

MODÈLES MATHÉMATIQUES DE PRODUCTION APPLICABLES AUX POISSONS TROPICAUX SUBISSANT UN ARRÊT ANNUEL PROLONGÉ DE CROISSANCE

JACQUES DAGET* et J. M. ECOUTIN**

* Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05

** O.R.S.T.O.M., B. P. 65, N'Djamena, Tchad

RÉSUMÉ

En prenant comme exemple les Polypterus senegalus senegalus du Bas Chari, les A. ont montré comment on pouvait déterminer des modèles mathématiques de croissance et de production tenant compte d'un arrêt annuel prolongé de croissance. Le paramètre le plus important mais aussi le plus difficile à déterminer est le coefficient de mortalité totale. Compte tenu de l'incertitude qui subsiste sur la valeur exacte à attribuer à ce paramètre, il est sans intérêt de rechercher une grande précision sur les paramètres de croissance linéaire et pondérale lorsqu'on a seulement en vue une estimation de la biomasse ou de la production.

Lorsque le taux de mortalité est élevé (durée moyenne de vie très courte), ce qui est probablement fréquent chez beaucoup de Poissons tropicaux, la perte de biomasse durant la période d'arrêt de croissance (basses eaux) est très importante, de l'ordre de 50 % pour $Z = 1,2$ si l'arrêt de croissance dure six mois. Il en résulte que, dans un cas semblable, il faut exploiter le stock au maximum vers la fin de la période de croissance, même s'il s'agit d'individus immatures. Attendre qu'ils se soient reproduits avant de les pêcher équivaudrait à une perte de production d'autant plus importante que le coefficient de mortalité est plus élevé.

ABSTRACT

The particular case of Polypterus senegalus senegalus from lower Chari serving as an example the A. have explained how mathematical models of growth and production, taking into account an annual prolonged interruption of growth could be determined. The most influential parameter but also the most difficult to assess is the total mortality coefficient. Considering the want of certainty on the true value of this parameter, it is meaningless to seek for a great accuracy regarding linear and ponderal growth parameters just in order to estimate production or biomass.

Assuming a high mortality rate (mean life span very short), an event probably frequent in a great number of tropical fishes, the loss of biomass during the interruption of growth (low waters) is very important, amounting to 50 % for $Z = 1,2$ if the interruption of growth stretches out six months. As a consequence from such an event, follows need of a maximal exploitation of the stock at the end of the period of effective growth, although immature fish is affected. Deferring the catch until the first breeding is fulfilled would mean a loss of production so much heavier as the mortality rate is higher.

De nombreux auteurs ont montré que les annuli visibles sur les écailles ou certaines structures osseuses (opercules par exemple) des Poissons tropicaux correspondaient à des arrêts complets et périodiques de la croissance. La cause principale de ces arrêts est attribuée soit à une baisse saisonnière de la température, soit à un manque d'espace ou de nourriture aux basses eaux, soit à la reproduction, soit à la conjonction de plusieurs de ces facteurs. Ces questions ne seront pas discutées ici. La présente note a seulement pour but, en admettant l'existence d'un arrêt annuel de croissance, d'établir des modèles mathématiques applicables à une population monospécifique et d'en tirer des conséquences pratiques sur le plan de la production et de l'exploitation.

Les modèles adoptés dépendront d'un certain nombre de paramètres dont les valeurs numériques devront être déterminées dans chaque cas particulier pour que les modèles soient le mieux ajustés possible aux données de l'observation. Pour fixer les idées, nous nous sommes adressés à l'espèce *Polypterus senegalus senegalus* Cuvier 1829 et avons repris les données déjà publiées relatives à la croissance linéaire d'une population échantillonnée dans le Bas Chari, du 13 au 15 juin 1964 (DAGET, BAUCHOT, ARNOULT, 1965). Cette espèce a été choisie à cause de ses particularités biologiques lui permettant de devenir dominante dans certaines mares permanentes qui subsistent en saison sèche dans les zones inondables des grands fleuves africains de la zone sahélo-soudanienne, du Sénégal au Nil. C'est ainsi que dans la mare de Mahé (Nord Cameroun) dont le peuplement a été échantillonné le 18 juin 1966 par empoisonnement d'une surface de 3 ha, *P. s. senegalus* était l'espèce la plus abondante avec 3 297 individus sur 5 769 Poissons récoltés et 287,828 kg sur un total de 700,628 kg soit 57,15 % en effectif et 41,10 % en poids.

Chez cette espèce, le sex-ratio est, semble-t-il, toujours voisin de 50 % et bien que les femelles aient une croissance légèrement supérieure à celle des mâles, les différences n'ont pas été jugées suffisantes pour justifier un traitement séparé pour chaque sexe. Les données concernant les mâles et les femelles ont donc été regroupées. Elles figurent dans le tableau I. Il est facile de vérifier sur papier probit que les cinq distributions de moyennes respectives 162, 210, 229, 244 et 256 mm peuvent être considérées comme normales et que les écarts types décroissent régulièrement avec l'âge, de 23,7 mm à 20,3-17,8-16,3 et enfin 11,4 mm.

Modèle de croissance linéaire.

Pour représenter la croissance linéaire, nous adopterons un modèle de Von Bertalanffy $L_t = L_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}]$ qui implique entre L_{t+1} et L_t la relation linéaire $L_{t+1} = e^{-k}L_t + L_{\infty}[1 - e^{-k}]$.

Or nous connaissons quatre couples de longueurs moyennes correspondants aux cinq premiers arrêts de croissance successifs et les quatre points de coordonnées (L_{t+1}, L_t) , $t \in (1,5)$ étant assez bien alignés, nous pouvons déterminer conjointement k

TABLEAU I

Longueurs standard mesurées et calculées (par rétro mesure operculaire) aux différents âges sur 168 *Polypterus senegalus senegalus* récoltés dans le Bas Chari en juin 1964.

L. st. en mm	1 annulus	2 annuli	3 annuli	4 annuli	5 annuli
95	1				
100	1				
105	1				
110	2				
115	2				
120	3				
125	6				
130	1				
135	5				
140	8				
145	16	1			
150	5	0			
155	17	0			
160	14	3			
165	17	1			
170	8	1			
175	13	1			
180	12	8	1		
185	8	8	1		
190	9	8	0		
195	10	6	4		
200	3	15	4		
205	5	24	5		
210	1	18	10	1	
215		15	6	2	
220		15	9	5	
225		7	17	2	
230		12	16	3	
235		13	15	8	
240		3	15	6	3
245		3	7	10	3
250		3	5	5	3
255		2	8	7	4
260		1	2	5	3
265			2	4	3
270			1	1	3
275			1	2	0
280				0	0
285				0	1
290				1	
Total.....	168	168	129	62	23
L.moyenne.	162	210	229	244	256
Écart-type..	23,7	20,3	17,8	16,3	11,4

et L_{∞} par la méthode de Ford-Walford. L'équation de l'axe majeur réduit exprimant la relation fonctionnelle entre L_{t+1} et L_t s'écrit :

$$L_{t+1} = 0,5568 L_t + 117,12$$

d'où l'on tire $k = 0,573024$ si t est évalué en années ou $k = 0,047752$ si t est évalué en mois et $L_{\infty} = 264,3$ mm.

