

# Croissance des crevettes côtières *Fenneropenaeus indicus*, *Metapenaeus monoceros* et *Penaeus semisulcatus* à Madagascar

THÉOPHILE RAFALIMANANA,  
ALAIN CAVERMIÈRE



© A. de Rodellec/PNRC

## Introduction

La connaissance de la croissance est un élément clé pour comprendre la dynamique des populations, notamment pour les espèces à vie courte comme les crevettes pénéides. L'étude de la croissance par décomposition modale des fréquences de taille étant réputée peu fiable pour ces espèces, la méthode par capture et recapture d'individus marqués à été retenue dès les premières recherches. Les premiers marquages ont eu lieu début 1972 en baie d'Ambaro, pour les deux principales espèces, *Fenneropenaeus indicus* et *Metapenaeus monoceros*, par LE RESTE et MARCILLE (1976 a et b). D'autres campagnes ont été organisées en 1985-1986 et 1998 par le Centre national de recherches océanographiques (CNRO), avec de faibles résultats. Avec la création du Programme national de recherches crevettières (PNRC) en 1997, d'importantes campagnes ont été réalisées en 1999 et 2004 en utilisant des marques en ruban de vinyle et suivant le protocole indiqué par LHOMME (1998). Les résultats de 1999 et d'une petite partie de 2004 ont fait l'objet de publications (RAFALIMANANA, 2003, 2004 c). Les calendriers, lieux de réalisa-

tion, nombres d'individus marqués et recapturés par espèce, des campagnes de 1999 et 2004 sont présentés en Annexes Ia et b. Pour toutes les campagnes, près de 50 000 marques ont été posées sur 5 espèces, et les données recueillies sont utilisables pour étudier la croissance des trois principales espèces : *F. indicus*, *M. monoceros* et *P. semisulcatus*.

Cette étude présente les résultats des campagnes de marquage depuis 1972, avec un retraitement des données ayant déjà donné lieu à publication. En effet, l'analyse récente des campagnes de saison froide a montré des croissances individuelles nulles fréquentes en cette saison, qui doivent donc, à notre avis, être prises en compte pour toutes les campagnes, alors qu'elles étaient considérées comme erronées auparavant.

## Croissance de *Fenneropenaeus indicus*

### **Données valides et indices de croissance**

#### *Les recaptures à partir des données de 1972-1973 de la baie d'Ambaro*

La description des campagnes de marquage, la méthodologie et quelques résultats sont présentés par LE RESTE et MARCILLE (1974). Les crevettes ont été marquées avec des disques de Petersen.

Au départ de l'analyse<sup>4</sup>, nous avons pris en compte toutes les recaptures d'individus marqués en 1972. Les croissances négatives supérieures à - 1 mm ont été considérées comme nulles, car il est probable qu'il s'agisse d'un manque de précision des mesures de longueur ou/et d'un biais dû à la congélation des crevettes recapturées, puis à leur décongélation avant mesure en laboratoire. Les recaptures de crevettes marquées dans d'autres baies n'ont pas été prises en compte. La moyenne de la croissance journalière selon les temps de liberté (nombre de jours entre le marquage et la recapture) a été calculée (tabl. 2). Il est normal que la croissance diminue avec le temps de liberté, car elle diminue aussi avec l'âge. D'après les résultats, on peut considérer qu'à partir de 8 jours le stress du marquage n'existe plus.

Les observations avec des durées de liberté inférieures à 8 jours sont ensuite supprimées. On dispose alors de 410 observations pour les femelles avec 8 à 130 jours de temps de liberté et 204 pour les mâles avec 8 à 137 jours de liberté (tabl. 3).

Un traitement identique des données source sera fait pour les autres campagnes de marquage. La suppression ou non des observations avec des croissances nulles n'a que très peu ou peu d'incidence sur les résultats en saison

4. Les données de base nous ont été communiquées par Louis Le Reste, que nous remercions vivement.

Tableau 2  
Moyenne des croissances journalières ( $C_j$ , en  $100^\circ$  de mm) de *F. indicus*  
en zone A (baie d'Ambaro) en fonction des temps de liberté.

Temps de liberté	Mâles		Femelles	
	$C_j$ moyen	Effectif	$C_j$ moyen	Effectif
2-7 jours	12,85	10	16,37	13
8-15	10,59	32	17,05	50
16-23	9,87	27	17,71	40
24-49	7,12	33	13,88	69
50-75	5,25	60	11,29	137
76-(130-137)	4,26	52	9,42	114

chaude, car leur effectif est faible ou nul. En revanche, on peut d'ores et déjà indiquer que ces données sont nombreuses en saison froide car la croissance y est très ralentie, et il ne serait pas correct de les enlever.

#### Données de 1985, 1986, 1998

De nombreuses campagnes de marquage ont été faites en 1985 en différentes saisons, de la baie d'Ambaro à la baie de Baly. Une campagne a été effectuée en saison chaude 1986 de part et d'autre de l'estuaire de la Betsiboka et une autre campagne a été réalisée en saison froide 1998 devant la baie de la Mahajamba. Au total, près de 10 000 individus de différentes espèces ont été marqués. Il y a eu très peu de recaptures, et encore moins de recaptures valides (deux principales raisons nous ont été indiquées : mauvaise technique dans les opérations de marquage et peu de coopération des équipages des crevettiers). L'examen des données de recapture disponibles au PNRC (peut-être aussi incomplètes) ne nous a permis de retenir que 32 couples de données marquage-recapture qui concernent la baie d'Ambaro en saison froide, soit 18 femelles de 8 à 55 jours de liberté et 14 mâles de 8 à 29 jours de liberté.

#### Données 1999

La marque utilisée à partir de 1999 est le ruban de vinyle. Cette marque et le protocole de marquage employé sont décrits par LHOMME (1998). Les données de base concernent la saison chaude et les marquages ont été faits en période de fermeture de la pêche qui s'étend de décembre à février. 971 recaptures valides ont été enregistrées pour la côte ouest, entre la baie de la Mahajanga au nord et Morondava au sud ; elles ne sont que 60 pour la côte est. Les caractéristiques des recaptures sont indiquées sur le tableau 3.

#### Données 2004

Elles concernent principalement la saison chaude pour *F. indicus*, on a pour cette saison 111 recaptures valides pour des marquages effectués en baie de Narindra, 302 recaptures pour des marquages effectués devant Morondava.

*Indices de croissance en saison chaude*

Pour la saison chaude et par zone de marquage, les effectifs des recaptures valides ainsi que le nombre de celles dont la croissance a été nulle, les longueurs céphalothoraciques moyennes au marquage des individus recapturés (Lc moy. en mm), les intervalles des nombres de jours de liberté, les croissances journalières Lc/jour ( $10^{-2}$  mm) et les indices de croissance, sont indiqués au tableau 3. L'estimation de l'indice de croissance prend en compte la taille moyenne au marquage ; en effet, plus les crevettes marquées sont grandes, plus leur taux de croissance sera faible lorsque l'on utilise une loi de croissance de Von Bertalanffy, comme nous le ferons. Pour corriger approximativement ce phénomène préjudiciable à la comparaison des valeurs d'indice par zone, l'indice de croissance a été calculé comme suit :

$$\text{Indice de croissance} = \text{Lc/jour} \times (\text{Lc moyen}/b)$$

b = 25 pour les femelles et 20 pour les mâles

Les valeurs de b ont été choisies un peu plus faibles que la plus basse taille moyenne au marquage, ce qui permet à l'indice de croissance d'être d'autant plus élevé que la valeur de la Lc moyenne est haute, c'est le cas en particulier de la côte est par rapport aux autres zones.

Pour la côte ouest, les Lc/jour (et les indices de croissance) pour les mâles comme pour les femelles, sont élevés dans la baie d'Ambaro au nord, faibles dans la zone plus centrale représentée par les baies de Narindra, de la Mahajanga et de Namakia, ils remontent ensuite au sud à partir du cap Saint-André (fig. 17). On note la forte valeur de l'indice des mâles en 2004 pour

*Tableau 3*  
*Caractéristiques des individus de F. indicus marqués et recapturés,*  
*pour divers lieux et années de la côte ouest et pour la côte est, en saison chaude.*  
*Lc = longueur céphalothoracique en mm.*

Lieu marquage Année	Ambaro 1972	Narindra 2004	Mahajanga 1999	Namakia 1999	Cap St-André 1999	Maintirano 1999	Morondava 1999	Morondava 2004	Côte est 1999
<b>Femelles</b>									
Effectif	410	60	41	57	234	214	66	179	44
Lc moy. marquage	28,16	30,17	27,59	30,09	33,48	30,52	30,17	30,22	36,68
Nb croissance à 0	3	1	0	8	48	17	12	1	0
Jours liberté	8-130	48-177	22-51	22-91	20-100	8-77	13-156	17-181	38-114
Lc/ jour ( $10^{-2}$ mm)	10,99	5,98	6,98	4,91	6,50	10,24	8,00	7,97	7,13
Indice croissance	12,38	7,22	7,70	5,91	8,70	12,50	9,65	9,63	10,46
<b>Mâles</b>									
Effectif	204	51	90	52	110	61	46	123	16
Lc moy. marquage	23,41	26,00	24,29	23,79	27,48	26,13	26,15	26,61	30,19
Nb croissance à 0	2	0	16	25	23	14	15	1	0
Jours liberté	8-137	53-175	22-146	23-91	20-113	10-66	10-109	21-175	46-128
Lc/jour ( $10^{-2}$ mm)	5,35	3,14	2,86	1,83	5,07	6,26	5,12	6,51	3,45
Indice croissance	6,27	4,08	3,47	2,18	6,97	8,18	6,69	8,66	5,21

