

ÉTUDE DES POISSONS BENTHIQUES DU PLATEAU CONTINENTAL CONGOLAIS

*QUATRIÈME PARTIE**

OBSERVATIONS SUR LA BIOLOGIE ET LA DYNAMIQUE DES PSEUDOTOLITHUS SENEGALENSIS (V.) DANS LA RÉGION DE POINTE-NOIRE (Rép. du Congo)

par Jean-Paul TROADEC**

RÉSUMÉ

Vivant dans les « eaux guinéennes » chaudes, dans la thermocline et aux niveaux supérieurs de l'Eau Centrale Sud Atlantique, l'espèce Pseudotolithus senegalensis est relativement indifférente aux variations saisonnières de l'hydroclimat. Pourtant une répartition bathymétrique apparaît lorsque l'on considère la distribution sur le fond des classes d'âge : les reproducteurs, qui vivent en saison froide aux immersions les plus profondes de l'aire habitée par l'espèce, gagnent les immersions les plus faibles au moment de la ponte. Celle-ci se produit deux fois par an pendant les deux saisons chaudes : elle est vraisemblablement localisée dans les zones peu profondes au voisinage des débouchés de lagunes ou de rivières. A partir des lieux de ponte, les jeunes colonisent rapidement la bande côtière.

La croissance ralentit brusquement au cours de la quatrième année. Cette diminution du taux de croissance se produit plus tard chez les femelles que chez les mâles.

Le facteur de condition suit un cycle saisonnier parallèle à celui des conditions hydrologiques.

* La 1^{re} partie a paru in Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr. vol. V. n° 1, 1967.

Les 2^e et 3^e parties, in Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr. vol. V n° 2, 1967.

** Océanographe-biologiste ORSTOM, Centre de Recherches Océanographiques, Abidjan (Côte-d'Ivoire).

La fraction annuelle survivante se situe vraisemblablement entre 30 et 35 % et paraît augmenter avec l'âge.

En conclusion, sont exposées, en fonction de nos connaissances sur la biologie et la dynamique de cette espèce, les considérations que suscitent les modalités de leur exploitation actuelle.

SUMMARY

*Living in the warm « guinean waters », in the thermocline and at higher levels of Central South Atlantic Water, the species *Pseudolithus senegalensis* is relatively indifferent to seasonal variations of the hydroclimate. Nevertheless, a bathymetric distribution appears when one considers the bottom distribution of age classes: the spawners, which live in the cool season at the greatest depths of those in which the species are found, move up to the shallowest depths at spawning time. This occurs twice a year during the two warm seasons: it is probably localized in shallow depths in the vicinity of lagoon or river mouths. From the spawning areas the fry settles rapidly along the coast.*

Growth slows abruptly during the fourth year. The slowing down of growth rate occurs later in females than in males,

The condition factor follows a seasonal cycle parallel to that of hydrologic conditions.

The annual surviving fraction should be from 30 to 35 %, and appears to increase with age.

In conclusion, there are set forth, as far as our knowledge of the biology and dynamics of this species permits, the considerations which give rise to the present methods of exploitation.

1. INTRODUCTION

Malgré la grande diversité d'espèces qui caractérise en général la faune tropicale, certaines familles de poissons benthiques se rencontrent sur la côte ouest africaine en quantités relativement importantes. Les chalutages systématiques sur la radiale de Pointe-Noire, s'ils ne fournissent pas une représentation absolument exacte de la composition en espèces de l'ichtyofaune du plateau continental congolais, permettent cependant de préciser la place tenue par ces familles ou espèces dans les biotopes comparables à ceux de la radiale, à savoir les fonds meubles dégagés de l'influence directe des apports fluviaux. Sur l'ensemble des traits réalisés par l'« Ombango » de 15 à 200 mètres (J.-R. DURAND, 1967), seules deux familles sont largement dominantes :

— les Pomadasyidae, qui entrent dans environ 1/3 des captures, avec une seule espèce abondante, *Brachydeuterus auritus* (V.) (31 % des prises).

— les Sciaenidae (27 %), avec plusieurs espèces abondantes, en tête desquelles vient *Pseudolithus senegalensis* (V.) (10 %).

Pourtant ces deux familles ne jouent pas le même rôle dans l'économie du pays. Si l'on considère les prises débarquées, l'importance des Sciaenidae est encore plus élevée, tandis que celle des Pomadasyidae devient négligeable.