Cette valeur de L_{∞} n'est guère compatible avec les tailles maximales observées dans le bassin tchadien qui sont de l'ordre de 400 mm avec un record de 505 mm pour un individu capturé en mars 1971 dans l'archipel Sud-Est. Deux hypothèses non exclusives l'une de l'autre peuvent être proposées : 1° les très grandes tailles ne seraient atteintes que par des individus vivant dans le lac ce qui reviendrait à admettre une croissance plus forte pour les populations lacustres que pour les populations fluviales étudiées ici ; 2° l'échantillonnage dont on s'est servi était biaisé, les grandes tailles ayant été mal capturées, d'où une sous-estimation des longueurs L_t successives d'autant plus importante que t est plus élevé.

La valeur de t_0 peut être calculée à l'aide de la relation :

$$t_0 = t + \frac{\log(L_{\infty} - L_t) - \log L_{\infty}}{k \log c}$$

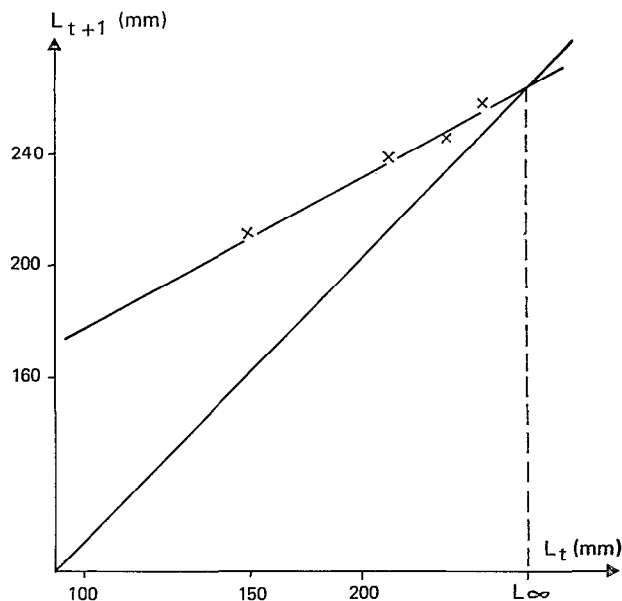


Fig. 1. — Détermination de L_{∞} et k par la méthode de Ford-Walford $L_{t+1} = 0,5565 L_t + 117,12$

En faisant successivement $t = 1, 2, 3, 4$ et 5 on obtient les résultats suivants :

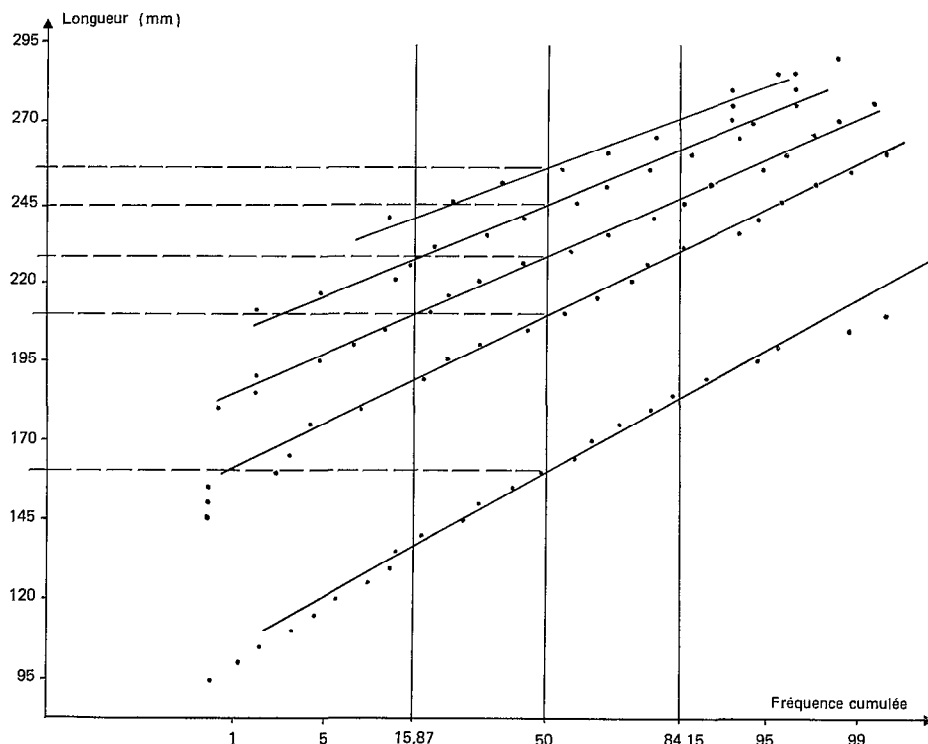


Fig. 2. — Test de normalité des distributions de fréquences pour les longueurs observées correspondant à cinq classes d'âge.

t	L_t	$L_{\infty} - L_t$	t_0 (an)	t_0 (mois)
1	162	102,3	-0,656	-7,877
2	210	54,3	-0,762	-9,141
3	229	35,3	-0,513	-6,159
4	244	20,3	-0,479	-5,746
5	256	8,3	-1,039	-12,475

En prenant la moyenne des 4 premières valeurs on trouve $t_0 = -0,602$ an ou $-7,231$ mois. Une autre estimation moyenne de t_0 peut être obtenue en écrivant l'équation de la droite de régression de $\log(L_{\infty} - L_t)$ en t :

$\log(L_{\infty} - L_t) = -kt \log e + \log L_{\infty} + kt_0 \log e$
On trouve $\log(L_{\infty} - L_t) = -0,2619 t + 2,2895$
d'où $t_0 = -0,55$ an ou $-6,6$ mois.

Or les modèles de croissance linéaire de Von Bertalanffy avec les trois paramètres L_{∞} , k et t_0 ne sont valables que dans la mesure où la durée et l'importance de l'arrêt de croissance sont négligeables. Si l'on veut tenir compte de cet arrêt de croissance, il est nécessaire d'introduire deux nouveaux paramètres qui sont la durée de l'arrêt annuel q en mois et la durée de la première période de croissance t_1 , également en mois. Ce paramètre t_1 est indispensable chaque fois que la ponte ne coïncide pas avec la fin de la période d'arrêt de croissance des géniteurs. Par exemple si la ponte se produit avant que la reprise de croissance ne soit effective, t_1 sera supérieur à $12-q$. Or nous ne connaissons ni la valeur de t_1 ni celle de q et parmi les divers couples de valeurs possibles pour ces deux paramètres, nous choisirons celui qui correspond le mieux aux données fragmentaires dont nous disposons actuellement. Pour les populations du bassin tchadien, BLACHE (1964) écrit : « la période de reproduction est étalée sur les mois de juin et juillet mais elle peut s'étendre à toute la période des hautes eaux car jusqu'en janvier on rencontre çà et là des géniteurs sexuellement mûrs ». La normalité approximative de la distribution des tailles à l'intérieur des classes d'âge montre que l'on peut admettre une date moyenne de ponte assez bien définie et en la fixant au 1^{er} juillet nous n'introduirons aucun biais appréciable dans les modèles. Quant à l'arrêt de croissance, qu'il soit provoqué par la baisse des eaux ou la chute hivernale de température, son début doit se situer vers décembre ou janvier et sa durée ne pas être inférieure à 2 ou 3 mois. Elle est même probablement plus longue, de l'ordre de 5 à 7 mois car sur les individus examinés en juin aucun signe évident d'une reprise récente de croissance n'a pu être noté.