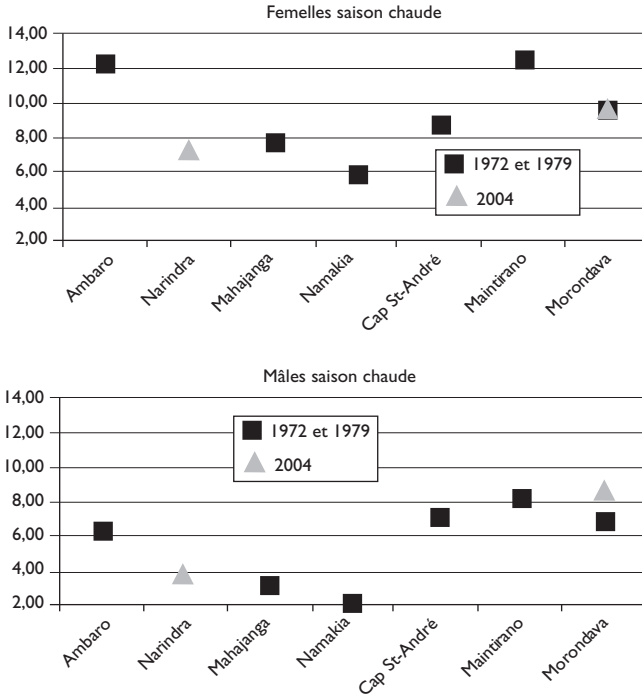


Fig. 17

Indices de croissance par zone (côte ouest du nord vers le sud) des *F. indicus* femelles et mâles pour deux séries de campagnes de marquages.

Morondava, où la croissance journalière serait même un peu supérieure à celle des femelles (ce qui n'est pas logique d'après ce que nous savons des croissances différentielles des mâles et des femelles). Cela pourrait provenir de ce que la taille moyenne des mâles lors de cette opération de marquage est la plus faible de toutes (la définition de l'indice pourrait ne pas avoir un rôle suffisamment compensatoire).

La figure 17 montre que pour les deux sexes les trois plus faibles valeurs des indices de croissance sont observées dans la zone centrale, qui correspond en gros à la zone B d'attribution des licences de pêche. Nous regrouperons donc l'ensemble des données de cette zone pour l'étude des croissances, ainsi que celles de la zone plus au sud, à partir du cap Saint-André, qui correspond à une très grande partie de la zone C d'attribution des licences de pêche.

### Équations de croissance par zone et saison

On utilise l'équation simplifiée de croissance en longueur de Von Bertalanffy :  

$$Lc(t) = Lc_{\infty} (1 - e^{-K*t})$$

Elle permet d'estimer la longueur céphalothoracique  $Lc$  à un âge donné ( $t$ ) et est bien adaptée aux crevettes (GARCIA et LE RESTE, 1981). Cette équation comprend deux constantes paramétriques. La constante  $Lc_{\infty}$  (ou  $Linf$ ) est

aussi appelée longueur asymptotique ou longueur infinie.  $L_{\infty}$  est (en théorie) la taille moyenne des individus infiniment âgés (ou encore, des plus vieux individus possibles). La constante  $K$  est appelée constante de croissance ou encore paramètre de courbure. Elle détermine à quelle vitesse le poisson atteint sa taille maximale. La valeur de  $K$  est d'autant plus grande (pour une valeur de  $L_{\infty}$  donnée) que la croissance de l'espèce est plus rapide.

La méthode de FABENS (1965) permet d'estimer l'équation de croissance en longueur de Von Bertalanffy à partir des résultats des opérations de marquage-recapture. Elle fait appel à des ajustements par les moindres carrés.

### *Croissance de saison chaude*

Les effectifs et les caractéristiques des individus recapturés après marquage sont repris par grande zone représentative des zones d'aménagement de la pêcherie crevettière (tabl. 4), soit trois zones A, B et C du nord au sud pour la côte ouest, une seule zone, D, pour la côte est. Les paramètres des équations de croissance obtenus par zone et en saison chaude à partir de ces données sont aussi présentés sur le même tableau.

*Tableau 4*

*Caractéristiques des individus de *F. indicus* recapturés après marquage et paramètres des équations de croissance de Von Bertalanffy dans les différentes zones d'aménagement de la pêche crevettière en saison chaude.  $L_c$  = longueur céphalothoracique en mm.*

Zone	Côte ouest			Côte est
	Zone A	Zone B	Zone C	Zone D
Année	1972	1999-2004	1999-2004	1999
<b>Femelles</b>				
Effectif	410	158	693	44
Lc moy. marquage	28,16	29,47	31,41	36,68
Nb croissance à 0	3	9	78	0
Lc max.	43,1	41,0	48,0	50,0
Jours liberté	8-130	22-177	8-181	38-114
Lc/jour ( $10^{-2}$ mm)	10,99	5,94	8,23	7,13
Linf mm	42,87	39,69	40,86	48,25
K/jour	0,0106	0,0071	0,0108	0,0081
K/mois	0,319	0,217	0,327	0,247
<b>Mâles</b>				
Effectif	204	193	340	16
Lc moy. marquage	23,41	24,61	26,74	30,19
Nb croissance à 0	2	41	53	0
Lc max.	32,2	36,0	39,0	38,0
Jours liberté	8-137	22-175	10-75	46-128
Lc/jour ( $10^{-2}$ mm)	5,35	2,79	5,90	3,45
Linf mm	29,74	38,08	33,45	37,37
K/jour	0,0128	0,0023	0,0117	0,0061
K/mois	0,383	0,071	0,355	0,185

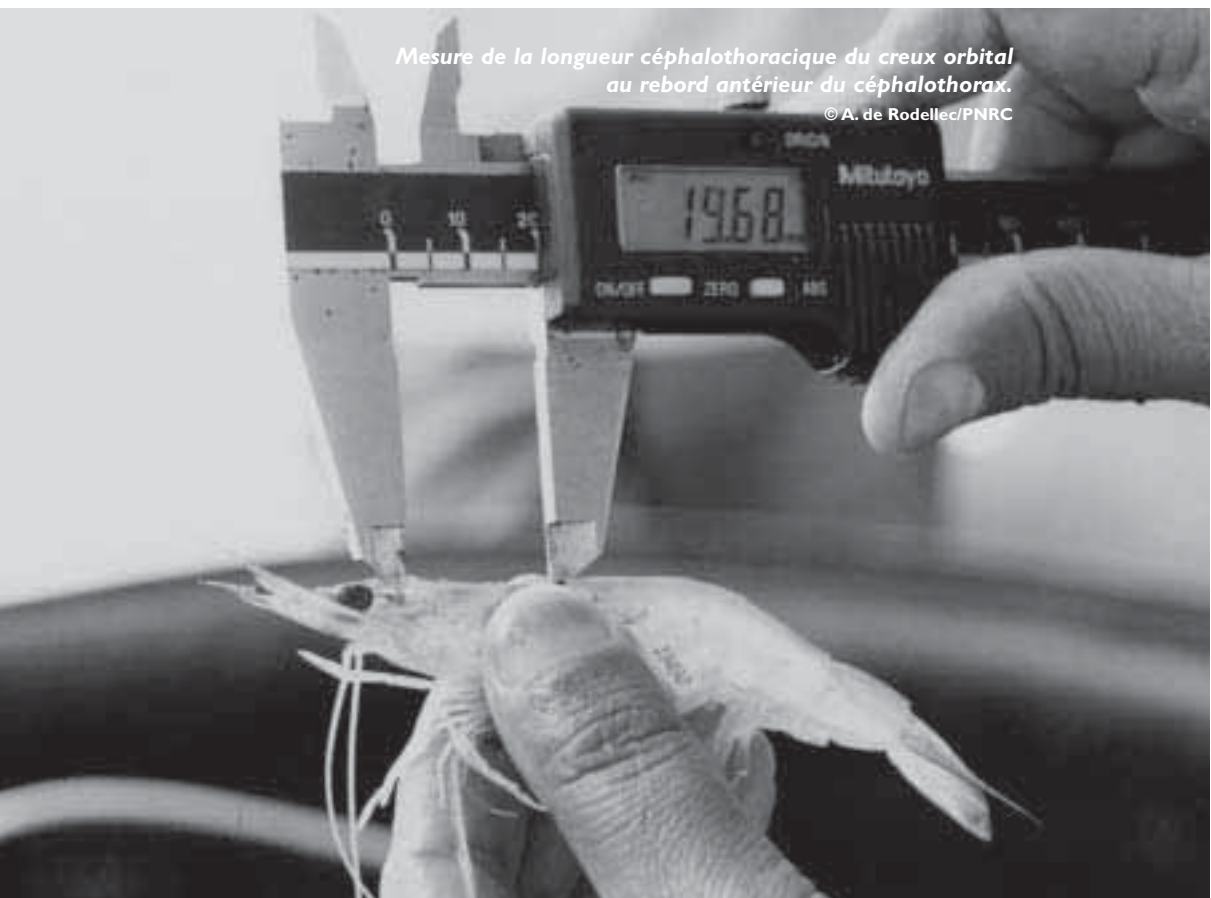
*Une crevette F. indicus marquée par un ruban de vinyle qui sera coupé de chaque côté, au-delà des annotations.*