<i>Sciaenidae</i>	3600-3700 tonnes	57-58 %
dont <i>Pseudolithus senegalensis</i>	1600-1900 tonnes	25-30 %
<i>Pomadasyidae</i>	255 tonnes	4 %
dont <i>Brachydeuterus auritus</i>	53 tonnes	0,8 %

TABLEAU 1. Quantités de Sciaenidae et de Pomadasyidae débarqués à Pointe-Noire en 1963, en tonnes et en pourcentages de la pêche totale débarquée (chiffres cités par F. POINSARD, 1963.)

La grande différence que l'on constate entre l'abondance relative des espèces benthiques et les quantités commercialisées résulte de deux causes :

Dans un pays où la pêche est limitée par le manque de débouchés, les *Brachydeuterus auritus*, comme la majorité des espèces de petite taille, n'ont qu'une très faible valeur marchande et sont presque toujours rejetés. Par contre parmi les Sciaenidae, cinq espèces ont une taille commerciale suffisante et permettent des rendements intéressants. Sur ces cinq espèces, une seule, *Pentheroscion mbizi* (Poll) vit à des profondeurs supérieures à 50 mètres. Les quatre autres, *Pseudotolithus senegalensis* (V.), *Pseudotolithus typus* Blkr., *Pseudotolithus (Fonticulus) elongatus* (Bowdich) et *Pteroscion peli* (Blkr), restent cantonnées à des immersions plus faibles. Cette concentration des Sciaenidae dans la bande côtière apparaît nettement dans les pêches de l'« Ombango » sur la radiale :

Profondeur (mètres).....	15	30	40	50
<i>Pseudotolithus senegalensis</i> (%).....	11,8	18,3	14,8	4,5
Total Sciaenidae (%).....	43,9	32,7	22,9	6,7

TABLEAU 2. — Importance des Sciaenidae et des *Pseudotolithus senegalensis* aux différentes immersions de la radiale (chiffres cités par J.-R. DURAND, 1967.)

Or, pratiquement les chalutiers commerciaux n'exploitent que les immersions inférieures à 40 mètres, car les rendements en espèces de valeur commerciale y sont les plus élevés. Il en résulte que les Sciaenidae et particulièrement les *Pseudotolithus senegalensis* tiennent dans l'économie de la pêche au Congo une place encore plus importante que celle qu'ils occupent dans la biomasse de l'ichtyofaune benthique.

L'étude des Sciaenidés et particulièrement de *Pseudotolithus senegalensis* est donc fondamentale. Déjà J. COLLIGNON (1960) avait entamé des recherches sur leur biométrie, leur systématique et certains aspects de leur biologie dans la région de Pointe-Noire. Les pêches réalisées dans le cadre de la radiale de Pointe-Noire allaient nous fournir les échantillons nécessaires à la poursuite de ces études. Celles-ci ont été orientées plus spécialement vers l'écologie et la dynamique, secteurs où le besoin de connaissances était évident. Nos premiers travaux ont porté sur la mise au point d'une méthode facile et précise pour la détermination de l'âge, méthode sans l'aide de laquelle les études dynamiques, sur la croissance et la mortalité par exemple, ne sont que difficilement abordées. Cette technique ayant été décrite (F. POINSARD et J.-P. TROADEC, 1966), nous exposons ici l'ensemble des résultats auxquels nous avons abouti. Ils portent sur la croissance, la mortalité, la ponte, le cycle annuel du facteur de condition et les grandes lignes que ce travail permet de dégager sur l'écologie de l'espèce.

Une étude similaire a été publiée par A. R. LONGHURST (1964, 1), après que nous ayons lancé notre programme de recherches. Elle expose les travaux exécutés sur les côtes du Nigéria et de Sierra Leone. Nous ne pensons pas que notre travail fasse double emploi, car ces études s'appliquent à des régions hydrologiquement très différentes de la nôtre : le plateau continental de Sierra Leone et celui du Nigeria connaissent un régime de permanence d'eaux chaudes, libériennes ou guinéennes ; les modifications saisonnières du milieu y sont de faible amplitude, les stocks de poissons différents. Enfin, notre travail a bénéficié de la précision apportée par notre technique de lecture de l'âge.