Si la croissance effective annuelle de L_t à L_{t+1}

s'effectue non pas en 12 mois mais en $(12-q)$ mois, elle est représentée durant cette période par un arc de la courbe de Von Bertalanffy $L_t = L_{\infty}[1 - e^{-k'(t-t_0)}]$ t et t_0 étant exprimés en mois et k' étant égal à $0,573024/(12-q)$. Cet arc de courbe sera suivi d'un palier horizontal s'étendant sur q mois. Au premier arrêt de croissance, au temps t_1 , la longueur atteinte est $L_1 = 162$ mm et l'on a :

$$t_0 = t_1 + \frac{\log(L_{\infty} - L_t) - \log L_{\infty}}{k' \log e}$$

En faisant $L_{\infty} = 264,2$, $L_1 = 162$ et $k' = 0,573024/(12-q)$ on obtient une relation entre les trois paramètres t_0 , t_1 et q qui donne la valeur de t_0 à introduire dans le modèle en fonction de t_1 et q . Cette relation s'écrit :

$$t_0 = t_1 + 1,6565 q - 19,878$$

Compte tenu des remarques faites précédemment, il apparaît que les valeurs possibles pour q et t_1 sont respectivement comprises entre 5 et 7 et entre 5 et 8. On obtient alors pour t_0 les valeurs indiquées dans le tableau suivant :

$q \backslash t_1$	5	6	7	8
5	-6,595	-5,595	-4,595	-3,595
6	-4,939	-3,939	-2,939	-1,939
7	-3,282	-2,282	-1,282	-0,282

La comparaison entre les longueurs observées et les longueurs calculées à partir d'un modèle correspondant à divers couples de valeurs (q , t_1) ont montré que le meilleur ajustement était obtenu pour $q = 6$ et $t_1 = 7$ soit par conséquent $t_0 = -2,939$ ou approximativement $t_0 = -3$. Le modèle ainsi déterminé implique que la ponte ayant lieu en moyenne au 1^{er} juillet, la croissance reprend le 1^{er} août et s'arrête le 31 janvier de chaque année. Les longueurs atteintes de mois en mois sont alors indiquées dans le tableau II.

On notera que ce modèle de croissance linéaire donne au bout du premier mois une longueur de 83,9 mm certainement surestimée. En effet chez les Poissons le début de la croissance ($t = 0$) ne part pas de l'origine puisque à l'éclosion les larves mesurent déjà 3,8 mm de longueur ($L_0 = 3,8$) et ne suit généralement pas une loi de Von Bertalanffy. La courbe de croissance réelle, d'allure sigmoïde ne rattrape la courbe de Von Bertalanffy qu'au bout d'un certain laps de temps, parfois plusieurs mois. Dans le cas présent, le modèle donne pour $t = 4$ une longueur de 128,8 mm qui pourrait être déjà très proche de la longueur moyenne réellement atteinte au bout du quatrième mois. En effet,

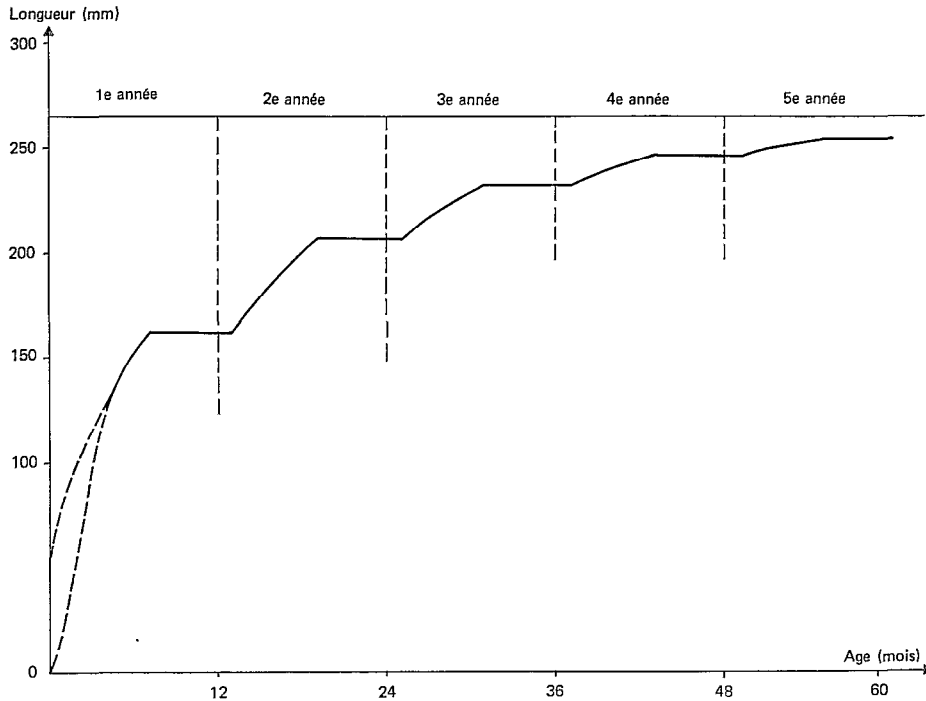


Fig. 3. — Croissance linéaire moyenne pour les cinq premières années en supposant un arrêt de croissance annuel de six mois et une première période de croissance de 7 mois ($t_0 = -3$).

TABLEAU II

Longueurs calculées à partir du modèle $L_t = 264,3 [1 - e^{-0,0953(t-t_0)}]$ en supposant que l'arrêt annuel de 6 mois dure du 1^{er} août au 1^{er} février et que la ponte ait lieu au 1^{er} juillet.

Date	t	L_t en mm	t	L_t	t	L_t
1 ^{er} août...	1	83,9	25	206,9	49	246,0
1 ^{er} sept...	2	100,3	26	212,2	50	247,7
1 ^{er} oct...	3	115,3	27	216,9	51	249,2
1 ^{er} nov...	4	128,8	28	221,2	52	250,6
1 ^{er} déc...	5	141,2	29	225,1	53	251,8
1 ^{er} janv...	6	152,4	30	228,7	54	253,0
1 ^{er} fév...	7	162,6	31	231,9	55	254,0
1 ^{er} mars...	8	162,6	32	231,9	56	254,0
1 ^{er} avril...	9	162,6	33	231,9	57	254,0
1 ^{er} mai...	10	162,6	34	231,9	58	254,0
1 ^{er} juin...	11	162,6	35	231,9	59	254,0
1 ^{er} juil...	12	162,6	36	231,9	60	254,0
1 ^{er} août...	13	162,6	37	231,9		
1 ^{er} sept...	14	171,8	38	234,9		
1 ^{er} oct...	15	180,3	39	237,6		
1 ^{er} nov...	16	187,9	40	240,0		
1 ^{er} déc...	17	194,9	41	242,2		
1 ^{er} janv...	18	201,2	42	244,2		
1 ^{er} fév...	19	206,9	43	246,0		
1 ^{er} mars...	20	206,9	44	246,0		
1 ^{er} avril...	21	206,9	45	246,0		
1 ^{er} mai...	22	206,9	46	246,0		
1 ^{er} juin...	23	206,9	47	246,0		
1 ^{er} juil...	24	206,9	48	246,0		

pour les *P. senegalus* du Moyen Niger, dont la ponte était supposée avoir eu lieu entre juillet et août, la longueur moyenne observée sur 32 jeunes capturés entre le 8 novembre et le 3 décembre, soit à l'âge de 3,5-4 mois, était de $118,7 \pm 14,7$ mm (DAGET, 1948). Par conséquent le modèle donne des tailles surestimées pour $t \leq 4$.