© A. de Rodellec/PNRC



*Mesure de la longueur céphalothoracique du creux orbital au rebord antérieur du céphalothorax.*

© A. de Rodellec/PNRC



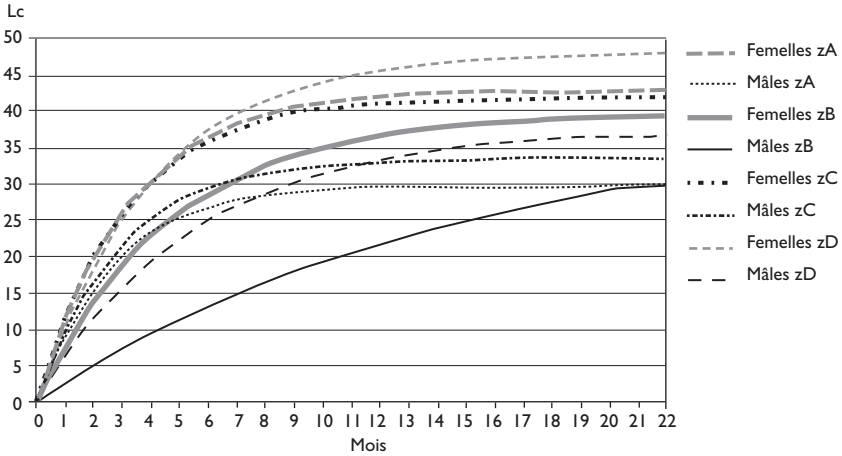


Fig. 18  
Croissance par zone des mâles et des femelles de *F. indicus* en saison chaude.  
Lc = longueur céphalothoracique en mm.

Pour la zone A, les valeurs de Linf et K sont très proches de celles de LE RESTE (1978), puis de RAFALIMANANA (2004 c), les temps de liberté valides ayant été respectivement fixés comme supérieurs à 30 jours et à 15 jours.

Pour la zone D, les valeurs pour les mâles sont données sous réserve car leur nombre est faible. Cependant, les résultats paraissent assez corrects.

La figure 18 représente les estimations des croissances par zone en saison chaude à partir de l'équation simplifiée de Von Bertalanffy, elles ne sont valables qu'à partir des tailles des plus petits individus marqués et recapturés.

Comme on le savait déjà, les croissances des femelles sont supérieures à celles des mâles.

Les courbes de croissance des femelles en zones A et C sont similaires, celle de la zone D est très proche des précédentes jusqu'à l'âge de 8 mois, elle s'en écarte par la suite car le Linf pour cette zone est plus élevé. La croissance dans la zone B<sup>5</sup> est nettement plus faible que dans les autres zones.

Pour les mâles, les croissances en zone A et C sont assez proches, quoique quelque peu plus rapides en zone C pour des âges inférieurs à 8-9 mois. La croissance en zone D est plus faible que pour les zones précédentes en première partie de vie. La courbe de croissance en zone D rattrape les valeurs des zones A et C entre 8 et 11 mois et les dépasse ensuite. La croissance en zone B paraît anormalement faible pour les premiers âges, le retard n'étant rattrapé qu'en fin de période.

5. Des données de marquage-recaptures dans la baie de Narindra, concernant la deuxième partie de la saison chaude de 1972, ont été non utilisées car non représentatives (9 mâles et 13 femelles de plus de 8 jours de liberté, marqués du 29 au 31 mars, avec 22 jours de liberté au maximum). Elles vont aussi dans le sens d'une faible valeur des croissances obtenues pour cette baie en 2004 et pour d'autres lieux de la zone B. La croissance moyenne journalière et l'indice de croissance des femelles (soit 5,94 et 7,00) sont de l'ordre des autres valeurs de la zone B (cf. tabl. 3) qui sont plus faibles que pour les autres zones. Pour les mâles, les valeurs sont un peu plus élevées (soit 4,49 et 5,65) mais quand même inférieures aux valeurs des autres zones de la côte ouest.



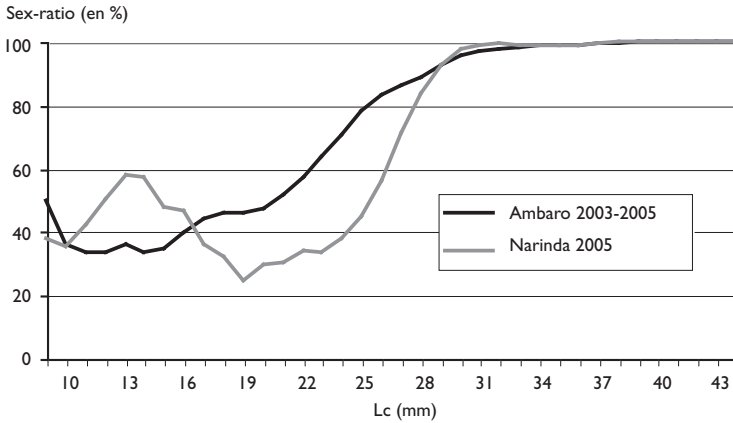


Fig. 19

Évolutions des sex ratios des *F. indicus* femelles en fonction de la longueur céphalothoracique (Lc mm) pour l'ensemble de la pêche traditionnelle en zone A (baie d'Ambaro) et zone B (baie de Narindra).

La faible croissance dans la zone B serait confirmée par l'évolution de paramètres qui sont indirectement liés à la croissance, il s'agit des sex ratios par classe de taille (pourcentages des femelles par rapport à l'ensemble mâles + femelles), dont nous présentons l'évolution pour l'ensemble de la pêche traditionnelle en zone A (baie d'Ambaro) et B (baie de Narindra) sur la figure 19. Ils ont été calculés à partir d'échantillons comportant 34 261 individus en baie d'Ambaro, qui ont été recueillis entre 2003 et 2005, et 7 192 individus en baie de Narindra, recueillis en 2005. L'évolution des sex ratios présente une courbe classique, en particulier pour le gros échantillon de la baie d'Ambaro. En effet, à la naissance le sex ratio est théoriquement de 50 %, par la suite les mâles dominent dans les petites tailles car la croissance des mâles étant plus faible ils mettent plus de temps pour passer d'une classe de taille à la suivante. Dans les plus grandes tailles c'est l'inverse, car les mâles qui sont plus âgés que les femelles pour une taille donnée, meurent plus vite dans ces classes de taille que les femelles, et à terme on ne trouve plus que des femelles dans les tailles les plus élevées. Ce graphique est intéressant car il montre qu'en zone B le pourcentage des femelles est inférieur à 50 % pour des tailles qui sont supérieures à celles observées en zone A. On peut en déduire que les mâles mettent encore plus de temps à traverser une classe de taille en zone B qu'en zone A, et donc que la croissance serait plus faible dans la zone B que dans la zone A.

### Croissance de saison froide

#### Croissance de saison froide sur la côte est

Les marquages effectués en 2004 donnent les résultats suivants :

- 51 recaptures de femelles valides de 9 à 52 jours de liberté, taille moyenne au marquage de 37,18 mm Lc, croissance moyenne de  $1,91 \cdot 10^{-2}$  mm/jour (28 valeurs de croissance nulle), longueur maximale de recapture de 43,5 mm ;

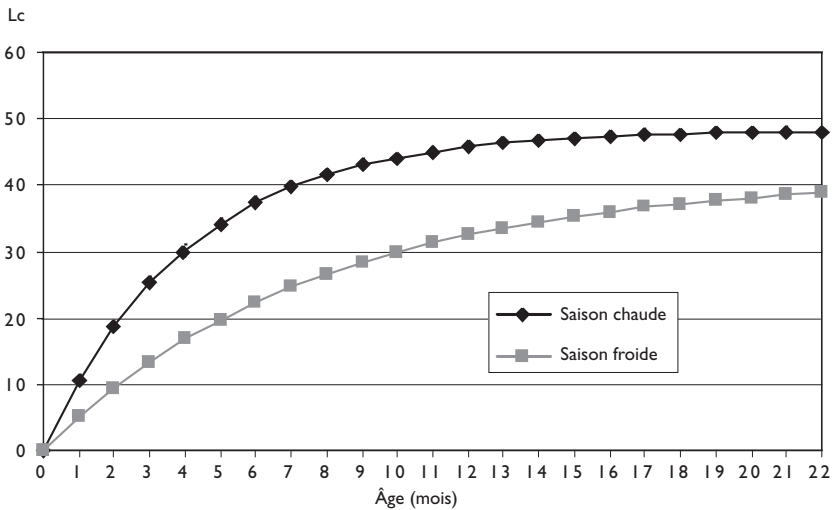


Fig. 20

Représentation de la croissance des *F. indicus* femelles en saison chaude et en saison froide pour la côte est de Madagascar.