2. RÉPARTITION ET ABONDANCE

Au cours de 89 traits de chalut d'une heure, réalisés du 7 décembre 1963 au 23 septembre 1965, suivant la méthodologie déjà décrite (F. POINSARD et J.-P. TROADEC, 1967), 3.845 kilo-

grammes de *Pseudotolithus senegalensis* ont été capturés par l'« Ombango » devant Pointe-Noire. Outre ces pêches, nous possédons certaines données recueillies lors d'embarquements sur des chalutiers commerciaux ; mais faute d'avoir pu comparer les puissances de pêche de ces bateaux, et comme les *Pseudotolithus senegalensis* capturés lors des traits étudiés sur ces navires n'ont pas toujours été tous triés, ces dernières données ne peuvent être utilisées pour les études d'abondance ; elles fournissent seulement des évaluations sur la composition en taille ou en âge de la population.

Par suite de nombreuses indisponibilités de l'« Ombango » l'échantillonnage n'a pas été réalisé avec la densité et la régularité que nous aurions souhaitées. Aussi certaines conclusions ne dépassent-elles pas le stade des hypothèses. Toutefois ces suppositions forment un ensemble assez cohérent présentant des recoupements, et permettent de concevoir quelques grands traits de l'écologie de l'espèce. Nous avons analysé la répartition des *Pseudotolithus senegalensis* en fonction de facteurs tels que le climat hydrologique, l'immersion et la nature du sédiment. Puis nous avons cherché à déceler, à l'intérieur de l'aire de distribution de l'espèce, l'existence d'une répartition particulière aux différentes classes de la population.

2.1. — Limites de distribution de l'espèce.

Les *Pseudotolithus senegalensis* manifestent dans leur distribution une grande souplesse vis-à-vis du milieu extérieur. Sur la radiale, peu de relations nettes et directes apparaissent entre les limites d'extension de l'espèce et la répartition spatio-temporelle des masses d'eau ; les quelques influences que nous avons décelées restent lâches.

2.1.1. — Température.

Sur la radiale de Pointe-Noire, nous avons capturé des *Pseudotolithus senegalensis* dans des eaux dont la température était comprise entre 15°5 et 27°0 C (figure 1). La valeur la plus élevée (27°0) que nous ayons observée n'est certainement pas un maximum puisqu'elle a été enregistrée à une profondeur de 15 mètres. Sur la radiale nous n'avons pu explorer les immersions inférieures qui ne sont pas chalutables. Mais il est bien connu que l'espèce vit dans les eaux chaudes guinéennes ou libériennes jusqu'à la côte où elle est capturée régulièrement par les sennes de plage.

La limite inférieure (15°5 C) est nettement plus basse que celles citées pour les régions de permanence d'eaux chaudes dans le Golfe de Guinée : d'après A. R. LONGHURST (1963 et 1964, 1), l'espèce serait limitée aux eaux chaudes superficielles et à la couche thermoclinale dont elle ne dépasserait pas le point d'inflexion inférieur (plus basse température de rencontre observée : 17°5 en Sierra Leone et 19°9 au Nigeria). Sur le plateau continental congolais où les variations hydrologiques saisonnières sont importantes, la distribution de l'espèce est plus large et les chalutages systématiques réalisés sur la radiale permettent de préciser sa limite inférieure de répartition.

Au large, les « eaux guinéennes » sont séparées de l'Eau Centrale Sud Atlantique par une zone de mélange résultant de la diffusion moléculaire et accessoirement d'une turbulence qui reste toujours faible. Les limites admises pour cette thermocline sont 18°0 et 26°0 C (1). Par contre, sur le plateau continental, si l'on n'observe pas de modification appréciable du point haut, le point bas remonte beaucoup plus haut par suite d'un mélange par turbulence entre l'Eau Centrale et la couche de discontinuité, dû probablement aux conditions particulières qui règnent sur le plateau continental. Les moyennes calculées à partir des bathythermogrammes enregistrés sur la radiale au cours de l'année 1964 donnent 26°7 pour le point d'inflexion supérieur et 21°5 pour le point inférieur. Entre 18°0 et 21°5, le gradient thermique garde des valeurs élevées sans que l'on puisse parler de thermocline.

(1) D'après la campagne d'hydrologie réalisée dans la zone orientale du Golfe de Guinée pendant la petite saison chaude 1959, les valeurs moyennes du point bas et du point haut de cette thermocline se situent respectivement à 17°6 et 26°5 (G. R. BERRI et J.-R. DONGUY, 1964).