Modèle de croissance pondérale.

Pour passer d'un modèle de croissance linéaire à un modèle de croissance pondérale, il est nécessaire de posséder une série de couples de valeurs longueur-poids, afin d'en déduire une relation du type $W_t = K L_t^b$ ou $\log W_t = \log K + b \log L_t$ donnant le poids individuel moyen W en fonction de la longueur moyenne L à tout âge t donné. Pour calculer l'équation de la droite d'ajustement entre $\log W_t$ et $\log L_t$ nous avons utilisé 141 couples de valeurs $W-L$ pour des tailles de 180 à 405 mm. Le coefficient de corrélation linéaire étant égal à $+0,964$ on a trouvé $K = 1,9 \cdot 10^{-5}$ et $b = 2,824$. L'écart-type de b , pente de la droite de régression de $\log W_t$ en $\log L_t$, étant $0,066$, il en résulte que b est significativement différent de 3. Or ALLEN (1971) a montré que si $b = 3$ et que l'on puisse adopter comme modèle de croissance pondérale la relation $W_t = K L_{\infty}^3 [1 - e^{-k(t-t_0)}]^3 = W_{\infty}^3 [1 - e^{-k(t-t_0)}]^3$ les calculs de la production et du rapport P/B

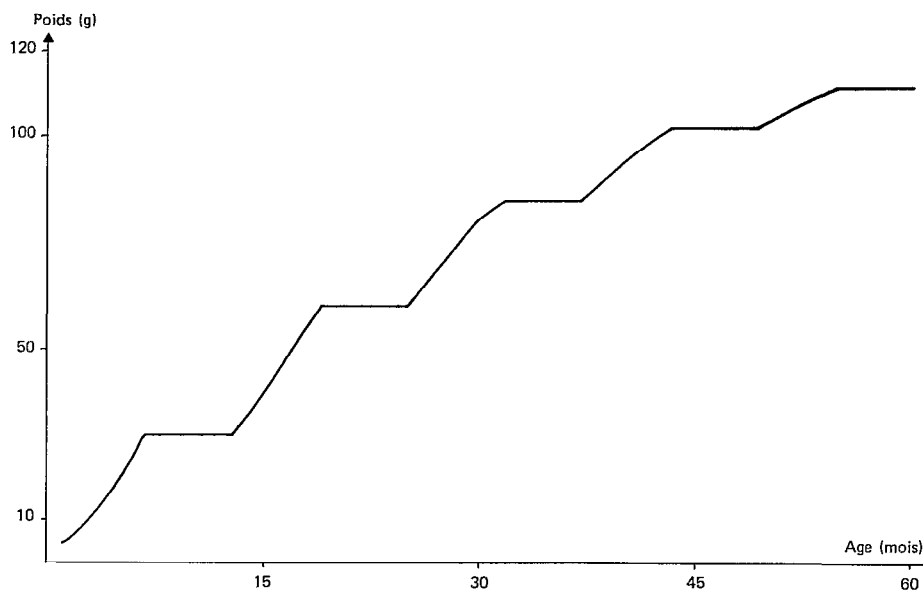


Fig. 4. — Croissance pondérale moyenne $W_t = 0,68.10^{-6} L_t^3$.

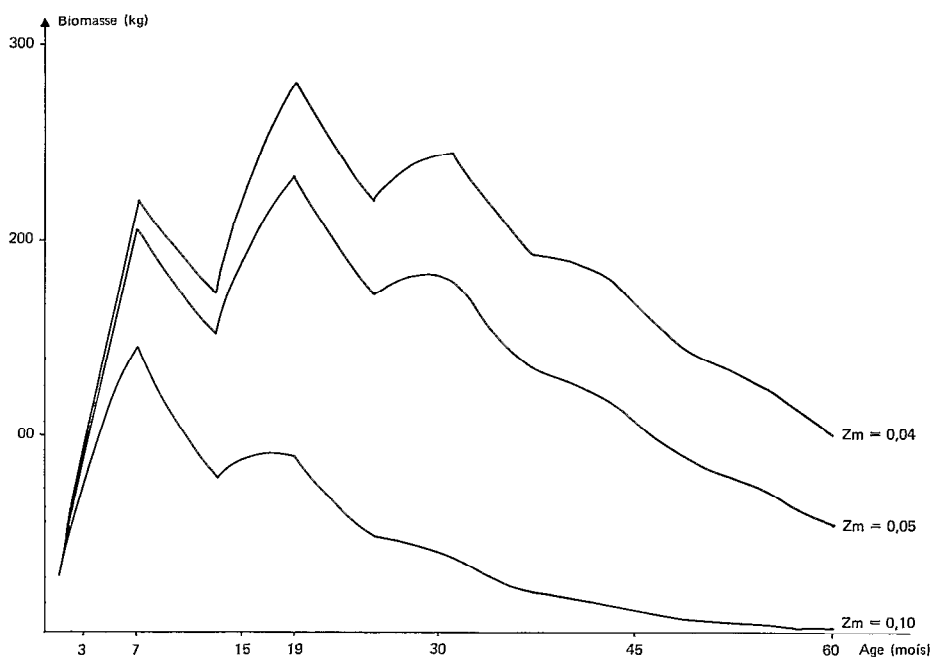


Fig. 5. — Variations de la biomasse d'une cohorte en fonction de l'âge pour trois valeurs différentes de la mortalité.

étaient considérablement simplifiés. Il nous a donc paru intéressant de rechercher si une relation approchée du type $W_t = K L_t^3$ pouvait donner, dans un certain intervalle de tailles, des valeurs assez proches des poids réels, eux-mêmes représentés par la relation $W_t = 1,9 \cdot 10^{-6} L_t^{2,824}$.

Les poids correspondants aux longueurs L_t (de mois en mois) figurant dans le tableau IV ont été calculés par interpolation à partir des données du tableau III. Puis on a recherché par approximations successives la valeur qu'il faut donner à K pour que les poids calculés par la formule $W_t = K \cdot 10^{-6} L_t^3$

TABEAU III

Poids moyens en grammes observés pour des *Polypterus senegalus* de 80 à 476 mm de longueur standard (données extraites des Documents locaux du Centre O.R.S.T.O.M. de N'Djamena, décembre 1973).

L (mm)	P (g)	L	P	L	P
80	4,5	190	48,0	300	187,0
90	6,0	200	55,0	310	208,0
100	8,0	210	63,0	320	231,0
110	11,0	220	72,0	330	255,0
120	14,0	230	82,0	340	280,0
130	17,5	240	83,0	350	307,0
140	21,0	250	105,0	360	336,0
150	25,5	260	118,0	370	368,0
160	30,5	270	133,0	380	402,0
170	36,0	280	150,0	390	438,0
180	42,0	290	168,0	400	476,0

soient aussi proches que possible des poids réels obtenus par interpolation. La meilleure valeur est $K = 0,680 \cdot 10^{-5}$ comme on peut le voir sur le tableau

IV. En prenant $K = 0,680 \cdot 10^{-5}$ et $b = 3$ les poids sont sous-estimés jusqu'à $L = 212,2$ mm et sur-estimés au delà, l'approximation étant de $\pm 1\%$ entre 201,2 et 254,0 mm. Au-dessous de 201,2 mm les sous-estimations sont relativement plus importantes jusqu'à atteindre environ 10 % pour 141,0 mm. Au-dessous de cette longueur, nous avons vu que le modèle de croissance linéaire donnait des tailles sur-estimées, il y a donc compensation partielle des approximations pour le modèle de croissance pondérale.

