1 Bio-economic model

We consider a fishery with n species harvested by m fleets. In discrete time, the dynamics of species i can be written as follows:

$$x_i(t+1) = x_i(t)(1 + r_i - s_i x_i(t) - \sum_{j=1}^{m} q_{ij}\alpha_j E_{tot}), \quad \text{with} \quad \sum_{j=1}^{m} \alpha_j = 1 \tag{1}$$

where x_i is the biomass of species i, r_i is its intrinsic growth rate, s_i is its intraspecific competition term (often assumed to be r_i/K_i, where K_i is the carrying capacity of stock i), q_{ij} is the catchability of species i by fleet j, α_j is the share of total effort allocated to fleet j, and E_{tot} is the total effort. The non-trivial equilibrium biomass is

$$x_i^* = \frac{1}{s_i}(r_i - \sum_{j=1}^{m} q_{ij}\alpha_j E_{tot}). \tag{2}$$

Biomass of species i is positive as long as

$$E_{tot} < \frac{r_i}{\sum_{j=1}^{m} q_{ij}\alpha_j}, \tag{3}$$

that is, as long as the total effort is lower than the growth rate of the stock, divided by the average capturability of this stock, weighted by the effort shares of all fleets.

2.2 Case study: coastal fishery in French Guiana

We investigate optimal effort allocations in the coastal artisanal fishery in French Guiana, which has been studied by Cissé et al. (2013) and Cissé et al. (2015). This small-scale fishery involves thirty species, but previous studies only considered 13 species that capture an important part of the catches (88% between 2006 and 2009). This fishery has been modeled in discrete time, and parameters are calibrated with monthly catch data from 2006 to 2010. The management of the fishery is currently based on the regulation of fishing effort, through a system of fishing licenses. Our approach of computing optimal effort allocations is thus relevant with respect to this case study.

As Cissé et al. (2013) and Cissé et al. (2015), we consider four kinds of fleets: *pirogues*, *canots créoles*, *canots créoles améliorés*, and *tapouilles*. *Pirogues* (P) are small canoes equipped with an outboard engine and an old refrigerator to store ice, and can only fish for a few hours in estuaries. *Canots créoles* are often wider than *pirogues* and are able to fish in the sea. *Canots créoles améliorés* display cabins and ice tanks, allowing them to fish for several days. *Tapouilles* are the widest type of vessel, and are characterized by a cabin and an inboard diesel engine. *Tapouilles*' trips can last up to 10 days.

We assume that ecological interactions are negligible, as in the calibration from Cissé et al. (2015), trophic interactions coefficients are at least 10^5 times lower than intraspecific competition coefficients. Moreover, Tromeur and Doyen (2018) show that accounting for trophic interactions does not change results obtained with independent species in the Guianese case study. As Tromeur and Doyen (2018), we do not include in our analysis the two top predators species (shark and groupers) that display negative rates of growth and are extinct at the unfished equilibrium, even in the presence of trophic interactions. We thus focus our analysis on 11 harvested species.

2.3 Management objectives

We consider three management objectives: yield, profits and conservation. Equilibrium total yield can be written as

$$Y\left(\boldsymbol{\alpha}, E_{tot}\right) = \sum_{i=1}^{n} x_i^* \left(\sum_{j=1}^{m} q_{ij} \alpha_j E_{tot} \right), \tag{4}$$

where $\boldsymbol{\alpha}$ stands for the vector of α_j values, and x_i^* is given in equation (2). Equilibrium total profits can be written as

$$\Pi\left(\boldsymbol{\alpha}, E_{tot}\right) = \sum_{i=1}^{n} x_i^* \left(\sum_{j=1}^{m} p_{ij} q_{ij} \alpha_j E_{tot} \right) - \sum_{j=1}^{m} c_j \alpha_j E_{tot}. \tag{5}$$

Expression of the total effort maximizing Y and Π can be deduced from Tromeur and Doyen (2018). We also consider an aggregate index of biological overexploitation. Following the FAO (2016), a stock is said to be biologically overexploited when its biomass is lower than its MSY biomass:

$$x_i^{MSY} = \frac{r_i}{2s_i} \tag{6}$$

Our conservation index corresponds to the sum of deviations from MSY biomasses, divided by the number of species:

$$B\left(\boldsymbol{\alpha}, E_{tot}\right) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n} \left(\frac{x_i^* - x_i^{MSY}}{x_i^{MSY}} \right). \tag{7}$$

In the unfished system, the biomass of a stock is equal to $2x_i^{MSY}$. Therefore, in a pristine system, $B = 1$. On the contrary, if all species are extinct, $B = -1$. In what follows, we aim at calculating optimal effort allocations that account for these three management objectives. Specifically, we look for effort allocations that solve the following maximization problems (in the Pareto sense):

$$\max_{\boldsymbol{\alpha}, E_{tot}} \left(Y\left(\boldsymbol{\alpha}, E_{tot}\right), B\left(\boldsymbol{\alpha}, E_{tot}\right) \right), \tag{8}$$

and

$$\max_{\boldsymbol{\alpha}, E_{tot}} \left(\Pi \left(\boldsymbol{\alpha}, E_{tot} \right), B \left(\boldsymbol{\alpha}, E_{tot} \right) \right). \tag{9}$$

To analyze effort allocation among fleets in the numerical case study, we consider a Shannon indicator of fleet diversity:

$$D \left(\boldsymbol{\alpha} \right) = - \sum_{i=1}^{m} \alpha_i log(\alpha_i) \tag{10}$$

This indicator is low if the number of fleets is low or if a low number of fleets represents a great part of the total effort.