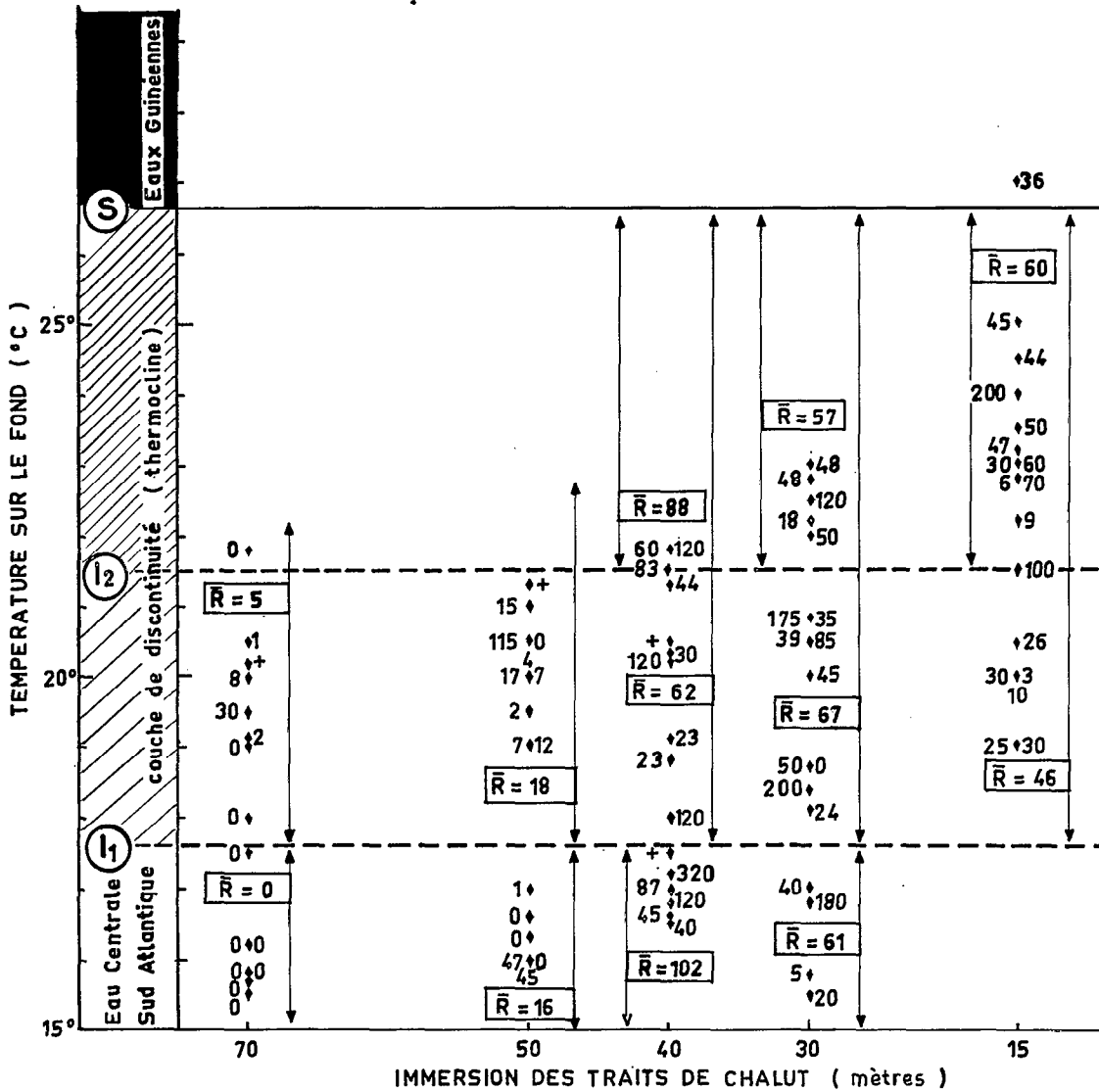


Fig. 1. — Résultats des pêches de *Pseudotolithus senegalensis* sur la radiale de Pointe-Noire, en fonction des conditions de capture. Les rendements en kilogrammes/heure ont été portés en fonction de la température (ordonnée) et de l'immersion (abscisse) enregistrées lors de chaque trait. Les rendements moyens (\bar{R}) par immersion chalutée sont indiqués pour chacune des trois couches d'eau dont la définition est représentée à gauche de l'axe des ordonnées : le point haut de la thermocline (S) correspond à la valeur donnée par G. R. Berrit pour la zone orientale du Golfe de Guinée et à celle très voisine déduite des bathythermogrammes enregistrés sur la radiale en 1964. Les deux limites inférieures de cette thermocline sont celles observées, l'une (I₁) en zone océanique, l'autre (I₂) sur le plateau continental congolais.