– 27 recaptures de mâles valides de 8 à 49 jours de liberté, taille moyenne au marquage de 31,78 mm Lc, croissance moyenne de  $1,64 \cdot 10^{-2}$  mm/jour (15 valeurs de croissance nulle), longueur maximale de recapture de 36 mm.

La méthode de Fabens donne pour les femelles puis pour les mâles :

	Linf mm	K/jour	K/mois
Femelles	41,08	0,0043	0,131
Mâles	33,77	0,0079	0,240

Les temps de liberté sont beaucoup plus faibles qu'en saison chaude.

Étant donnés les effectifs de recaptures, les résultats pour les femelles sont les seuls utilisables pour des comparaisons intersaisonniers. Ils donnent une estimation de K beaucoup plus faible en saison froide avec un Linf également faible, ce qui correspond à une croissance nettement inférieure par rapport à la saison chaude (fig. 20).

**Croissance de saison froide sur la côte ouest, essai de comparaison avec la saison chaude**

Les données relatives à cette façade et à cette saison sont rares ; 32 recaptures valides pour les deux sexes réunis en baie d'Ambaro en 1975, 18 individus en baie de Narindra et 29 individus au large de Morondava en 2004. Elles concernent chacune des trois zones administratives de délivrance des licences de pêche pour la côte ouest, mais sont insuffisantes pour calculer des équations de croissance par zone qui soient valables.

Elles peuvent cependant servir à comparer approximativement les croisances de saison chaude et de saison froide (tabl. 5).

Tableau 5  
 Comparaison saisonnière (SC = saison chaude, SF = saison froide) des caractéristiques  
 des individus marqués et recapturés pour trois zones de la côte ouest.

Année Zone Saison	1972 SC-1985 SF		2004		2004	
	Ambaro (A)		Narindra (B)		Morondava (C)	
	SC	SF	SC	SF	SC	SF
<b>Femelles</b>						
Effectif	410	18	60	11	179	19
Moyenne jours liberté	57,14	14,11	82,08	27,82	52,17	32,94
Lc/jour ( $10^{-2}$ mm)	10,99	10,93	5,98	4,74	7,97	7,51
Indice de croissance	12,38	12,43	7,22	6,39	9,63	10,29
<b>Mâles</b>						
Effectif	204	14	51	7	123	10
Moyenne jours liberté	54,04	10,86	87,39	26,29	48,80	41,60
Lc/jour ( $10^{-2}$ mm)	5,35	4,78	3,14	3,53	8,88	3,37
Indice de croissance	6,27	5,41	4,08	5,20	10,31	4,73

Les croissances moyennes journalières et les indices de croissance sont assez similaires pour les femelles en saison froide et en saison chaude, sauf pour Narindra (zone B) où les valeurs de saison froide sont plus faibles. Pour les mâles, les valeurs sont plus faibles en saison froide en zone A et C, ce n'est pas le cas pour la zone B (qui ne comporte que 7 individus mâles). On notera que les moyennes des temps de liberté sont beaucoup plus élevées en saison chaude qu'en saison froide<sup>6</sup>. Cela peut minorer les résultats des valeurs de croissance de la saison chaude par rapport à la saison froide, car la croissance diminue avec le temps (ainsi pour deux individus du même sexe marqués à une même taille, celui qui sera recapturé plus tard que l'autre aura en principe un taux de croissance plus faible).

Finalement, il semblerait donc (le nombre de données est faible en saison froide) que la croissance soit quelque peu ralentie sur la côte ouest en saison froide. Cela a déjà été montré pour la côte est (cf. plus haut). On peut noter qu'un ralentissement de croissance en saison froide serait bien connu en aquaculture de crevettes en zone tropicale, et en particulier à Madagascar (*com. pers.* Direction groupe Unima).

Vu le faible nombre de données disponibles pour la saison froide, nous avons regroupé les données des trois zones (79 individus recapturés au total) pour avoir une idée de la croissance pour la côte ouest en cette saison.

La méthode de Fabens donne pour les femelles puis pour les mâles :

	Linf mm	K/jour	K/mois
Femelles	53,81	0,0040	0,121
Mâles	34,38	0,0054	0,161

6. Ceci s'explique au moins en partie par la réalisation de marquages pendant la période de fermeture de la pêche en saison chaude, mais pas seulement, car il n'y avait pas de fermeture de pêche en 1972 pendant les marquages de saison chaude en baie d'Ambaro et la différence des temps moyens de liberté entre les deux saisons y est très importante.

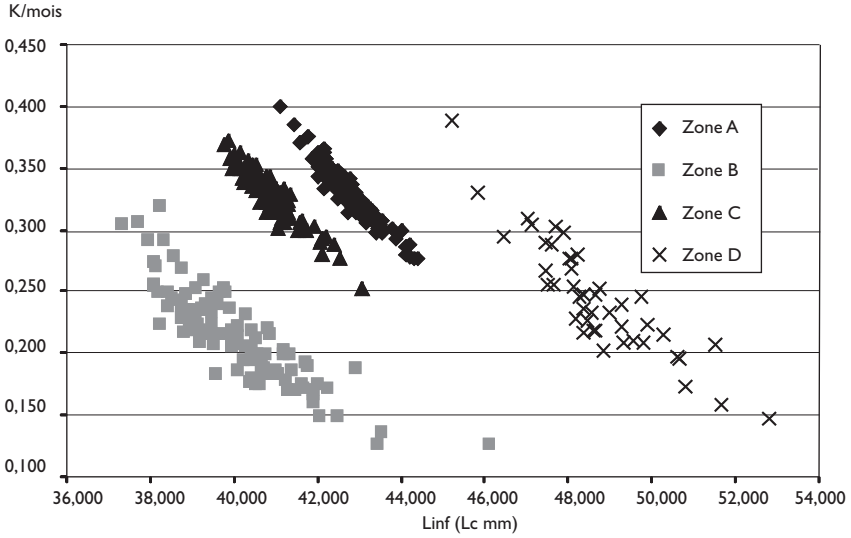


Fig. 21

Résultats des tirages bootstrap pour les paramètres de croissance par zone des *F. indicus* femelles en saison chaude.

### Estimations de la variabilité des paramètres de croissance Linf et K

Des tirages bootstrap ont été faits à partir des couples de valeur marquage-recapture utilisés pour la détermination des croissances par zone des *F. indicus* femelles en saison chaude. Il s'agit de 100 tirages avec remise, c'est-à-dire que chaque tirage comporte un nombre d'individus correspondant aux observations, mais qu'un individu peut sortir plusieurs fois dans un tirage, ce qui implique que d'autres ne sortiront pas. Cela permet de situer les valeurs de K et Linf estimées par la méthode de Fabens par rapport à un nuage de points formé par les valeurs issues des 100 tirages bootstrap (ou égal au nombre de couples quand ce dernier est inférieur à 100).

Les valeurs issues de la première estimation par la méthode de Fabens sont au milieu du nuage de points pour les quatre zones. Les nuages de points (fig. 21) des zones A, B, C, sont assez voisins, les valeurs des coefficients de croissance étant plus variables que les valeurs de Linf ; la zone B montre une grande variabilité par rapport aux zones adjacentes. Le nuage de points pour la zone D (côte est) correspond à des valeurs de K plus faibles que pour les autres et surtout à des valeurs de Linf plus élevées. Cela serait dû en grande partie à un phénomène que nous allons maintenant analyser.

### Problèmes concernant les estimations de Linf

Il est intéressant de comparer les valeurs de Linf calculées par la méthode de Fabens (tabl. 4) et celles estimées empiriquement à partir de l'ensemble des échantillons prélevés en usines en 1998-2000 sur la côte ouest (gros échantillons : 31 844 et 29 527 individus). Les estimations empiriques sont utilisées

en halieutique quand des estimations de la croissance n'ont pu être établies par lectures de pièces dures du squelette, données de marquage-recapture, décompositions modales des classes de taille, etc. Elles peuvent être faites en utilisant 95 % de la taille du plus grand individu, ou encore la moyenne des 20 plus grosses crevettes. On obtient alors respectivement 50,4 et 50,5 mm de Lc pour les femelles, 39,9 et 40,5 mm pour les mâles.