3 Results

3.1 Analytical results

As a first approach, we consider a model of two independent species harvested by two fleets

$$\begin{cases} x_1(t+1) = x_1(t) \left[1 + r_1 - s_1 x_1(t) - \left(\alpha q_{11} + (1-\alpha) q_{12} \right) E_{tot} \right] \\ x_2(t+1) = x_2(t) \left[1 + r_2 - s_2 x_2(t) - \left(\alpha q_{21} + (1-\alpha) q_{22} \right) E_{tot} \right], \end{cases} \tag{11}$$

where x_1 and x_2 are the biomass of species 1 and 2, r_1 and r_2 are their intrinsic growth rates, s_1 and s_2 are the intraspecific competition terms, q_{ij} is the catchability of species i relative to fleet j, E_{tot} is the total fishing effort and α is the share of total fishing effort allocated to fleet 1.

The non-trivial equilibrium biomasses are given by

$$x_1^* = \frac{r_1 - \left(\alpha q_{11} + (1-\alpha) q_{12} \right) E_{tot}}{s_1} \quad \text{if} \quad E_{tot} < \frac{r_1}{\alpha q_{11} + (1-\alpha) q_{12}}, \tag{12}$$

and

$$x_2^* = \frac{r_2 - \left(\alpha q_{21} + (1-\alpha) q_{22} \right) E_{tot}}{s_2} \quad \text{if} \quad E_{tot} < \frac{r_2}{\alpha q_{21} + (1-\alpha) q_{22}}. \tag{13}$$

We consider two management objectives: total yield and species conservation. Fol-

lowing equation (4), equilibrium yield is expressed as

$$Y\left(\alpha, E_{tot}\right) = \left[\alpha(q_{11}+q_{21})x_1^* + (1-\alpha)(q_{12}+q_{22})x_2^*\right] E_{tot}. \tag{14}$$

Following equation (7), species conservation is expressed as the sum of biomass deviations from MSY, divided by the number of stocks:

$$B\left(\alpha, E_{tot}\right) = \frac{1}{2}\left(\frac{x_1^* - x_1^{MSY}}{x_1^{MSY}} + \frac{x_2^* - x_2^{MSY}}{x_2^{MSY}}\right), \tag{15}$$

with $x_i^{MSY} = r_i/(2s_i)$. To find efficient effort allocations that solve (8), we use an analytical technique introduced in (Beddington and May, 1980): we maximize yield Y under the constraint of a constant conservation index B:

$$\max_{\alpha, E_{tot}} Y\left(\alpha, E_{tot}\right), \quad \text{so that} \quad B\left(\alpha, E_{tot}\right) = \text{constant} \tag{16}$$

Alternatively, we can maximize B under the constraint of a constant Y, which produces the same results. Introducing the Lagrange multiplier λ, we solve the following system:

$$\begin{cases} \frac{\partial Y}{\partial \alpha} + \lambda \frac{\partial B}{\partial \alpha} = 0 \\ \frac{\partial Y}{\partial E_{tot}} + \lambda \frac{\partial B}{\partial_{Etot}} = 0 \end{cases} \tag{17}$$

We obtain the optimal expression of the share of total effort allocated to fleet 1:

$$\alpha^* = \frac{r_2^2 s_1 - r_1^2 s_2 + 2E_{tot}(r_1 s_2 q_{12} - r_2 s_1 q_{22})}{2E_{tot}\left[r_2 s_1 (q_{21} - q_{22}) + r_1 s_2 (q_{12} - q_{11})\right]} \tag{18}$$

This condition holds if $0 \leq \alpha \leq 1$. Let us suppose that the denominator is positive, implying that

$$q_{21}\frac{r_2}{s_2} + q_{12}\frac{r_1}{s_1} > q_{11}\frac{r_1}{s_1} + q_{22}\frac{r_2}{s_2}. \tag{19}$$

Denoting $MY_{ij} = q_{ij} r_i / s_i$ the marginal yield of stock i when harvested by fleet j, this

relationship becomes

$$MY_{21} + MY_{12} > MY_{11} + MY_{22}. \tag{20}$$

It thus means that the marginal yield of the unfished system (with equilibrium biomasses r_1/s_1 and r_2/s_2) is higher when fleet 1 harvests species 2 and when fleet 2 harvests species 1. We define the two following limit efforts

$$E_0 = \frac{r_1^2 s_2 - r_2^2 s_1}{2(r_1 s_2 q_{12} - r_2 s_1 q_{22})} \quad \text{and} \quad E_1 = \frac{r_1^2 s_2 - r_2^2 s_1}{2(r_1 s_2 q_{11} - r_2 s_1 q_{21})}. \tag{21}$$

Denoting Y_i^{MSY} the MSY yield of stock i, these expressions become

$$E_0 = \frac{Y_2^{MSY} - Y_1^{MSY}}{MY_{22} - MY_{12}} \quad \text{and} \quad E_1 = \frac{Y_2^{MSY} - Y_1^{MSY}}{MY_{21} - MY_{11}}. \tag{22}$$