Évolution de la biomasse d'une cohorte en fonction du temps.

A un âge t donné, une cohorte se compose de N_t individus pesant chacun un poids moyen W_t . La biomasse est donc $B_t = N_t W_t$. L'effectif N_t peut être estimé en valeur relative par une exponentielle de la forme $N_t = N_0 e^{-Zt}$ d'où l'on tire la relation $Zt = \log N_0 - \log N_t$, Z étant un coefficient instantané de mortalité totale. Pour estimer Z , nous savons seulement que l'échantillon étudié comportait

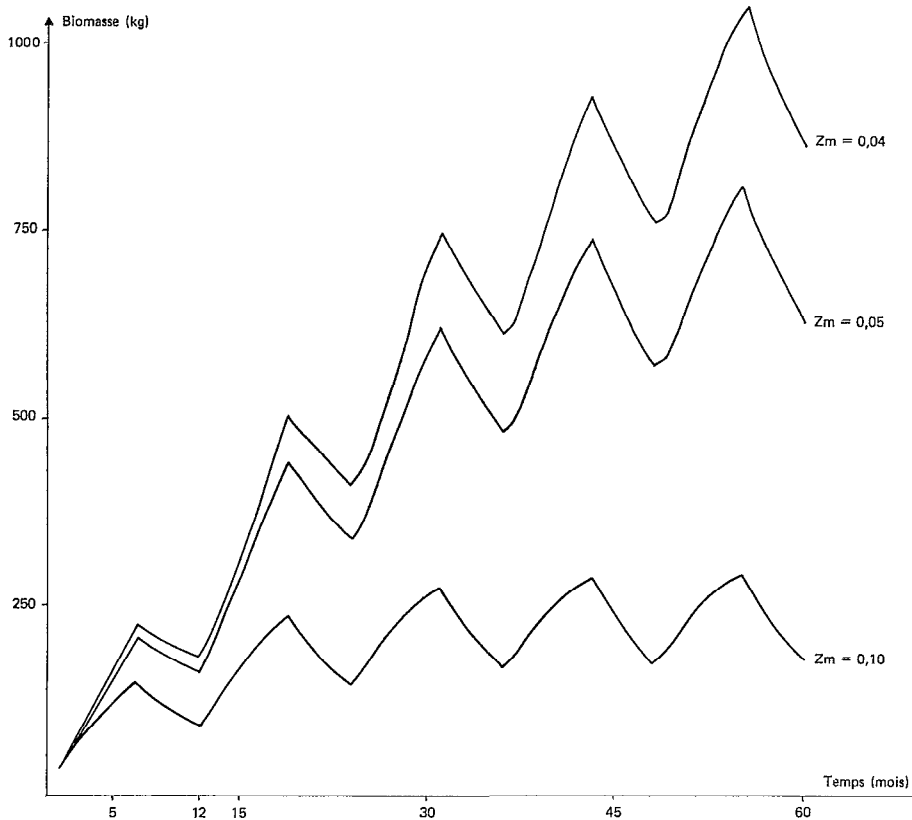


Fig. 6. — Biomasse d'une population pour trois valeurs différentes de la mortalité en supposant que chaque année une nouvelle cohorte s'ajoute aux précédentes avec un recrutement annuel constant.

TABLEAU IV

Poids réels W_t obtenus par interpolations et poids calculés pour les diverses valeurs de L_t : W_1 en prenant $b = 3$ et $K = 0,675 \cdot 10^{-5}$, W_2 en prenant $b = 3$ et $K = 0,680 \cdot 10^{-5}$, W_3 en prenant $b = 3$ et $K = 0,700 \cdot 10^{-5}$.

L_t	W_t	W_1	W_2	W_3
83,9 mm	5,09 g	3,99 g	4,02 g	4,14 g
100,3	8,11	6,82	6,87	7,07
115,3	12,59	10,34	10,42	10,72
128,8	17,10	14,44	14,55	14,98
141,2	21,54	19,00	19,14	19,70
152,4	26,70	23,90	24,07	24,78
162,6	31,93	29,02	29,23	30,09
171,8	37,12	34,26	34,52	35,53
180,3	42,17	39,55	39,84	41,01
187,9	46,76	44,81	45,13	46,46
194,9	51,42	49,97	50,33	51,81
201,2	55,97	54,99	55,39	57,02
206,9	60,57	59,84	60,28	62,05
212,2	64,96	64,48	64,96	66,87
216,9	69,24	68,91	69,41	71,45
221,2	73,24	73,10	73,64	75,80
225,1	77,17	77,06	77,62	79,91
228,7	80,73	80,78	81,37	83,76
231,9	84,17	84,26	84,88	87,37
234,9	87,41	87,51	88,15	90,74
237,6	90,35	90,53	91,20	93,88
240,0	93,03	93,34	94,03	96,79
242,2	95,68	95,94	96,65	99,49
244,2	98,09	98,35	99,07	101,99
246,0	100,29	100,58	101,31	104,29
247,7	102,28	102,62	103,38	106,42
249,2	104,09	104,51	105,28	108,38
250,6	105,80	106,25	107,03	110,18
251,8	107,42	107,84	108,63	111,83
253,0	108,89	109,30	110,11	113,34
254,0	110,23	110,64	111,46	114,73

39 individus de seconde année, 67 de troisième année, 39 de quatrième et 23 de cinquième année. On en déduit :

$$Z_{2,3} = \text{Log } 39 - \text{Log } 67 = -0,541$$

$$Z_{3,4} = \text{Log } 67 - \text{Log } 39 = 0,541$$

$$Z_{4,5} = \text{Log } 39 - \text{Log } 23 = 0,528$$

$Z_{2,3}$ étant négatif, on en déduit que le recrutement dans la fraction de population échantillonnée n'était pas terminé avant la troisième année. Les deux autres valeurs de Z sont cohérentes et donnent comme valeur moyenne $Z = (0,541 + 0,528) / 2 = 0,5345$. Puisque nous avons choisi d'évaluer t en mois plutôt qu'en années, il faut prendre $z = Z/12$

TABLEAU V

Effectifs aux âges t d'une cohorte supposée comprendre initialement 10 000 individus (au temps $t = 0$) pour $z = 0,04$ (N), $z = 0,05$ (N') et $z = 0,1$ (N'').