Ces différentes limites sont représentées sur la figure 1, ainsi que les rendements moyens des captures dans les couches d'eau correspondantes. Sur les fonds de 15 mètres, nous n'avons pas, au cours de nos prospections, rencontré d'eaux de température inférieure à 19°0 : l'Eau Centrale remonte rarement à ce niveau. Les pêches réalisées à cette immersion ne nous fournissent donc aucune indication sur la limite thermique inférieure de répartition de l'espèce. Plus profondément, nous avons observé lors des saisons froides la présence d'Eau Centrale (t° < 18°0); nous disposons ainsi de pêches exécutées dans des eaux dont la température s'étage de 23°0 à 15°5,

température au delà de laquelle les captures de *Pseudotolithus senegalensis* ont toujours été nulles. Si, sur les fonds de 70 mètres, l'espèce ne se rencontre jamais pour des températures inférieures à 19°0, phénomène que nous analyserons ultérieurement, par contre sur les fonds de 30 à 50 mètres, aucune diminution progressive de l'abondance de l'espèce ne survient lorsque l'on se rapproche de l'Eau Centrale Sud Atlantique. Au delà de 17°6 ($15^{\circ}5 < t < 17^{\circ}6$), les rendements restent même comparables à ceux obtenus aux niveaux supérieurs. Les *Pseudotolithus senegalensis* ne sont pas, dans la région de Pointe-Noire tout au moins, inféodés aux couches suprathermoclinale et thermoclinale. D'ailleurs les résultats des campagnes G. T. S. portant sur une gamme plus étendue de régimes hydrologiques, confirment ces observations : l'espèce a été trouvée jusqu'à des températures de 16°0 (A. R. LONGHURST, 1966).

2.1.2. — Salinité.

Du fait de la caractérisation des masses d'eau en présence, les paramètres physico-chimiques en un point sont relativement interdépendants (voir à ce sujet 1^{re} partie : La radiale de Pointe-Noire, le milieu physique). Il en résulte que, en dehors d'influences extérieures à l'océan, les apports fluviaux par exemple, à toute variation d'un quelconque facteur comme la température, correspond une variation liée des autres paramètres tels que la salinité ou les sels nutritifs. De ce fait, si la distribution de l'espèce n'est pas affectée par les variations thermiques, il devrait en être pareillement si l'on considère les variations halines. Pour cette raison, la salinité n'a pas été observée régulièrement pour tous les traits de chalut.

Les données des campagnes G.T.S. confirment ce raisonnement : les *Pseudotolithus senegalensis* ont été rencontrés dans des eaux dont la salinité variait de 27,5 à 36,0 ‰, le maximum de rencontres se situant toutefois entre 34,0 et 35,5 ‰ (A. R. LONGHURST, 1966).

Toutefois dans les régions où les arrivées d'eau sont importantes, un changement quantitatif s'observe dans le peuplement : les *Pseudotolithus senegalensis* cessent d'y être prépondérants. Il est généralement admis qu'en se rapprochant des embouchures de rivières, les *Pseudotolithus senegalensis* sont peu à peu remplacés par les *Pseudotolithus typus*, puis par les *Pseudotolithus (Fonticulus) elongatus*. Au niveau de la radiale, les apports d'eau douce sont faibles : les variations de salinité correspondent surtout à la faible dessalure que l'on observe de la thermocline à la surface dans la couche d'« eaux guinéennes ». Parallèlement, les prises de *Pseudotolithus senegalensis*, toujours plus élevées que celles de *Pseudotolithus typus* aux immersions supérieures à 15 mètres, deviennent plus faibles à cette dernière profondeur (ensemble des captures : 1.047 kg de *Pseudotolithus typus* contre 866 kg de *Pseudotolithus senegalensis*). Le phénomène est surtout le fait de l'augmentation d'abondance des *Pseudotolithus typus*, car si l'on observe de 30 à 15 mètres une légère diminution des densités de *Pseudotolithus senegalensis* exprimées en poids, les mêmes densités déduites des nombres d'individus restent voisines (tableau 6).