Suppose that the MSY yield of stock 2 is larger than the MSY yield of stock 1 ($Y_2^{MSY} > Y_1^{MSY}$), and that the marginal yield of stock 2 is always larger than the marginal yield of stock 1 ($MY_{22} > MY_{12}$ and $MY_{21} > MY_{11}$). Then the two limit efforts E_0 and E_1 are positive. Condition (20) implies that

$$E_0 \geq E_1 \tag{23}$$

Further, we find from expression (18) that

$$\alpha^* \geq 0 \iff E_{tot} \leq E_0 \tag{24}$$

and that

$$\alpha^* \leq 1 \iff E_{tot} \geq E_1 \tag{25}$$

This implies that when E_{tot} is larger than E_0 then $\alpha^* = 0$ and when E_{tot} is smaller than E_1, then $\alpha^* = 1$. Therefore, at low efforts, the entire fishing effort is allocated to fleet 1, while at high efforts the entire effort is allocated to fleet 2. For efforts

ranging between E_0 and E_1, the total fishing effort is allocated to the two fleets. In this example, stock 2 is the most productive species, as its MSY yield and its pristine marginal yields are higher than stock 1. Moreover, condition (20) suggests that fleet 1 is better at harvesting stock 2, and that fleet 2 is better at harvesting stock 1. Fleet 1 is therefore better at harvesting the most productive stock. This explains why the optimal allocation of effort favors fleet 1 at low efforts: reaching the Pareto frontier implies to favor the fleet that can catch the highest yields at low efforts. However this fleet can also quickly deplete stock 2; therefore, at higher fishing pressures, the total effort is gradually allocated to the less impacting fishing fleet (fleet 2).

These results are illustrated in Figure 1. Fig. 1a shows the Pareto frontier between conservation and yield, indicating a general trade-off between these two management objectives. Fig. 1b shows the relationship between objectives and the total effort on the Pareto frontier. As expected, yield increases and the conservation index decreases with increasing total efforts. These variations are linked to changes in the allocation of effort between the two fleets. As shown in Fig. 1c, at low total efforts, the entire total effort is allocated to fleet 1. At higher total efforts, the share allocated to fleet 1 falls, allowing for a multi-fleet fishery. This share gradually decreases until the entire effort is allocated to fleet 2 only.

All these effort allocations are Pareto-optimal, meaning that yield cannot be increased without reducing conservation, and vice versa. Managers willing to simultaneously maximize yield with conservation should therefore choose one of these effort allocations, depending on their preferences. Favoring conservation implies to set low total efforts, and to allocate the entire effort to the most productive fleet. On the contrary, favoring yield implies to set a high total effort and to allocate the effort to less productive fleets. Finally, managers willing to achieve a balance between yield and conservation are expected to favor fleet diversity, by distributing the total fishing effort to the two fleets. Therefore, reaching a balance between economic and ecological objectives implies to diversify fishing fleets.