Les Linf estimés empiriquement à partir des échantillons de la côte ouest (zone A à C) sont bien plus élevés que ceux issus des marquages sur la même côte. Avec les valeurs de Linf estimées par la méthode de Fabens on ne peut attribuer aux plus grosses crevettes, qui vont bien au-delà de ces valeurs<sup>7</sup>, qu'une classe d'âge par défaut (plus de x années, x étant l'âge maximal au-delà duquel ne peut aller la courbe de croissance de l'âge en fonction de la longueur). Cela pose des problèmes en dynamique analytique et modélisation bioéconomique : des modélisations « descendantes » à partir des recrutements estimés ne permettent pas de retrouver ces grosses crevettes, celles qui ont la valeur marchande la plus élevée. Ces Linf anormalement faibles ont déjà été observés (*comm. Pers. Vendeville*) lors de groupes de travail sur la crevette de la Copaco (Commission des pêches de l'Atlantique centre-ouest), et sans doute dans bien d'autres régions.

Nous nous sommes interrogés sur ces différences et pensons avoir quelques éléments de réponse.

Quand on examine de près les données de marquage-recapture, on peut remarquer que d'une manière générale les faibles valeurs de Linf estimées par la méthode de Fabens correspondent à une faible taille du plus grand individu recapturé, et à l'inverse. La méthode de Fabens utilise la procédure classique de minimisation de la somme des carrés des écarts, entre les longueurs observées des individus et les longueurs estimées, pour obtenir la courbe recherchée avec ses paramètres. Si les données de recapture concernent beaucoup de petits à moyens individus et peu ou pas de grands, ces derniers auront peu de poids et la méthode de calcul conduira souvent à des Linf nettement inférieurs aux tailles des gros individus capturés. À l'inverse, si les tailles des captures-recaptures sont relativement élevées, comme en zone D, le Linf sera assez proche des plus grandes tailles observées.

Nous avons testé les résultats d'une « dépondération » sur les données femelles de la zone A en utilisant les moyennes des données capture-recapture sur 20 classes de taille, donc sans tenir compte de l'effectif dans chacune de ces classes. La méthode de Fabens donne alors un Linf de 47,3 mm (au lieu de 42,9 pour la méthode classique), plus proche des Linf estimés par les méthodes empiriques et proche de celui estimé par la méthode de Fabens pour la zone D. Bien sûr, comme deux variables interviennent dans l'ajustement, le coefficient K/mois diminue, il passe de 0,32 à 0,21.

7. Par exemple, 2,3 % des femelles échantillonnées en usine sur la côte ouest ont une longueur égale ou supérieure à 43 mm Lc qui est la valeur juste supérieure au plus fort Linf calculé par la méthode de Fabens pour les trois zones de cette côte.

De plus, lorsque l'on représente les couples de Lc marquage-recapture sur un graphique en plaçant la Lc au marquage sur la courbe de croissance calculée, puis en traçant une droite entre ce point et la Lc de recapture représentée par la taille de l'individu et le nombre de jours de liberté (annexe IIa), on s'aperçoit que les « poils de brosse » des plus grands individus se trouvent au-dessus de la courbe de croissance et que c'est l'inverse pour les plus petits. Par conséquent, la courbe de croissance surestime la croissance des plus petits individus et sous-estime celle des plus grands, ce qui plaide pour un coefficient de croissance plus faible et un Linf plus grand. La courbe de croissance « dépondérée » (annexe IIb) montre un bon placement de tous les « poils de brosse » par rapport à la courbe.

On a indiqué que les grands individus recapturés sont sous-représentés par rapport aux distributions observées en usine. Plusieurs hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer cette différence :

– la marque gênerait un peu la croissance, elle serait plus rapide sans elle et les Linf plus grands. Cette hypothèse n'est pas étayée par des expérimentations en bassin, où des crevettes marquées ont montré une croissance au moins égale à celle des crevettes non marquées (RODELLEC, 2003 a).

– la marque ne gênerait pas la croissance mais augmenterait la mortalité par prédation : une crevette marquée est plus visible, peut-être plus particulièrement dans un banc comme en forment assez souvent les crevettes de cette espèce, peut-être aussi quand elle s'enfouit si le ruban dépasse un peu du sédiment, ce qui peut attirer la curiosité d'un prédateur. Elle se déplace probablement aussi un peu moins vite lors d'une attaque, avec moins de chance d'en réchapper. Ainsi, il n'y aurait pas ou peu de crevettes marquées qui atteignent de grandes tailles.

On notera enfin qu'il est peu probable que les tailles maximales atteintes par une espèce varient significativement d'une zone à l'autre de la côte ouest de Madagascar, alors que les conditions du milieu y sont dans l'ensemble assez similaires (par rapport à une distribution à une échelle plus large, des différences notables existent quand même entre le nord et le sud de la côte ouest).

### **Nouvelles équations de croissance et synthèse**

Nous proposons donc pour l'utilisation des courbes de croissance en dynamique analytique et modélisation de fixer le Linf des *F. indicus* femelles à 47 mm (valeur obtenue après « dépondération », comme indiqué plus haut). Ceci s'applique à l'ensemble des zones A-B-C de la côte ouest, et aussi à la zone D (côte est) bien que le Linf calculé par la méthode de Fabens y soit un peu supérieur (48,3 mm). La méthode de Fabens est alors appliquée aux données de marquage-recapture en fixant la valeur de Linf. Cela présente aussi l'avantage de pouvoir comparer plus aisément les courbes de croissance par zone. Comme il est difficile d'intégrer dans la modélisation les croissances de saison froide, qui de plus sont statistiquement moins représentatives (faible nombre de recaptures), les croissances estimées pour la saison chaude où s'ef-

fectue l'essentiel des captures de *F. indicus* seront utilisées pour l'ensemble de l'année.

Pour les mâles en zone A, la représentation en « poils de brosse » est assez similaire à celle des femelles, avec une sous-estimation de la croissance des plus grands individus. Une analyse par classe de taille (non pondérée) donne un Linf de 32,1 mm au lieu de 29,7 pour la méthode de Fabens classique. Nous sélectionnons par la suite une valeur de Linf de 33 mm pour les différentes zones de la côte ouest car les individus recapturés de plus de 33 mm sont de 0, 3, et 5 individus pour respectivement 204, 153 et 275 recaptures dans les zones A, B, C, et 1 sur 31 pour l'ensemble de cette zone en saison froide. Pour la côte est nous fixerons un Linf à 35 mm car il y a proportionnellement beaucoup d'individus supérieurs à 33 mm, 6 sur 15 et 6 sur 27 recaptures respectivement pour la saison chaude et la saison froide, mais avec seulement 2 et 1 individus supérieurs à 35 mm. À posteriori, on constate un problème pour la croissance des mâles en zone C, les petits individus mâles ont des longueurs aux âges supérieures à celles des femelles, ce qui n'est pas compatible avec les connaissances admises sur la croissance différentielle des mâles et des femelles. Pour contourner ce problème nous prendrons finalement un Linf de 35 mm pour les mâles de cette zone, ce qui permet d'obtenir pour les petits individus mâles des longueurs aux âges plus compatibles avec celles des femelles.

Les paramètres de croissance finalement obtenus, avec les Linf fixés retenus, sont indiqués dans le tableau 6. Les sommes des carrés des écarts des ajustements quand Linf est fixé sont bien évidemment supérieures à celles correspondantes quand Linf et K sont variables, mais nous avons constaté que les différences étaient faibles et les courbes de croissance avec Linf fixé apparaissent donc compatibles avec les données de marquage-recapture. Les graphiques correspondant aux paramètres de croissance avec les Linf fixés sont présentés sur la figure 22.

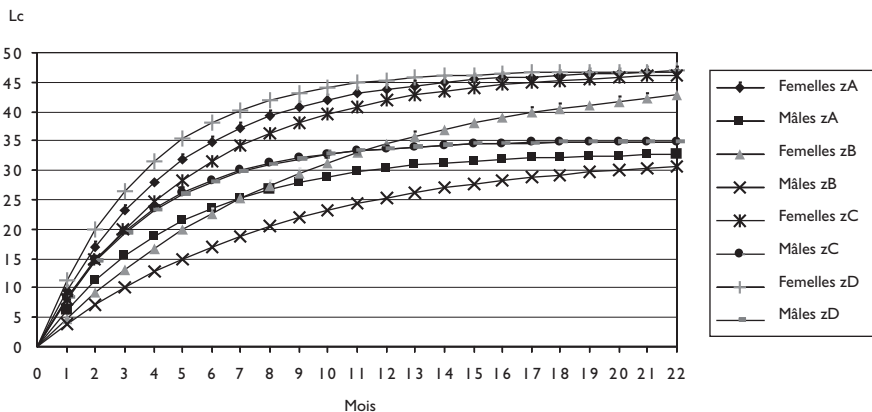


Fig. 22

Courbes de croissance par zone des *F. indicus* femelles et mâles en saison chaude, Linf fixé.

Tableau 6  
Paramètres des courbes de croissance par zone et saison des *F. indicus* femelles et mâles, avec les valeurs de Linf fixées.