Devant Pointe-Noire les fonds inférieurs à 15 mètres ne sont pas chalutables. Par contre au nord du fleuve Congo (Kipundji) où les apports d'eau douce peuvent être importants, les proportions suivantes ont été enregistrées à une profondeur de 10 mètres.

Date (1965).....	6 mai	25 mai	26 juin	16 août	25 août	
Rendements (kg/h)	<i>P. typus</i>	45 (85 %)	85 (95 %)	60 (67 %)	3 (13 %)	22 (69 %)
	<i>P. senegalensis</i> ..	8 (15 %)	4 (5 %)	30 (33 %)	20 (87 %)	10 (31 %)
Salinité (‰).....	31,1	35,5	35,6	35,7	35,6	

TABLEAU 3. — Pêches sur les fonds de 10 mètres à l'embouchure du Congo (données inédites de J.-C. LE GUEN)

Aux basses salinités, un accroissement de la densité des *Pseudolithus typus* accompagne généralement la diminution des rendements de *Pseudolithus senegalensis*. Mais la pêche du 25 mai montre que le changement de faune ne résulte pas uniquement de la dessalure. D'ailleurs les *Pseudolithus senegalensis* peuvent supporter des salinités très basses (27,5 ‰ d'après les données des campagnes G.T.S.).

2.1.3. — Immersion.

Du fait de la distribution verticale des masses d'eau, l'étude des limites bathymétriques de l'espèce revient à envisager le même problème, à savoir sa distribution, en fonction des valeurs des paramètres physico-chimiques du milieu, ce que nous venons de faire pour la température et la salinité. Une telle analyse serait donc inutile, si elle ne nous permettait pas de soupçonner l'influence d'un facteur non encore étudié : l'oxygène.

Les variations hydrologiques saisonnières n'entraînent pas de déplacements importants de la limite bathymétrique inférieure de répartition de l'espèce : les *Pseudolithus senegalensis* sont présents presque toute l'année jusqu'aux fonds de 50 mètres et exceptionnellement au-delà, jusqu'aux fonds de 70-75 mètres. Lors des remontées d'eaux froides, on n'observe pas de remontées comparables de l'espèce.

Toutefois, il est probable que l'extension maximale de l'espèce vers le large puisse varier légèrement avec les saisons marines : sur la radiale, les pêches furent toujours nulles sur les fonds de 70 à 75 mètres lors des grandes saisons froides ; à cette immersion les captures ont eu lieu, soit en pleine saison chaude au moment où les eaux chaudes superficielles ont leur épaisseur maximale, soit en période de transition immédiatement après ou avant la grande saison chaude. Mais le fait d'avoir capturé quelques individus en petite saison froide 1963 à 75 mètres indique que, si une corrélation existe, elle doit être souple.

Alors que de 15 à 40 mètres les rendements sont les plus élevés, et que les pêches faibles ou nulles sont peu fréquentes (fig. 1 et 2), on constate au-delà une baisse brutale des rendements :

Si à 50 mètres les pêches nulles sont encore plutôt rares, les captures restent faibles : sur 16 traits de chalut effectués à cette immersion, 4 furent nuls, 6 inférieurs à 10 kg, 5 inférieurs à 50 kg et un seul a ramené plus de 100 kg de poisson (115 kg/h). Pourtant au cours de ces 16 traits, la température n'est jamais descendue au-dessous de 16,0 (16,0 < T° < 21,0), plusieurs pêches faibles ou nulles ayant été réalisées à des températures pour lesquelles les rendements étaient nettement plus élevés à des immersions moindres (fig. 1).

A 70 mètres, le phénomène est encore plus net : en éliminant les quatre traits nuls réalisés à des températures inférieures à 15,5, il reste 7 traits nuls (15,5 < T° < 19,0), 4 captures inférieures à 10 kg, une de 30 kg/h (19,0 < T° < 20,5) et une prise nulle pour la valeur maximale de température observée à cette immersion (21,0).