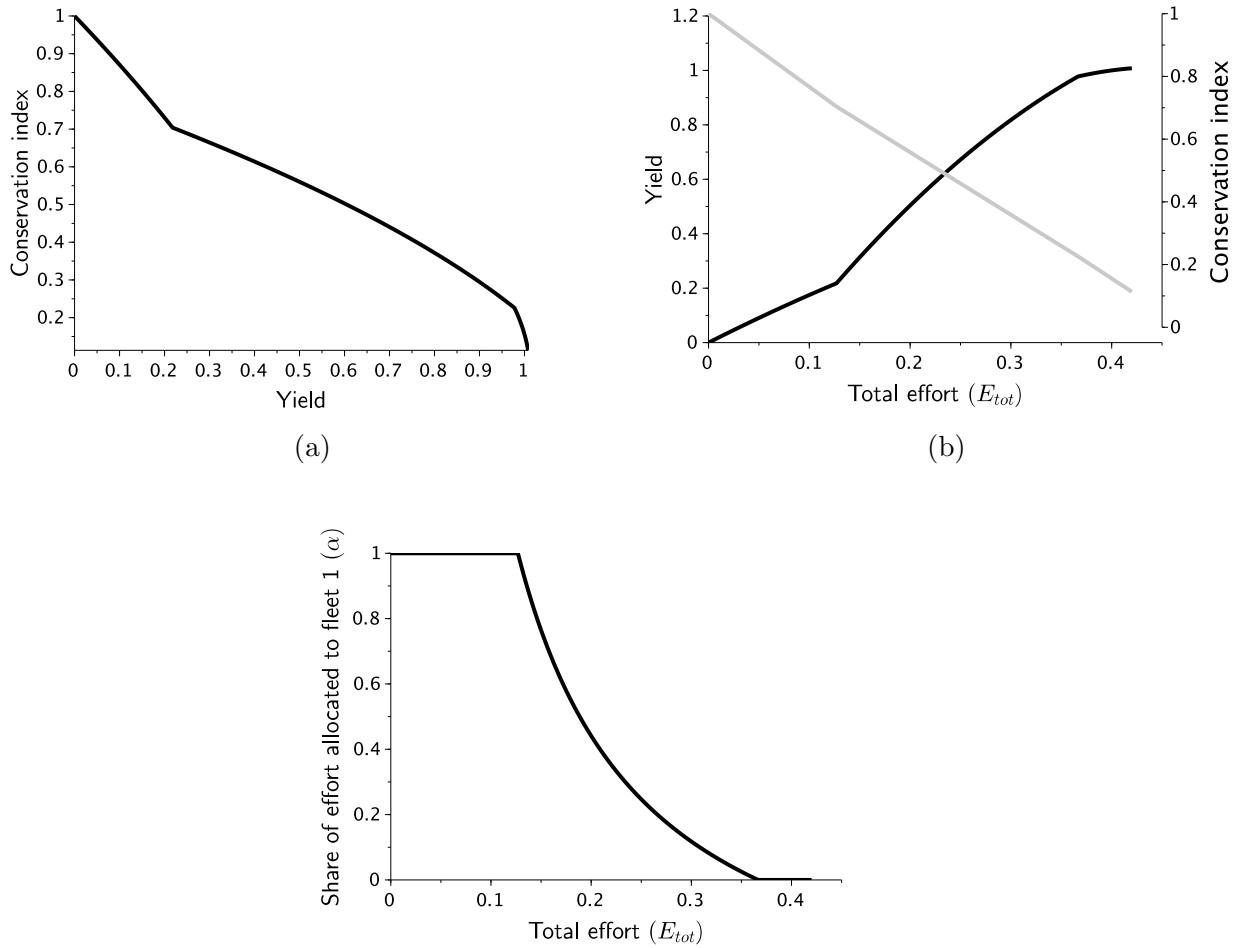


Figure 1: Optimal trade-off between yield and conservation in the two-species and two-fleets model. (a) Pareto frontier between conservation and yield. (b) Optimal values of yield (black line) and conservation index (gray line) on the Pareto frontier, for different values of the total effort. (c) Relationship between the optimal share of effort allocated to fleet 1 and the total effort. Parameters: $r_1 = 1.5$, $r_2 = 0.9$, $s_1 = 2$, $s_2 = 0.5$, $q_{11} = 1$, $q_{21} = 1.5$, $q_{12} = 1.5$, $q_{22} = 1$.

3.2 Case study: coastal fishery in French Guiana

We compute Pareto-optimal effort allocations at which yield cannot be increased without reducing conservation, and vice versa. To do so, we use the NSGA-II algorithm as implemented in the *mco* package in R (Mersmann et al., 2014). As we use a population size of 500, we obtain 500 Pareto-optimal effort allocations. These allocations define an optimal Pareto frontier between yield and conservation, as shown in Figure 2a. This

frontier is composed of three parts, corresponding to different kinds of effort allocations (Fig. 2b, described below).

This efficiency frontier illustrates a general trade-off between yield and conservation. We respectively called MMSY and MMEY the Pareto-optimal situations corresponding to the highest catches and profits. As expected from Tromeur and Doyen (2018), conservation is better at MMEY than at MMSY. We also computed equilibrium yield and conservation index based on historical effort data. This shows that from 2008 to 2010, the fishery moved closer to the optimal Pareto frontier, by improving both yield and conservation. However, large Pareto improvements can still be achieved.

Figure 2b shows how yield (black line) and the conservation index (gray line) change with the total fishing effort. As expected from Fig. 2a, yield and the conservation index are negatively correlated. In fact, as in Fig. 1b, yield increases with the effort, while the conservation index decreases with increasing efforts. The yield-maximizing end of the Pareto frontier therefore corresponds to large efforts, while the conservation-maximizing end correspond to efforts equal to zero.

Figure 2c illustrates optimal effort allocations along the Pareto frontier, for increasing total fishing efforts. At low total efforts, conservation is high and the aggregate yield is low. This corresponds to Pareto-optimal situations where the entire effort is allocated to *tapouilles* only. Accordingly, fleet diversity is very low (Fig. 2a). For increasing efforts, the share of *tapouilles* decreases, while the shares of *canots créoles* and *canots créoles améliorés* increase. For these points of the Pareto frontier, corresponding to intermediate yield and conservation, the diversity of fleets is higher (see also Fig. 2a). The optimization algorithm did not identify Pareto-optimal effort allocations for total efforts ranging from less than 50000 hours per month to approximately 175000 hours per month. Then for efforts ranging from 175000 hours per month to more than 300000 hours per month, *pirogues* are the dominating fleet, and fleet diversity is low.

The average relationship between effort share and the total effort between 2006 and 2010 is represented by colored triangles in Figure 2c. This shows that the current allocation of efforts is far from optimal. For the current total fishing effort, the entire

fishing effort should be allocated to the *tapouilles* to reach the Pareto frontier. A more consensual solution could be to increase the total fishing effort so that the optimal share is composed of different fleets, and to change the allocation accordingly.

Analytical results from the previous section help to understand the optimal allocation of effort that is obtained from numerical simulations. At low total efforts the entire effort is given to *tapouilles*, which is are the biggest vessels, and that are very efficient at harvesting Acoupa weakfish, the most catched of all species in the fishery. This is perfectly consistent with results from Fig. 1c: at low efforts, reaching the Pareto frontier implies to favor the most productive fleet. This allows to have high yields for low impacts on conservation, as the effort is low. But at very high efforts, favoring *tapouilles* would be detrimental to conservation, as these fleets are very efficient. Instead, our numerical results show that high fishing efforts favor *pirogues*, the smallest and the less efficient kinds of vessels. Again, this is perfectly coherent with analytical results shown in Fig. 1c: at high efforts, the less productive fleet is favored.