Saison chaude	Femelles <i>F. indicus</i>				Mâles <i>F. indicus</i>			
	zone A	zone B	zone C	zone D	zone A	zone B	zone C	zone D
Linf (mm Lc)	47,0	47,0	47,0	47,0	33,0	33,0	35,0	35,0
K/mois	0,225	0,110	0,185	0,278	0,209	0,121	0,276	0,271
Saison froide	Femelles <i>F. indicus</i>				Mâles <i>F. indicus</i>			
Linf (mm Lc)	47,0		47,0		33,0		35,0	
K/mois	0,181		0,055		0,194		0,156	

## Croissance de *Metapenaeus monoceros*

Les marquages de saison chaude n'ont donné que très peu de recaptures, ce qui serait principalement dû au fait que la pêche se concentre sur *F. indicus* en cette saison et qu'il y a donc peu de captures de *M. monoceros*, qui est plus profonde et plus abondante de nuit (les crevettiers pêchent souvent peu de nuit quand *F. indicus* est abondante pour permettre le traitement des captures effectuées de jour).

### Étude préliminaire des croissances

Dans un premier temps, nous présenterons les données de base disponibles et calculerons les paramètres de croissance comme cela a été fait précédemment pour l'espèce *F. indicus*. Nous reviendrons par la suite sur les équations de croissance, après quelques considérations sur la représentativité de leurs paramètres, comme cela a aussi été fait pour *F. indicus*. Les recaptures de moins de 8 jours de liberté ne sont pas prises en compte et les observations avec croissances nulles entre le marquage et la recapture sont gardées.

Les données de marquages concernent quatre lieux en saison froide : la baie d'Ambaro en zone A, la baie de Narindra en zone B, la région de Morondava en zone C et la côte est. Pour la baie d'Ambaro on notera que si les recaptures sont en saison froide, les marquages ne le sont pas toujours (quelques-uns en avril-mai). Seules des données pour la côte est sont utilisables pour la saison chaude.

Les caractéristiques par zone de marquage des individus marqués et des recaptures valides sont indiquées au tableau 7, ainsi que les premières estimations des paramètres de croissance. Il est à noter que les effectifs des recaptures sont particulièrement faibles pour les mâles et des estimations vraisemblables des paramètres de croissance n'ont pu être obtenues par la méthode de Fabens pour deux zones en saison froide : la baie de Narindra et la côte est.



Tableau 7

Caractéristiques par zone de marquage et saison des individus de *M. monoceros* marqués et recapturés, premières estimations des paramètres de croissance.

Saison-an Zone	SF 1972 Ambaro	SF 2004 Narindra	SF 2004 Morondava	SC 1999 Côte est	SF 2004 Côte est
<b>Femelles</b>					
Effectif	137	297	50	111	21
Nb croissance à 0	21	87	8	7	11
Lc moy. marquage (mm)	27,6	28,1	29,7	26,9	26,9
LC max.	35,6	37,0	38,5	44,0	39,0
Jours liberté	9-162	10-92	8-59	39-107	9-46
Lc/jour ( $10^{-2}$ mm)	6,04	3,46	6,61	5,56	3,43
Indice croissance	6,68	3,90	7,85	5,98	3,69
Linf mm	32,4	38,0	40,4	49,9	48,8
K/jour	0,012	0,004	0,007	0,003	0,001
K/mois	0,361	0,112	0,214	0,083	0,034
<b>Mâles</b>					
Effectif	13	16	26	37	24
Nb croissance à 0	1	9	8	5	13
Lc moy. marquage (mm)	21,4	22,4	23,3	23,0	24,2
LC max.	26,1	29,0	28,0	32,0	31,0
Jours liberté	9-90	21-97	8-76	39-79	9-34
Lc/jour ( $10^{-2}$ mm)	5,46	1,94	4,01	3,29	2,52
Indice croissance	5,85	2,17	4,66	3,78	3,04
Linf mm	26,5		29,3	31,8	
K/jour	0,013		0,007	0,004	
K/mois	0,382		0,220	0,123	

On remarque pour la baie d'Ambaro que la longueur maximale observée chez les femelles (35,6 mm) est bien supérieure au Linf estimé par la méthode de Fabens (26,5 mm). LE RESTE et MARCILLE (1976 b) donnent un Linf supérieur (36,1 mm), à partir des mêmes données de base dont ils ont ôté les individus à croissance nulle et des individus à faible nombre de jours de liberté, sans que ce nombre soit précisé, le nombre d'individus femelles retenus étant de 66. Nous avons fait de nouvelles estimations en éliminant les croissances nulles et en retenant les seuls individus ayant plus de 15 jours de liberté ; on a alors 59 individus et un Linf de 32,27 mm qui est très proche de celui que nous avons estimé précédemment. Une sélection d'individus marqués avec plus de 30 jours de liberté comme celle effectuée par LE RESTE et MARCILLE (1976 a) pour *F. indicus* ne nous donnerait plus qu'un nombre insuffisant d'individus (31). Nous ne nous attarderons pas plus ici sur les paramètres estimés de la courbe de croissance car nous y reviendrons par la suite. On notera cependant que pour cette zone les moyennes des croissances journalières de *M. monoceros* ne diminuent pas avec le nombre de jours de liberté, loin de là (tabl. 8), comme il serait normal et comme c'était le cas pour *F. indicus* au-delà de 8 jours de liberté.

Tableau 8  
Moyennes des croissances journalières ( $C_j$ , en  $100^\circ$  de mm) en fonction des jours de liberté pour les *M. monoceros* femelles recapturées en baie d'Ambaro.

Temps liberté	$C_j$ moyen	n
5-15	3,67	76
16-23	4,67	28
24-49	8,48	27
50 et plus	7,91	9

Nous avons examiné cette question pour les autres campagnes de marquage : les résultats sont meilleurs mais loin d'être satisfaisants. Pour l'espèce *M. monoceros* il est possible que le stress dû au marquage perdure plus longtemps que pour *F. indicus*, les variations observées des croissances journalières moyennes en fonction du nombre de jours de liberté pouvant cependant être dues à d'autres facteurs.

### Comparaison des croissances journalières moyennes et des indices de croissance par zone et saison

Comme pour *F. indicus*, les croissances journalières moyennes et les indices de croissance de *M. monoceros* sont faibles en zone B (Narindra) par rapport aux deux autres zones (A, baie d'Ambaro et C, Morondava) de la côte ouest (tabl. 7 et fig. 23). Les croissances journalières moyennes en saison froide sur la côte est sont plutôt de l'ordre de celles de la zone B que de celles des zones A et C de la côte ouest.

Pour une seule zone, la côte est, nous avons des données de saison chaude et de saison froide ; la croissance y apparaît plus rapide en saison chaude, comme pour *F. indicus*.

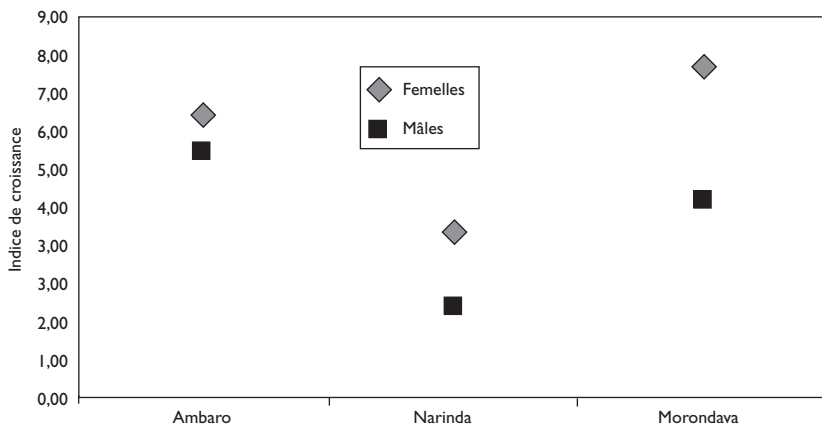


Fig. 23  
Indices de croissance de *M. monoceros* par zone de la côte ouest en saison froide.

Tableau 9

Valeurs de Linf estimées par la méthode de Fabens (femelles et mâles de *M. monoceros* par zone de la côte ouest en saison froide et pour les deux saisons sur la côte est) et de manière empirique à partir des plus grands individus observés dans la pêcherie.

	Femelles <i>M. monoceros</i>					Mâles <i>M. monoceros</i>		
	zone A	zone B	zone C	Est SC	Est SF	zone A	zone C	Est SC
Taille max. recapture	35,6	37,0	38,5	44,0	39,0	26,1	28,0	32,0
<b>Méthode de Fabens</b> Linf (mm Lc)	32,4	38,0	40,4	49,9	48,8	26,5	29,3	31,8
<b>Méthode empirique</b> Moy. 20 plus grands			45,2				41,6	
95 % longueur max.			43,7				41,8	

### Considérations sur Linf

On remarquera (comme pour *F. indicus*) que les valeurs de Linf sont faibles (tabl. 9) par rapport aux valeurs empiriques issues des échantillons d'usines 1998-2000 pour la côte ouest (grands échantillons de 48 714 femelles et 22 247 mâles). On notera aussi, de manière similaire à *F. indicus*, que les Linf sont d'autant plus élevés que la taille du plus grand individu recapturé est élevée (tabl. 9).