t	N	N'	N''	t	N	N'	N''
0	10 000	10 000	10 000	31	2 893	2 122	450
1	9 607	9 512	9 048	32	2 780	2 018	407
2	9 231	9 048	8 187	33	2 671	1 920	368
3	8 869	8 607	7 408	34	2 566	1 826	333
4	8 521	8 187	6 703	35	2 465	1 737	301
5	8 187	7 788	6 065	36	2 369	1 652	273
6	7 866	7 408	5 488	37	2 276	1 572	247
7	7 557	7 046	4 965	38	2 187	1 495	223
8	7 261	6 703	4 493	39	2 101	1 422	202
9	6 976	6 376	4 065	40	2 018	1 353	183
10	6 703	6 065	3 678	41	1 939	1 287	165
11	6 440	5 769	3 328	42	1 863	1 224	149
12	6 187	5 488	3 011	43	1 790	1 164	135
13	5 945	5 220	2 725	44	1 720	1 108	122
14	5 712	4 965	2 465	45	1 652	1 053	111
15	5 488	4 723	2 231	46	1 588	1 002	100
16	5 272	4 493	2 018	47	1 525	953	90
17	5 066	4 274	1 826	48	1 466	907	82
18	4 867	4 065	1 652	49	1 408	862	74
19	4 676	3 867	1 495	50	1 353	820	67
20	4 493	3 678	1 353	51	1 300	780	60
21	4 317	3 499	1 224	52	1 249	742	55
22	4 147	3 328	1 108	53	1 200	706	49
23	3 985	3 166	1 002	54	1 153	672	45
24	3 828	3 011	907	55	1 108	639	40
25	3 678	2 865	820	56	1 064	608	36
26	3 534	2 725	742	57	1 022	578	33
27	3 395	2 592	672	58	982	550	30
28	3 262	2 465	608	59	944	523	27
29	3 134	2 345	550	60	907	497	24
30	3 011	2 231	497				

$= 0,0445$. Faute d'autres données nous admettrons que z garde une valeur constante de l'ordre de 0,04 à 0,05. Ces valeurs sont faibles pour un Poisson tropical à durée de vie courte. Elles peuvent s'expliquer par le fait que les *P. senegalus* à partir de 3 ans sont efficacement protégés contre tous les prédateurs par leur revêtement d'écaillés palaeonicoïdes.

On trouvera dans le tableau V les effectifs successifs, de mois en mois, d'une cohorte supposée avoir comporté 10 000 individus au temps $t = 0$, pour $z = 0,04$, $z = 0,05$ et, à titre de comparaison, pour une valeur deux fois plus élevée de la mortalité, $z = 0,1$. On notera qu'au bout de 5 ans, suivant les différentes valeurs de z , l'effectif de la cohorte est tombé à 9 %, 5 % et 0,2 % de son effectif initial.

Dans le tableau VI figurent les biomasses d'une cohorte calculées pour trois valeurs du coefficient

TABEAU VI

Biomasse d'une cohorte en kg pour 3 valeurs de z (0,04, 0,05 et 0,1) en prenant pour chaque valeur de t le poids réel calculé par interpolation. On a indiqué entre parenthèses la biomasse obtenue en prenant à la place du poids réel

$$W_t = 0,680 \cdot 10^{-5} L_t^3$$

t	z = 0,04	z = 0,05	z = 0,1
1	48,88 (38,61)	48,40 (38,23)	46,04 (36,36)
2	74,82 (63,43)	73,33 (62,17)	66,36 (56,26)
3	111,62 (92,40)	108,32 (89,67)	93,23 (77,18)
4	145,71 (123,97)	140,00 (119,11)	114,62 (97,52)
5	176,33 (156,70)	167,73 (149,07)	130,62 (116,09)
6	210,05 (189,36)	197,82 (178,33)	146,55 (132,11)
7	241,29 (220,91)	224,98 (205,97)	158,53 (145,14)
8	231,84 (212,26)	214,02 (195,94)	143,46 (131,34)
9	222,74 (203,92)	203,58 (186,39)	129,79 (118,83)
10	214,02 (195,94)	193,65 (177,29)	117,44 (107,52)
11	205,63 (188,26)	184,20 (168,64)	106,26 (97,29)
12	197,55 (180,86)	175,23 (160,43)	96,14 (88,02)
13	189,82 (173,79)	166,67 (152,59)	87,01 (79,66)
14	212,02 (197,17)	184,29 (171,38)	91,49 (85,09)
15	231,43 (218,67)	199,17 (188,19)	94,08 (88,89)
16	246,52 (237,96)	210,10 (202,80)	94,36 (91,09)
17	260,51 (255,01)	219,78 (215,14)	93,90 (91,91)
18	272,41 (269,61)	227,52 (225,18)	92,46 (91,51)
19	283,21 (281,86)	234,21 (233,10)	90,55 (90,12)
20	272,13 (270,83)	222,77 (221,71)	81,95 (81,56)
21	261,47 (260,22)	211,93 (210,92)	74,13 (73,78)
22	251,17 (249,98)	201,57 (200,61)	67,11 (66,79)
23	241,36 (240,21)	191,76 (190,84)	60,69 (60,40)
24	231,85 (230,75)	182,37 (181,50)	54,93 (54,67)
25	222,77 (221,71)	173,53 (172,70)	49,67 (49,43)
26	229,58 (229,56)	177,03 (177,01)	48,20 (48,20)
27	235,06 (235,67)	179,46 (179,93)	46,53 (46,65)
28	238,92 (240,22)	180,55 (181,53)	44,53 (44,77)
29	241,84 (243,29)	180,95 (182,04)	42,44 (42,70)
30	243,08 (245,02)	180,11 (181,54)	40,12 (40,44)
31	243,50 (245,56)	178,60 (180,12)	37,88 (38,20)
32	233,99 (235,97)	169,85 (171,29)	34,26 (34,55)
33	224,81 (226,72)	161,60 (162,97)	30,97 (31,24)
34	215,97 (217,80)	153,69 (154,99)	28,03 (28,27)
35	207,47 (209,23)	146,20 (147,44)	25,33 (25,55)
36	199,39 (201,08)	139,04 (140,22)	22,98 (23,17)
37	191,57 (193,19)	132,31 (133,43)	20,79 (20,97)
38	191,16 (192,79)	130,67 (131,79)	19,49 (19,66)
39	189,83 (191,62)	128,48 (129,69)	18,25 (18,42)
40	187,73 (189,76)	125,87 (127,23)	17,02 (17,21)
41	185,53 (187,41)	123,14 (124,39)	15,79 (15,95)
42	182,75 (184,59)	120,07 (121,27)	14,62 (14,76)
43	179,51 (181,36)	116,73 (117,94)	13,54 (13,68)
44	172,49 (174,27)	111,12 (112,26)	12,23 (12,36)
45	165,67 (167,38)	105,60 (106,69)	11,13 (11,25)
46	159,26 (160,90)	100,49 (101,52)	10,03 (10,13)
47	152,94 (154,51)	95,57 (96,56)	9,03 (9,12)
48	147,02 (148,54)	90,96 (91,90)	8,22 (8,31)
49	141,20 (142,66)	86,45 (87,34)	7,42 (7,50)
50	138,38 (139,88)	83,87 (84,78)	6,85 (6,93)
51	135,32 (136,87)	81,19 (82,12)	6,25 (6,32)
52	132,14 (133,69)	78,50 (79,42)	5,82 (5,89)
53	128,90 (130,37)	75,84 (76,70)	5,26 (5,32)
54	125,55 (126,96)	73,17 (74,00)	4,90 (4,96)
55	122,13 (123,50)	70,44 (71,22)	4,41 (4,46)
56	117,28 (118,60)	67,02 (67,77)	3,97 (4,01)
57	112,65 (113,91)	63,71 (64,43)	3,64 (3,68)
58	108,25 (109,46)	60,63 (61,30)	3,31 (3,34)
59	104,06 (105,22)	57,65 (58,29)	2,98 (3,01)
60	99,98 (101,10)	54,78 (55,40)	2,65 (2,68)

TABEAU VII

Biomasse d'une population en kg en supposant que chaque année le recrutement soit le même (équivalent à 10 000 individus pour t = 0). Mêmes hypothèses sur z et W que précédemment.