These results have implications for management choices along the efficiency frontier. Favoring conservation implies to set a low total effort and to allocate it to *tapouilles* only, while favoring yield implies to set a large total effort and to allocate it to *pirogues* only. By contrast, managers willing to balance yield and conservation are expected to favor a diversified allocation of fishing efforts at an intermediate fishing intensity. This suggests that a diversified fishing pattern allows to find a balance between ecological and economic management objectives.

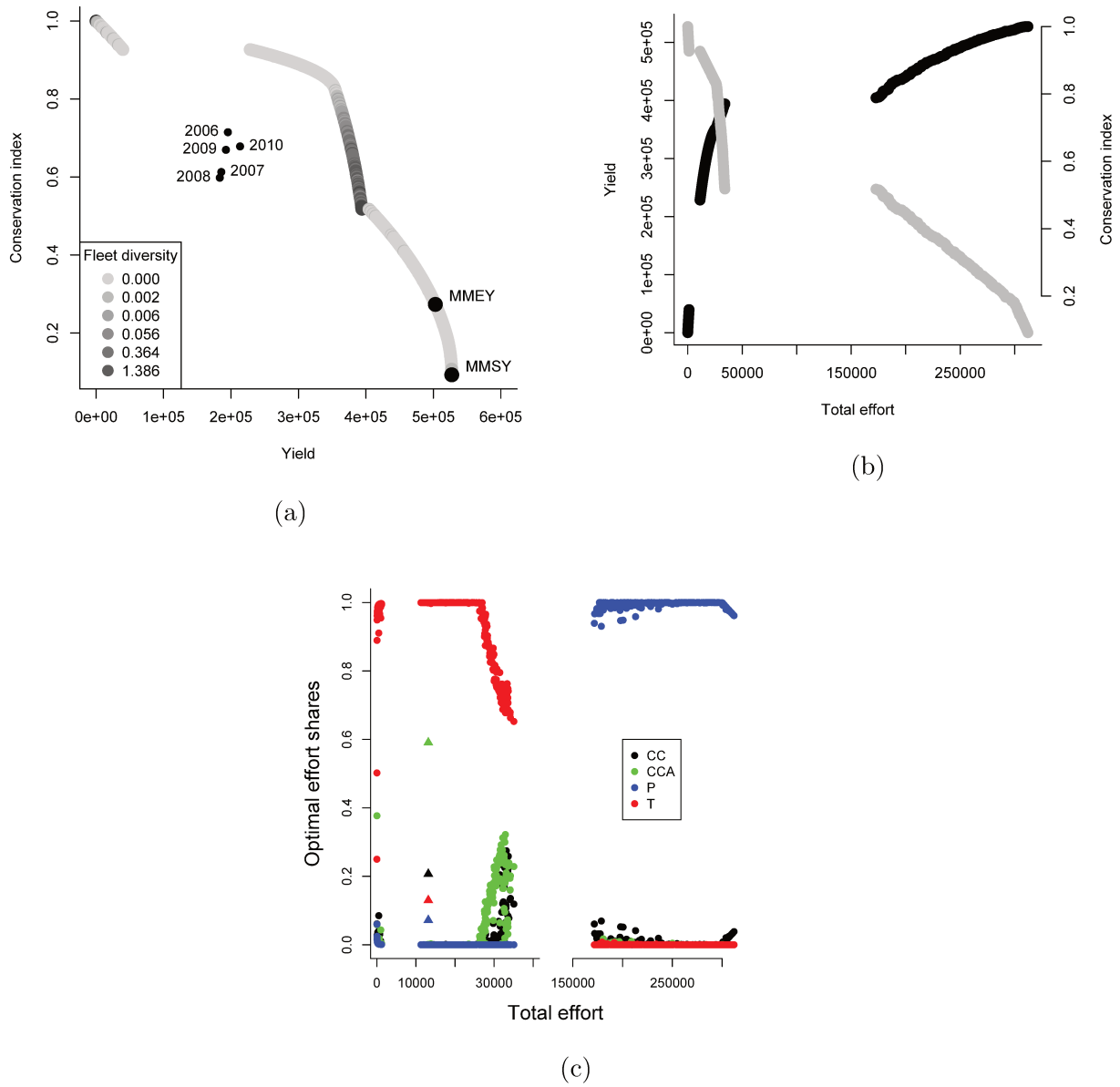


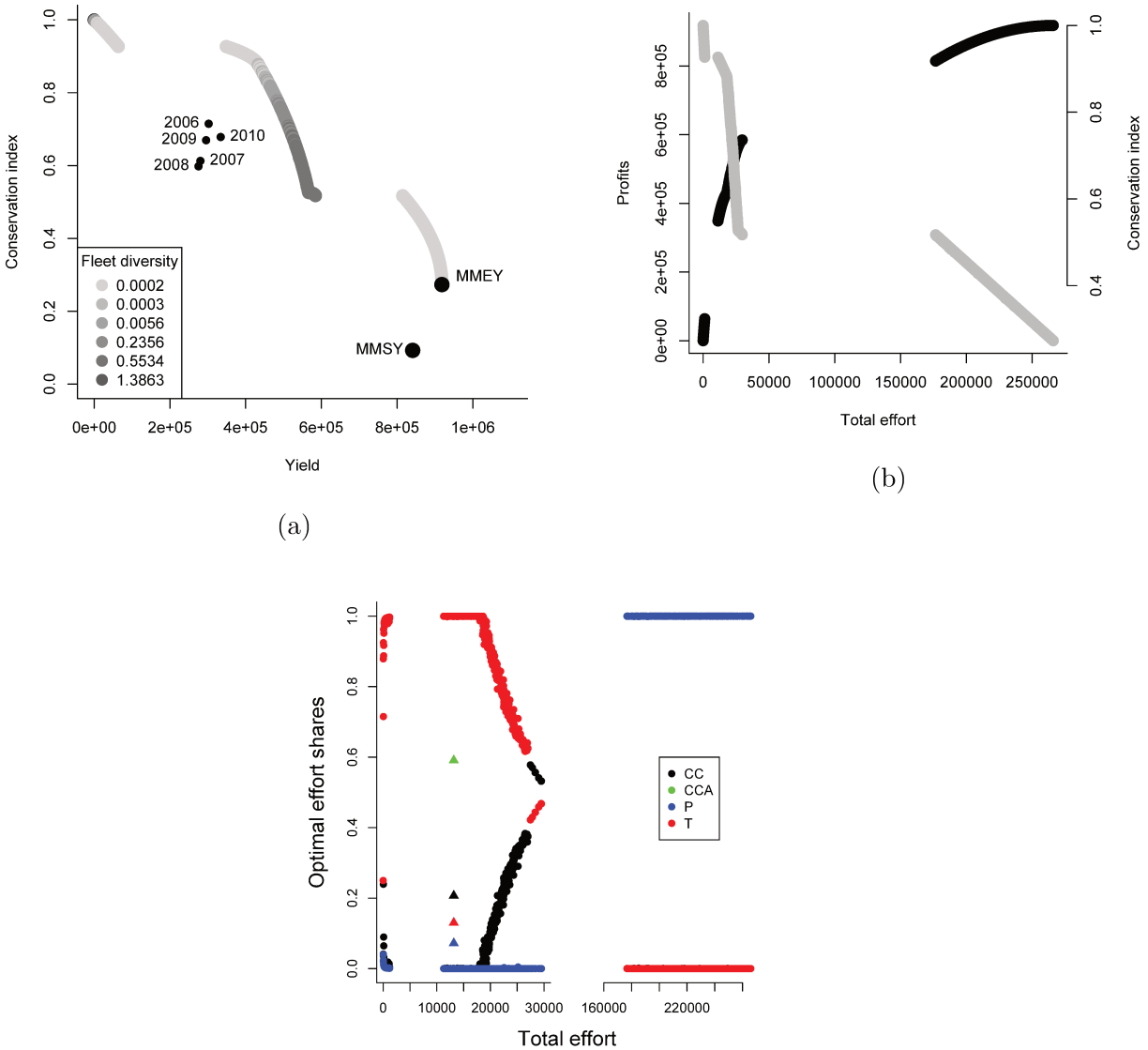
Figure 2: Optimal trade-off between yield and conservation in the coastal fishery in French Guiana. Points are colored according to the Shannon index of fleet diversity, darker points indicating higher fleet diversity. (a) Pareto frontier between conservation and yield. (b) Optimal values of yield (black points) and conservation index (gray points) on the Pareto frontier, for different values of the total effort. (c) Relationship between the optimal shares of effort and the total effort. Triangles indicate the current allocation of efforts and the current total fishing effort. Note that the x-axis is broken.

We now compute the optimal trade-off between profits and biodiversity, using the NSGA-II genetic algorithm (Figure 3a). We obtain results that are very similar to the

previous case, except that historical allocations of efforts seem closer to the optimal frontier. Figure 3b shows a positive relationship between optimal profits and the total effort, and a negative relationship between the optimal conservation index and the effort.

The optimal allocation of efforts along this trade-off is shown in Figure 3c. We observe the same pattern as previously, except that the proportion of effort allocated to *canots créoles améliorés* remains close to zero. Therefore, *tapouilles* are favored at low efforts, while *pirogues* are favored at high efforts.

This case study also illustrates different management alternatives. In particular, favoring profits implies to set high total efforts and to allocate the entire fishing effort to *pirogues*, while favoring conservation implies to set low total efforts and to allocate the entire fishing effort to *tapouilles*. However, considering that the current total effort is low, allocating the entire fishing effort to *tapouilles* could be the more realistic solution. Further, we again find that a balance between objectives is reached when the effort is allocated to diverse fishing fleets.



(a)

(b)

(c)

Figure 3: Optimal trade-off between profits and conservation in the coastal fishery in French Guiana. (a) Pareto frontier between conservation and profits. Points are colored according to the Shannon index of fleet diversity, darker points indicating higher fleet diversity. (b) Optimal values of profits (black points) and conservation index (gray points) on the Pareto frontier, for different values of the total effort. (c) Relationship between the optimal shares of effort and the total effort. Triangles indicate the current allocation of efforts and the current total fishing effort. Note that the x-axis is broken.