La méthode classique de Fabens paraît donc susceptible de biaiser les estimations de Linf quand des tailles de recaptures élevées n'ont pas été enregistrées. Pour les mêmes raisons que celles évoquées plus haut à propos de *F. indicus*, il nous paraît préférable d'utiliser la méthode de Fabens avec des valeurs de Linf fixées, particulièrement dans l'usage des équations de croissance en dynamique analytique, ce que nous allons réaliser ci-dessous.

### Nouvelles estimations des équations de croissance

Nous choisirons un peu empiriquement 43 mm Lc comme valeur de Linf pour les *M. monoceros* femelles de toutes les zones. Pour la côte ouest les équations de croissance résultantes concernent la saison froide, elles seront cependant appliquées sur l'ensemble de l'année en dynamique analytique car la période de fermeture annuelle concerne une bonne partie de la saison chaude et la pêche des premiers mois suivant l'ouverture se concentre sur *F. indicus*. Pour les femelles de la côte est nous regrouperons les données de capture-recapture de saison froide et chaude (cela sera aussi fait pour les mâles) car la pêche est moins concentrée sur *F. indicus* en saison chaude.

Pour les mâles nous retiendrons une valeur de Linf de 35 mm, compromis entre les Linf précédemment estimés par la méthode classique de Fabens et les valeurs provenant de la méthode empirique. C'est également la valeur retenue pour *F. indicus* en zone C (saison chaude) et D, en regroupant toutes les zones pour la côte ouest car les effectifs de capture-recapture par zone sont faibles.

Tableau 10

Paramètres des courbes de croissance par zone et saison des *M. monoceros* femelles et mâles, avec les valeurs de Linf estimées ou fixées. S.C.E. (Somme des carrés des écarts).

Saison	Femelles <i>M. monoceros</i>				Mâles <i>M. monoceros</i>	
	zone A	zone B	zone C	zone D	Côte ouest	zone D
	SF	SF	SF	SC et SF	SF	SC et SF
<b>Méthode de Fabens</b>						
S.C.E.	123	277	47	272	55	40
Linf (mm Lc)	(32,38)	38,0	40,4	50,2	29,8	32,1
K/mois	(0,361)	0,112	0,214	0,081	0,175	0,122
<b>Linf fixé</b>						
S.C.E.	181	280	48	280	57	41
Linf (mm Lc)	43,0	43,0	43,0	43,0	35	35,0
K/mois	0,131	0,074	0,169	0,118	0,099	0,091

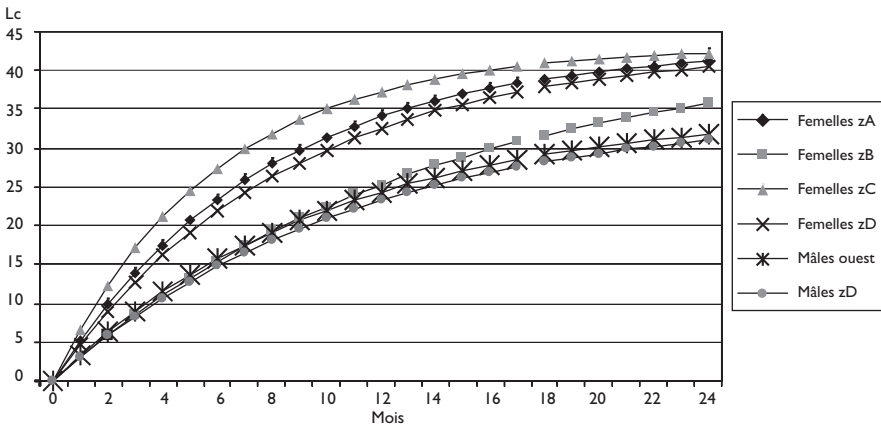


Fig. 24

Courbes de croissance par zone des *M. monoceros* femelles et mâles avec les Linf fixés, en saison froide pour les zones A-B-C, en saison chaude et froide pour la zone D.

Les paramètres des courbes de croissance par zone et saison, avec les valeurs de Linf estimées ou fixées, sont donnés au tableau 10, avec les sommes des carrés des écarts (S.C.E.) issues de la recherche des meilleures estimations. Leur comparaison est intéressante dans le cas de Linf estimé et fixé car on voit, comme en zone B où les valeurs de Linf et K sont très différentes selon les deux méthodes, que les différences entre les S.C.E. sont particulièrement faibles<sup>8</sup>. Par conséquent, le fait d'imposer des Linf différents de ceux estimés par la méthode classique conduit à des estimations des coefficients de croissance K pratiquement aussi bons du point de vue de l'ajustement statistique.

8. La différence est plus importante pour la baie d'Ambaro (zone A) où les problèmes rencontrés ont été discutés précédemment.

Cela se retrouve dans les représentations graphiques en « balai brosse » des croissances des individus marqués et recapturés (non figurées ici) qui montrent généralement<sup>9</sup> une très bonne répartition des trajectoires des croissances individuelles autour de la courbe de croissance retenue.

Les courbes de croissance avec les  $L_{inf}$  fixés sont représentées sur la figure 24. Les courbes de croissance pour les femelles des zones A, B et D sont assez proches, celle pour la zone B montre une croissance plus lente (comme pour *F. indicus*), à taille égale les crevettes sont nettement plus âgées que dans les autres zones.

## Croissance de *Penaeus semisulcatus*

Il s'agit d'une étude préliminaire à partir de marquages de saison froide (saison 2004) réalisés en deux lieux de la côte ouest : la baie de Narindra (zone B) et au large de Morondava (zone C).

On notera que seules deux femelles valides ont été recapturées sur les 301 individus marqués en janvier 2004 (saison chaude) à Narindra (la pêche se concentre sur l'espèce principale *F. indicus*), avec 90 et 100 jours de liberté (marquées à 28 et 30 mm) et une croissance moyenne de  $7,37 \cdot 10^{-2}$  mm/jour.

Comme pour *Penaeus indicus*, la zone B montre des croissances journalières moyennes plus faibles que la zone C (tabl. 11). Les indices de croissance, tenant compte de la taille moyenne de marquage, calculés comme pour *Penaeus indicus*, vont dans le même sens, quoique les différences soient moins importantes que pour *Penaeus indicus*.

Tableau 11

Caractéristiques par zone de marquage et sexe des individus de *P. semisulcatus* marqués et recapturés en saison froide.

<i>P. semisulcatus</i>	Femelles		Mâles	
	Narindra	Morondava	Narindra	Morondava
Zone				
Effectif	140	47	123	27
Nb croissance à 0	23	3	28	5
Lc moy. marquage (mm)	32,1	33,0	26,7	27,2
Lc max.	42,0	42,0	39,5	33,0
Jours liberté	15-97	9-62	11-80	9-59
Lc/jour ( $10^{-2}$ mm)	7,22	8,62	4,69	5,09
Indice croissance	9,27	11,36	6,25	6,93
$L_{inf}$ mm	44,7	44,9	34,2	37,9
K/jour	0,006	0,009	0,007	0,005
K/mois	0,191	0,261	0,208	0,152

9. La répartition des trajectoires individuelles est considérée satisfaisante pour les femelles de la zone A, malgré une différence assez importante entre la S.C.E. des deux estimations.

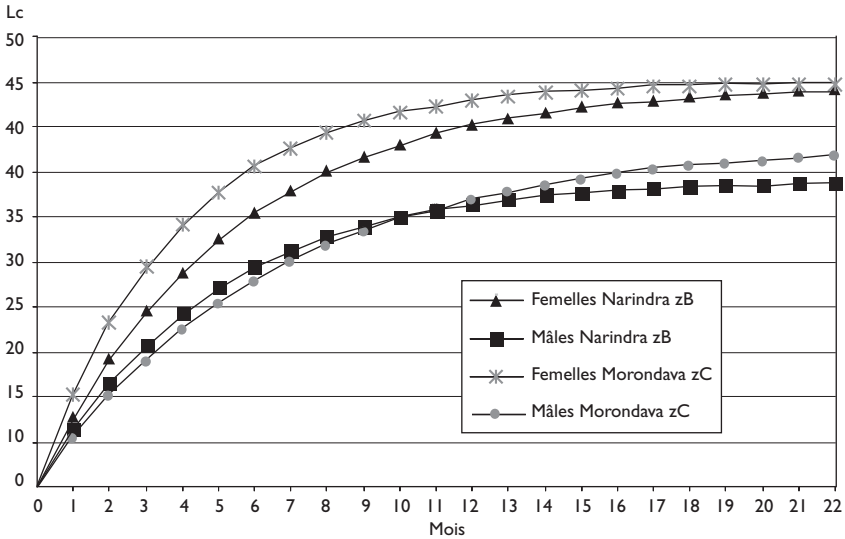


Fig. 25  
 Courbes de croissance par zone des *P. semisulcatus* femelles et mâles en saison froide pour les zones B et C.

Les courbes de croissance pour les deux zones sont présentées à la figure 25.