t	z = 0,04	z = 0,05	z = 0,1
1	48,88 (38,61)	48,40 (38,23)	46,04 (36,36)
2	74,82 (63,43)	73,33 (62,17)	66,36 (56,26)
3	111,62 (92,40)	108,32 (89,67)	93,23 (77,18)
4	145,71 (123,97)	140,00 (119,11)	114,62 (97,52)
5	176,33 (156,70)	167,73 (149,07)	130,62 (116,09)
6	210,05 (189,36)	197,82 (178,33)	146,55 (132,11)
7	241,29 (220,91)	224,98 (205,97)	158,53 (145,14)
8	231,84 (212,26)	214,02 (195,94)	143,46 (131,34)
9	222,74 (203,92)	203,58 (186,39)	129,79 (118,83)
10	214,02 (195,94)	193,65 (177,29)	117,44 (107,52)
11	205,63 (188,26)	184,20 (168,64)	106,26 (97,29)
12	197,55 (180,86)	175,23 (160,43)	96,14 (88,02)
13	238,70 (212,40)	215,07 (190,82)	133,04 (116,02)
14	286,83 (260,60)	257,62 (233,56)	157,85 (141,35)
15	343,04 (311,07)	307,49 (277,86)	187,31 (166,07)
16	392,23 (361,93)	350,09 (321,91)	208,98 (188,61)
17	436,84 (411,71)	387,52 (364,21)	224,52 (208,00)
18	482,46 (458,97)	425,34 (403,52)	239,01 (223,63)
19	524,51 (502,77)	459,19 (439,07)	249,08 (235,26)
20	503,97 (483,09)	436,79 (417,65)	225,41 (212,90)
21	484,21 (464,15)	415,51 (397,30)	203,93 (192,61)
22	465,20 (445,92)	395,22 (377,90)	184,55 (174,31)
23	446,99 (428,47)	375,96 (359,48)	166,95 (157,68)
24	429,40 (411,61)	357,60 (341,93)	151,07 (142,69)
25	461,47 (434,10)	388,60 (363,52)	182,71 (165,45)
26	516,42 (490,17)	434,65 (410,57)	206,05 (189,55)
27	578,10 (546,74)	486,95 (457,79)	233,84 (212,72)
28	631,16 (602,15)	530,64 (503,44)	253,52 (233,38)
29	678,68 (655,00)	568,47 (546,24)	266,96 (250,70)
30	725,54 (703,98)	605,45 (585,06)	279,14 (264,07)
31	768,00 (748,33)	637,79 (619,19)	286,95 (273,45)
32	737,96 (719,06)	606,64 (588,94)	259,66 (247,44)
33	709,02 (690,86)	577,11 (560,27)	234,90 (223,85)
34	681,17 (663,72)	548,91 (532,89)	212,57 (202,57)
35	654,46 (637,70)	522,16 (506,92)	192,28 (183,23)
36	628,79 (612,69)	496,64 (482,15)	174,05 (165,86)
37	653,03 (627,29)	520,91 (496,95)	203,50 (186,42)
38	707,58 (682,96)	565,32 (542,36)	225,55 (209,20)
39	767,93 (738,36)	615,43 (587,48)	252,09 (231,15)
40	818,89 (791,91)	656,51 (630,67)	270,54 (250,59)
41	864,21 (842,41)	691,62 (670,64)	282,75 (266,65)
42	908,29 (888,57)	725,52 (706,33)	293,75 (278,83)
43	947,52 (929,69)	754,53 (737,12)	300,49 (287,13)
44	910,45 (893,33)	717,76 (701,20)	271,90 (259,81)
45	874,70 (858,25)	682,71 (666,96)	246,03 (235,09)
46	840,43 (824,62)	649,40 (634,42)	222,60 (212,70)
47	807,40 (792,21)	617,73 (603,48)	201,31 (192,35)
48	775,81 (761,22)	587,60 (574,05)	182,28 (174,17)
49	794,24 (769,85)	607,35 (584,29)	210,92 (193,91)
50	845,96 (822,84)	649,19 (627,14)	232,40 (216,13)
51	903,25 (875,23)	696,62 (669,60)	258,33 (237,46)
52	951,03 (925,60)	735,01 (710,09)	276,36 (256,48)
53	993,11 (972,78)	767,45 (747,34)	288,02 (271,97)
54	1033,84 (1015,53)	798,69 (780,33)	298,65 (283,79)
55	1069,65 (1053,19)	824,96 (808,35)	304,90 (291,59)
56	1027,73 (1011,92)	784,78 (768,97)	275,87 (263,82)
57	987,35 (972,16)	746,42 (731,39)	249,67 (238,77)
58	948,67 (934,08)	710,02 (695,72)	225,91 (216,05)
59	911,45 (897,43)	675,38 (661,77)	204,29 (195,36)
60	875,79 (862,32)	642,39 (629,44)	184,92 (176,85)

de mortalité ($z = 0,04$, $z = 0,05$ et $z = 0,1$) avec les poids réels W_t . Les valeurs entre parenthèses ont été calculées en utilisant le poids estimé par la formule $W_2 = 0,680 \cdot 10^3 L_t^3$ au lieu de W_t . On notera que les différences sont peu importantes et de toutes façons négligeables par rapport à celles qui proviennent de l'incertitude sur la valeur exacte à prendre pour z . Il est important de remarquer que pour $z = 0,04$ ou $0,05$ la biomasse de la cohorte après avoir fléchi pendant le premier arrêt de croissance augmente de nouveau pendant la seconde période de croissance jusqu'à un maximum pour $t = 19$ mois. Si chaque cohorte était isolée, comme cela se produit dans des étangs de pisciculture ou des retenues d'eau que l'on empoissonne et que l'on pêche à volonté, pour obtenir le rendement pondéral maximal il faudrait pêcher les *P. senegalus* à l'âge de 19 mois. Au contraire si $z = 0,1$, c'est à 7 mois que la biomasse est maximale et pour obtenir le meilleur rendement il faudrait pêcher les Poissons à cet âge, sans attendre qu'ils se soient reproduits puisqu'ils ne peuvent le faire qu'à l'âge de 12 mois en supposant que la maturité sexuelle soit atteinte au bout de la première année. En attendant pour pêcher qu'ils se soient reproduits, on perdrait 39 % de la biomasse disponible à 7 mois. Ceci montre l'importance de la mortalité par rapport aux autres paramètres biologiques et l'attention qu'il faut porter à la déterminer aussi exactement que possible si l'on ne veut pas risquer d'aboutir à des conclusions totalement erronées.

Dans les régions tropicales, il n'est pas exceptionnel de rencontrer des espèces à durée de vie très courte et des populations exploitées par la pêche pour lesquelles la mortalité totale z (mortalité naturelle + mortalité due à la pêche) est supérieure à 0,1 c'est à dire à $Z = 1,2$ pour l'année. C'est notamment le cas des *Alestes leuciscus*, dits « Tinini » au Mali. Ces petits Characidés, recherchés pour en extraire une huile comestible, sont pêchés très activement dès janvier, donc à un âge d'environ 6 à 7 mois, car ensuite non seulement leur croissance pondérale est arrêtée mais leur teneur en matière grasse diminue rapidement (DAGET, 1952). La presque totalité des individus capturés sont donc des immatures et la reconstitution du stock est assurée chaque année par les individus qui échappent à la pêche et atteignent ou dépassent l'âge de 12 mois. Dans un cas semblable, il est clair que des mesures réglementaires en vue d'interdire ou de restreindre la pêche des immatures n'aurait aucun sens biologique et irait à l'encontre des intérêts des pêcheurs.