4 Discussion

Several studies use optimization techniques to compute optimal effort allocations (Guillen et al., 2013; Murawski and Finn, 1986; Mardle and Pascoe, 2000). However these studies generally consider a single management objective, such as yield or profits. For instance, Guillen et al. (2013) compute the allocation of efforts allowing to maximise total catches (multispecies MSY) and aggregate profits (multispecies MEY) in the Bay of Biscay mixed fishery. These studies generally conclude that the allocation of effort should favor fleets that are better at catching the most productive or valuable species (Murawski and Finn, 1986).

The originality of the present study is that we compute optimal effort allocations in a multi-objective context. Early multi-criteria approaches aimed at optimizing an aggregate utility function, or at minimizing the sum of absolute deviations from given objectives (Mardle and Pascoe, 1999). However, this requires to define weights and therefore preferences between objectives. Instead, we favored the computation of Pareto-optimal effort allocations, where one of the objectives cannot be increased without reducing at least another objective (Jacobsen et al., 2017). The main advantage of Pareto-optimal approaches is that it does not require to make assumptions about managers' preferences, and that it allows to visualize potential trade-offs between management objectives.

Pareto-optimal approaches allow to compute efficiency frontiers, thereby highlighting relationships between management objectives (Lester et al., 2013). For instance, Cheung and Sumaila (2008) and Jacobsen et al. (2017) obtain concave efficiency frontiers between yield and conservation objectives, as in the present study. Therefore, at high yields, small decreases in yield provide large conservation benefits, while when conservation is high, small decreases in conservation provide large gains in yield. Managers are therefore expected to look for a balance between the ecological and the economic objective. On the contrary, when the trade-off is convex, then at high yields small conservation benefits would imply large losses in yield, and vice versa. Along a convex trade-off, managers are thus expected to favor one of the objectives at the expense of

the other (Lester et al., 2013).

We find that favoring ecological or economic objectives implies to allocate the entire effort to single fishing fleets, leading to a loss in fleet diversity. In particular, favoring conservation implies to set a low fishing pressure and to allocate the entire effort to the most efficient fishing fleet. On the contrary, favoring biodiversity implies to set a high fishing pressure and to allocate the entire effort to the less efficient fishing fleet. These two extreme situations are not satisfying from a social point of view, as it would imply many reconversions and job losses. Moreover, managers can be expected to look for a balance between economic objectives and ecosystem conservation.

By contrast, we show that balancing economic objectives with species conservation implies to diversify fishing fleets at moderate fishing pressures. The following mechanism may explain the selection of diversified fleets: at moderate fishing pressures, allocating the entire effort to the most efficient fleet would not be efficient in terms of conservation; conversely, allocating the effort to the less efficient fleet would not be efficient in terms of yield or profits; reaching the efficiency frontier therefore implies to diversify the fishing pattern. The diversification of fishing patterns thus results from a complementarity between fishing fleets. Similarly, Burgess (2015), shows that with higher fleet diversity, yield or profit maximization lead to higher yield or profits and lower impacts on stocks. This effect is also attributed to the complementarity of fishing fleets' niches. Our conclusion however differ in that in our study, fleet diversification emerges from multi-objective optimization.

This study shows how efficient allocations of fishing effort among diverse fishing fleets can help increase the efficiency of fisheries in terms of yield, profits, and biodiversity conservation. In particular, the Guianese case study shows that win-wins with respect to ecological and economic objectives can be achieved. A similar conclusion is reached by Jacobsen et al. (2017), with case studies from the North Sea, the Barents Sea and the Benguela Current. These results therefore show that accounting for fleet diversity in management schemes may help operationalizing the ecosystem-based approach to fisheries management.

References

Beddington, J. and May, R. (1980). Maximum sustainable yields in systems subject to harvesting at more than one trophic level. *Mathematical Biosciences*, 51(3-4):261–281.

Burgess, M. (2015). Consequences of fleet diversification in managed and unmanaged fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 72(1):54–70.

Cheung, W. and Sumaila, U. (2008). Trade-offs between conservation and socio-economic objectives in managing a tropical marine ecosystem. *Ecological Economics*, 66(1):193–210.

Cissé, A., Doyen, L., Blanchard, F., Béné, C., and Péreau, J.-C. (2015). Ecoviability for small-scale fisheries in the context of food security constraints. *Ecological Economics*, 119:39–52.

Cissé, A., Gourguet, S., Doyen, L., Blanchard, F., and Péreau, J.-C. (2013). A bio-economic model for the ecosystem-based management of the coastal fishery in French Guiana. *Environment and Development Economics*, 18(03):245–269.

Doyen, L., Béné, C., Bertignac, M., Blanchard, F., Cissé, A., Dichmont, C., Gourguet, S., Guyader, O., Hardy, P.-Y., Jennings, S., Little, L., Macher, C., Mills, D., Noussair, A., Pascoe, S., Péreau, J.-C., Sanz, N., Schwarz, A.-M., Smith, T., and Thébaud, O. (2017). Ecoviability for ecosystem-based fisheries management. *Fish and Fisheries*, (March):1–17.

Eide, A. (2016). Causes and consequences of fleet diversity in fisheries: The case of the Norwegian Barents Sea cod fishery. *Elementa: Science of the Anthropocene*, 4:000110.

FAO (2016). The state of world fisheries and aquaculture. Technical report, Food and Agriculture Organization.

Gordon, H. (1954). The economic theory of a common-property resource: The fishery. *Journal of Political Economy*, 62(2):124–142.