## Conclusion

L'étude des croissances à partir de données de marquage-recapture montre, pour les trois espèces étudiées, qu'il existe des différences entre les zones, avec des croissances qui sont particulièrement faibles pour les deux principales espèces en zone B, par rapport aux deux zones adjacentes de la côte ouest. La faiblesse relative des taux de croissance obtenus en zone B se retrouve lors des différentes années où il y a eu des campagnes de marquages dans cette zone, soit en 1972, en 1979 et en 2004 : il ne peut donc s'agir d'un phénomène dû à des conditions particulières une année donnée. En outre, une analyse basée sur les sex ratios par classe de taille, indirectement liés à la croissance, semble bien confirmer que la croissance des *F. indicus* en zone B est plus faible qu'en zone A. La zone B comprend la baie de Narindra, cette baie et ses abords montrent de grandes abondances de crevettes, en particulier de *F. indicus*. Les conditions hydrologiques y paraissent au premier abord proches de celles de la zone A et nous ne pouvons pas pour le moment expliciter les faibles croissances estimées pour cette baie. Ces faibles croissances en zone B sont peut-être en rapport avec la diminution des rendements récemment observée, car elles augmentent le risque de surexploitation par rapport à des zones où les croissances sont plus rapides.

Des croissances plus lentes en saison froide ont été mises en évidence quand les données permettent une comparaison pour les deux principales espèces, particulièrement pour *F. indicus* et *M. monoceros* de la côte est.

Il a été indiqué que la méthode de Fabens classique, qui estime par les moindres carrés les paramètres  $K$  et  $L_{inf}$  de l'équation de croissance de Von Bertalanffy, appliquée aux données de marquage-recapture donne souvent une estimation du paramètre  $L_{inf}$  inférieure aux tailles des plus grands individus observés dans la pêcherie, et cela d'autant plus que les tailles maximales des individus recapturés sont faibles. C'est un biais quasi systématique et nous avons listé plusieurs raisons qui pourraient expliquer une proportion anormalement basse de recaptures de crevettes de grande taille. Il a donc été estimé pour les deux principales espèces des équations de croissance à partir de valeurs de  $L_{inf}$  fixées, valeurs définies à partir des tailles des plus grands individus observés et à partir de certaines des valeurs de  $L_{inf}$  obtenues par la méthode classique. On choisit une même valeur de  $L_{inf}$  par sexe pour les différentes zones de la côte ouest, car il est peu probable que les tailles maximales atteintes par une espèce varient significativement d'une zone à l'autre de la côte ouest de Madagascar, alors que les conditions du milieu y seraient dans l'ensemble assez similaires.

Il faut aussi considérer que la croissance des crevettes peut être très variable d'un individu à un autre, plus sans doute que dans le cas des populations de poissons pour lesquelles des équations de croissance de type Von Bertalanffy sont classiquement utilisées, comme cela a été observé pour le poulpe commun de l'Atlantique centre-est (DOMAIN *et al.*, 2000). Il ne faut donc accorder qu'une relative confiance aux équations de croissance obtenues. En dynamique analytique, il serait préférable d'estimer l'état d'exploitation des stocks en utilisant des paramètres variables des équations de croissance pour tester la sensibilité des résultats à ces variations.

## Annexe Ia

Nombres d'individus marqués et recapturés par espèce lors des campagnes de marquage de 1999. SC = saison chaude, SF = saison froide.

Dates et lieux	Saison	<i>F. indicus</i>		<i>M. monoceros</i>		<i>P. semisulcatus</i>		<i>P. japonicus</i>		<i>P. monodon</i>	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
<b>09-13/01/1999</b> Côte est	<b>SC</b>										
	Marquées	364		4071		473		40		1	
	Recapturées	16	44	38	111	17	16				
<b>22-27/01/1999</b> Mahajamba à Cap St-André	<b>SC</b>										
	Marquées	2426		2072		1342		71		19	
	Recapturées	252	336	6	41	7	14			6	
<b>04-07/02/1999</b> Sud du Cap St-André	<b>SC</b>										
	Marquées	2705		911						126	
	Recapturées	107	284	12	32					3	5
<b>11-15/08/1999</b> Baie Narindra à baie Ambaro	<b>SF</b>										
	Marquées	36		1971		1382		3		2	
	Recapturées		2	2	3	23	29				
<b>Totaux marqués</b>		<b>5531</b>		<b>9025</b>		<b>3197</b>		<b>114</b>		<b>148</b>	
		<b>18015</b>									

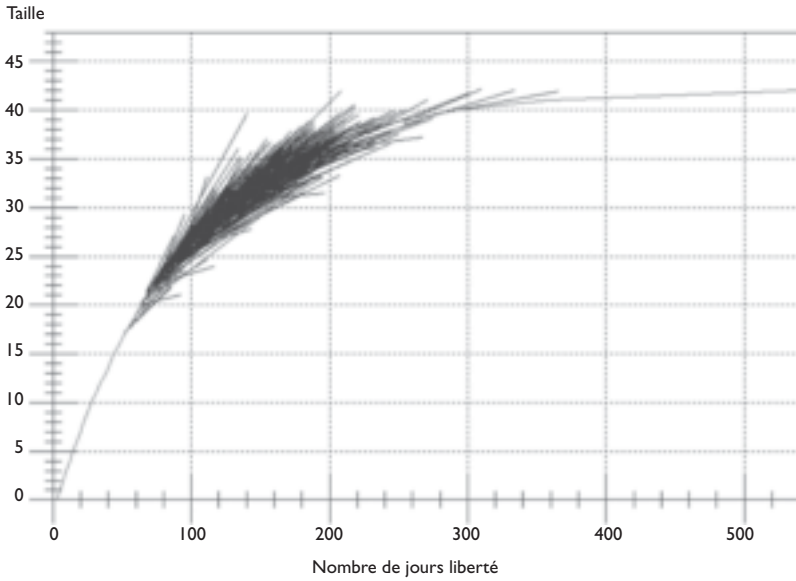
## Annexe Ib

Nombres d'individus marqués et recapturés par espèce lors des campagnes de marquage de 2004. SC = saison chaude, SF = saison froide.

Lieux	Date	Saison	<i>F. indicus</i>		<i>M. monoceros</i>		<i>P. semisulcatus</i>		<i>P. japonicus</i>	
			♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Côte est	13-15/01/2004	<b>SC</b>								
		Marquées	36	20	1356	1538				
		Recapturées	4	1	1	2				
Côte est	16-17/07/2004	<b>SF</b>								
		Marquées	451	176	395	423				
		Recapturées	31	52	25	22				
Morondava	18-20/02/2004	<b>SC</b>								
		Marquées	1384	1588	47	92				
		Recapturées	125	195	1	0				
Morondava	07-10/07/2004	<b>SF</b>								
		Marquées	162	147	561	760	307	406	15	23
		Recapturées	10	19	34	61	43	49	1	2
Narindra	27-30/01/2004	<b>SC</b>								
		Marquées	257	266	19	83	113	188		
		Recapturées	52	60	1	1	0	2		
Narindra	24-26/06/2004	<b>SF</b>								
		Marquées	47	55	151	2036	467	493	1	2
		Recapturées	8	11	16	303	124	144		
<b>Totaux marqués</b>			<b>2337</b>	<b>2252</b>	<b>2529</b>	<b>4932</b>	<b>887</b>	<b>1087</b>	<b>16</b>	<b>25</b>
			<b>14065</b>							

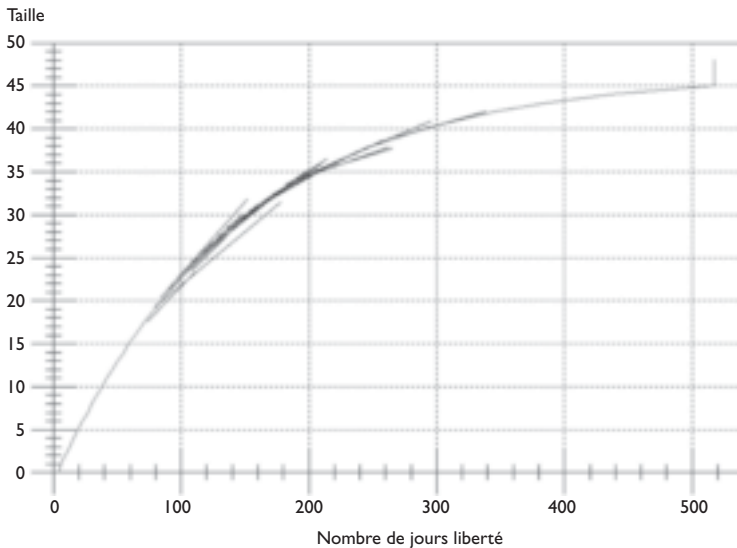


## Annexe 2a



*Représentation des croissances individuelles (en balai brosse) des femelles de F. indicus en zone A (baie d'Ambaro).*

## Annexe 2b



*Représentation des croissances moyennes pour 20 classes de taille des femelles de F. indicus en zone A (baie d'Ambaro).*