Biomasse et production d'une population.

Une population naturelle se compose d'un certain nombre de cohortes correspondant chacune à une

classe de recrutement annuelle. Le recrutement peut varier d'une année à l'autre, suivant que les pontes ont bien réussi ou non, mais pour simplifier nous le supposons constant. La biomasse de la population est alors la somme des biomasses des individus de première année, de seconde année, de troisième année, etc. Ces valeurs sont indiquées dans le tableau VII. Lorsque $z = 0,04$ ou $0,05$ nous admettons que la population est essentiellement composée de 5 classes de recrutement et que la biomasse des individus de plus de 5 ans ($t > 60$) est négligeable puisqu'aucun individu plus âgé n'a été capturé.

L'une des méthodes les plus simples pour calculer la production d'une telle population est donnée par la formule de Bojsen-Jensen :

$$P(t_2, t_1) = N_2(W_2 - W_1) + (N_1 - N_2) \frac{(W_2 - W_1)}{2}$$

où N et W sont respectivement le nombre d'individus et le poids moyen d'un individu aux temps t_1 et t_2 ($t_2 > t_1$). La production par classe d'âge est la somme des productions mensuelles de la classe d'âge et la production totale de la population est la somme des productions des classes d'âge successives, soit : $P = \sum_T P_t$ où T est la longévité, ici $T = 60$ mois.

La formule de production de Bojsen-Jensen se transforme en une formule plus simple :

$$P_t = \frac{(N_1 + N_2)}{2} (W_2 - W_1). \text{ La production a été}$$

calculée mensuellement et pendant les arrêts de croissance elle a été considérée comme nulle puisque l'on a alors $W_2 = W_1$, c'est à dire une croissance pondérale nulle. La production pour les trois coefficients de mortalité z définis précédemment et pour les deux types de croissance pondérale figure dans le tableau VIII. La biomasse moyenne \bar{B} étant définie comme la biomasse mensuelle de la population, le rapport P/\bar{B} a également été calculé et les valeurs trouvées figurent dans le même tableau. L'erreur provenant du remplacement du poids réel W par le poids W' calculé à partir du modèle de croissance pondérale se chiffre pour la production à respectivement 0,9 %, 1,4 % et 4,5 % suivant la valeur de z considérée.

Pour $z = 0,05$ nous avons également évalué la part de production attribuable à chacune des cohortes. Les valeurs obtenues figurent dans le tableau IX. On constate que le modèle de croissance pondérale adopté $W_t = 0,68 \cdot 10^{-5} L_t^3$ donne des valeurs sous-estimées pour la première année et surestimées pour les années suivantes. Pour le coefficient de mortalité choisi, la production à la fin de la seconde période de croissance, juste avant l'arrêt de croissance annuel, représente sensiblement 80 % de la production totale.

TABLEAU VIII

Production et rapport P/\bar{B} pour une population stable à recrutement constant, suivant la valeur de z . W = poids réel, W' = poids calculé à partir du modèle de croissance pondérale.

	$z = 0,04$		$z = 0,05$		$z = 0,10$	
	W	W'	W	W'	W	W'
Production (kg)	528,54	524,74	462,49	456,53	281,65	268,99
P/B	0,559	0,567	0,642	0,651	1,123	1,156

TABLEAU IX

Pourcentage de la production totale de la population revenant à chaque classe d'âge.

	1 ^{re} année	2 ^e année	3 ^e année	4 ^e année	5 ^e année
W	52,8 %	28,0 %	12,7 %	4,8 %	1,6 %
W'	49,1	30,8	13,5	4,9	1,7

Puisqu'il a été admis que la longévité ne dépasse pas 5 ans c'est à dire 60 mois, les biomasses figurant dans le tableau VII, comprises entre les âges 49 et 60 sont celles d'une population qui peut être

dite stable. Il convient de noter que la biomasse atteint 1070 (ou 1053) kg dans un cas et 825 (ou 808) kg dans l'autre à la fin de la période de croissance et qu'elle tombe respectivement à 876 (ou 862) kg et 642 (ou 629) kg cinq mois plus tard. La diminution est respectivement de l'ordre de 18 et 22 %. Lorsque $z = 0,1$ la population ne comporte que très peu de classes d'âge et la biomasse qui atteint 305 (ou 292) kg à la fin de la période de croissance tombe à 185 (ou 177) kg. La diminution est de l'ordre de 49 %. Dans tous les cas, il y a intérêt à intensifier la pêche au maximum à la fin de la période de croissance. La pratique traditionnelle dans certaines régions d'Afrique qui consiste à mettre les peuplements en réserve et à n'autoriser la pêche qu'aux plus basses eaux, c'est à dire vers la fin de la période d'arrêt de croissance, entraîne un manque à pêcher certain. Son importance est variable suivant les espèces et le coefficient de mortalité propre à chacune d'elles mais peut atteindre 50 % lorsque Z est de l'ordre de 1,2. Ces conclusions confirment celles formulées par DAGET et PLANQUETTE (1973). Ces auteurs avaient trouvé que dans un fleuve de Côte d'Ivoire les biomasses tombaient de 125 à 50 kg/ha dans un bief entre le 1^{er} janvier et le 30 mai et de 404 à 177 kg dans un autre bief entre le 31 janvier et le 30 mai. Ces diminutions étaient de l'ordre de 60 et 56 % pour l'ensemble du peuplement, proies et prédateurs compris.

Manuscrit reçu au S.C.D. de l'O.R.S.T.O.M., le 7 mai 1976

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN (K. R.), 1971. — Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Board Can.*, 28 : 1573-1581.
- BLACHE (J.), 1964. — Les poissons du bassin du Tchad et du bassin adjacent du Mayo Kebbi. *Mém. O.R.S.T.O.M.*, 4 : 1-483.
- DAGET (J.), 1948. — Note sur les Polypterus du Niger moyen. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2^e sér., 20 : 82-86.
- DAGET (J.), BAUCHOT (M. L.), ARNOULT (J.), 1965. — Étude de la croissance chez *Polypterus senegalus* Cuv. *Acta Zool.*, 46 : 297-309.
- DAGET (J.), PLANQUETTE (N. et P.), 1973. — Premières données sur la Dynamique des peuplements de Poissons du Bandama (Côte d'Ivoire). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 3^e sér., 151, Ecologie générale 7 : 129-143.
- DURAND (J. R.), FRANÇ (J.), LOUBENS (G.), 1973. — Clefs Longueur-Poids pour 58 espèces de Poissons du bassin du lac Tchad. O.R.S.T.O.M., N'Djaména : 1-35 (multigr.).
- GULLAND (J. A.), 1969. — Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques. Première partie : analyse des populations. Manuels FAO de science halieutique, 4 : 1-160.
- LASSERRE (G.), 1974. — Recherche sur la dynamique des populations de Daurades royales *Sparus auratus* L. des régions de Sète et d'Arcachon. Thèse 3^e cycle, Montpellier ; 1-214 (multigr.).
- LÈVÈQUE (C.), 1972. — Mollusques benthiques du lac Tchad : Écologie, production et bilans énergétiques. Thèse d'État, Paris : 1-225 p. multigr.
- WINBERG (G. G.), 1971. — Methods for estimation of production of aquatic animals. Academic Press, London and New York : 1-175.