Guillen, J., Macher, C., Merzéréaud, M., Bertignac, M., Fifas, S., and Guyader, O. (2013). Estimating MSY and MEY in multi-species and multi-fleet fisheries, consequences and limits: An application to the Bay of Biscay mixed fishery. *Marine Policy*, 40:64–74.

Jacobsen, N., Burgess, M., and Andersen, K. (2017). Efficiency of fisheries is increasing at the ecosystem level. *Fish and Fisheries*, 18(2):199–211.

Larkin, P. (1977). An epitaph for the concept of maximum sustained yield. *Transactions of the American Fisheries Society*, 106(1):1–11.

Lester, S., Costello, C., Halpern, B., Gaines, S., White, C., and Barth, J. (2013). Evaluating tradeoffs among ecosystem services to inform marine spatial planning. *Marine Policy*, 38:80–89.

Mardle, S. and Pascoe, S. (1999). A review of applications of multiple-criteria decision-making techniques to fisheries. *Marine Resource Economics*, 14:41–63.

Mardle, S. and Pascoe, S. (2000). Use of evolutionary methods for bioeconomic optimization models: an application to fisheries. *Agricultural Systems*, 66(1):33–49.

Mersmann, O., Trautmann, H., Steuer, D., Bischl, B., and Deb, K. (2014). mco: Multiple criteria optimization algorithms and related functions.

Murawski, S. and Finn, J. (1986). Optimal effort allocation among competing mixed-species fisheries, subject to fishing mortality constraints. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43(1):90–100.

Pikitch, E., Santora, C., Babcock, E., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D., Dayton, P., Doukakis, P., Fluharty, D., Heneman, B., Houde, E., Link, J., Livingston, P., Mangel, M., McAllister, M., Pope, J., and Sainsbury, K. (2004). Ecosystem-based fishery management. *Science*, 305(5682):346–347.

Tromeur, E. and Doyen, L. (2018). Optimal harvesting policies threaten biodiversity in mixed fisheries. *Environmental Modeling & Assessment*.

Walters, C. J., Christensen, V., Martell, S. J., and Kitchell, J. (2005). Possible ecosystem impacts of applying MSY policies from single-species assessment. *ICES Journal of Marine Science*, 62(3):558–568.

Résumé

La surpêche affecte les structures et dynamiques de nombreux écosystèmes marins, ainsi que les services écosystémiques qui en dépendent. En réponse, scientifiques et gestionnaires plaident pour une gestion écosystémique des pêches, intégrant la complexité des écosystèmes exploités, et fondée sur des objectifs de durabilité écologiques comme économiques. Dans ce cadre, l'objectif de cette thèse est d'élaborer une approche écosystémique de la gestion des pêches, conciliant la préservation de la biodiversité et de la résilience des écosystèmes exploités avec le maintien d'une production et de profits élevés. Pour cela, nous développons des modèles bio-économiques de pêcheries mixtes, constituées d'espèces indépendantes ou en interaction trophique. Nous montrons que maximiser l'ensemble des captures ou des profits d'une pêcherie mixte peut menacer la biodiversité et la résilience des écosystèmes exploités, mais que des instruments économiques peuvent y remédier. L'aversion au risque en présence d'incertitude favorise aussi une réconciliation entre différents enjeux de gestion. Nous déployons ensuite des approches de gestion multi-critères, afin d'identifier les meilleures stratégies en termes écologiques et économiques. Les stratégies choisies dépendent des préférences des gestionnaires : favoriser la production suppose d'orienter la pêche vers les faibles niveaux trophiques, tandis que favoriser la biodiversité ou la résilience suppose d'orienter la pêche vers des niveaux trophiques plus élevés. Nous suggérons ainsi qu'une diversification du profil de pêche permettrait de concilier enjeux écologiques et économiques pour une gestion écosystémique et durable des pêches.

Mots-clefs

Gestion écosystémique des pêches, Résilience, Réseau trophique, Approche multi-critères, Maximum sustainable yield, Maximum economic yield

Abstract

Overfishing affects the structures and dynamics of many marine ecosystems, as well as the associated ecosystem services. To tackle this issue, many scientists and managers are calling for an ecosystem-based fisheries management, integrating the complexity of harvested ecosystems, and based on ecological and economic sustainability objectives. In that perspective, our aim is to build an ecosystem approach to fisheries management, reconciling biodiversity and resilience preservation with the maintenance of high yields and profits. To this aim, we develop bio-economic models of mixed fisheries, composed of species that are either independent or in trophic interactions. We show that maximizing the aggregate catches or profits of a mixed fishery can threaten the biodiversity and resilience of harvested ecosystems, but that economic instruments can address these issues. In uncertain systems, risk aversion also helps reconciling constrasting management goals. We then apply multi-objective management approaches to identify the best strategies from an ecological and economic point of view. Chosen strategies depend on managers' preferences: favoring production implies to focus harvest on small trophic levels, while favoring biodiversity or resilience implies to focus on higher trophic levels. We therefore suggest that diversified fishing patterns could allow reconciling ecological with economic objectives, in order to achieve a sustainable ecosystem approach to fisheries management.

Keywords

Ecosystem-based fisheries management, Resilience, Food web, Multi-objective approach, Maximum sustainable yield, Maximum economic yield