Alors que l'on n'observait pas de baisse régulière des rendements en pêchant dans des eaux dont la température se rapprochait du minimum observé pour l'espèce, on constate que l'abondance diminue considérablement au-delà de 40 mètres sans que la température ou la salinité puisse être invoquée pour expliquer ce phénomène. La nature du fond ne peut non plus être avancée comme explication, puisque, d'après les analyses granulométriques effectuées sur la radiale aux immersions chalutées, les sédiments restent homogènes de 30 à 70 mètres (F. POINSARD et J.-P. TROADEC, 1967).

2.1.4. — Oxygène

D'après les données de G.T.S., les captures de *Pseudolithus senegalensis* ont été réalisées dans des eaux dont les teneurs en oxygène variaient de 1,4 à 4,8 ml O₂/l ; les quelques dosages d'oxygène effectués sur la radiale montrent que, au niveau de l'aire habitée par l'espèce, la concentration en oxygène peut atteindre et même descendre au-dessous de cette limite inférieure. Nous avons trouvé 1,0 ml O₂/l, à une profondeur de 50 mètres, le 9 septembre 1965. Or, ce jour-là, la pêche de *Pseudolithus senegalensis* fut nulle à cette immersion, et seuls quelques individus

furent capturés à 40 mètres — (température à 40 m : 17°5, à 50 m : 16°6). Il est donc possible qu'épisodiquement la teneur en oxygène puisse être un facteur limitant. Si cette hypothèse se vérifiait, il est évident que le phénomène se produirait surtout en saison froide, période pendant laquelle la teneur en oxygène aux immersions supérieures à 40 mètres est la plus basse. Cette hypothèse a déjà été émise par DEVOLD (in A. R. LONGHURST, 1964, 1) pour expliquer la remontée des *Pseudotolithus senegalensis*, que l'on constate au Ghana en période d'upwelling. Nous aurions là une explication possible, de la baisse des rendements et de la disparition de l'espèce que nous avons observées au Congo en saison froide sur les fonds de 50 à 70 mètres, disparition que nous n'avons pu relier à l'évolution des caractéristiques physico-chimiques telles que la température ou la salinité. Aux niveaux où se rencontrent les *Pseudotolithus senegalensis*, la teneur en oxygène n'est pas, contrairement aux autres paramètres du milieu, aussi étroitement liée aux caractéristiques des masses d'eau et peut, par suite de l'interférence des processus biologiques, présenter des variations indépendantes.

2.2. — Tolérance de l'espèce vis-à-vis des variations climatiques.

Nous avons vu que l'espèce étudiée se rencontrait aussi bien dans les « eaux guinéennes » que dans la thermocline ou même à la limite supérieure de l'Eau Centrale Sud Atlantique. Cette relative indépendance vis-à-vis des conditions de milieu se trouve confirmée par l'analyse des réponses aux modifications de l'hydroclimat survenant lors des changements de saison. Dans la région de notre étude, toute évolution hydrologique se manifeste par des variations thermiques aisément reconnaissables. Il est donc possible de suivre l'évolution du milieu par un simple relevé de la température, mais cette simplification n'implique aucune hypothèse sur la nature des stimuli.

Nous disposons d'observations réalisées lors du passage de la grande saison froide à la petite saison chaude : sur la radiale (fonds de 40 mètres), 12 traits de chalut réalisés trois par trois (31 août, 28 septembre, 30 septembre-1^{er} octobre et 21 octobre 1965), ont ramené des quantités comparables de poisson, alors que la température s'élevait progressivement de 16°3 à 21°8 sur le fond (données de F. BAUDIN-LAURENCIN citées par J.-R. DURAND, 1967).

Sur une période de temps plus courte, le phénomène se vérifie encore :

— les 28 et 29 septembre 1965, 225 kg de *Pseudotolithus senegalensis* furent pêchés au cours de 6 traits de chalut effectués en 26 heures sur les fonds de 40 mètres. La température de l'eau est restée comprise entre 18° et 18°5.

— le surlendemain (30 septembre-1^{er} octobre), au même endroit, 150 kg de la même espèce étaient ramenés au cours de 6 traits de chalut effectués aux mêmes heures. La température ce jour-là est montée régulièrement de 17°2 et 21°5 C.

La baisse de rendement d'un tiers constatée le deuxième jour n'a pas été consécutive à l'élévation de température ; elle existait dès le premier trait : la courbe rendement/temps de cette seconde journée d'observations est restée toujours inférieure et parallèle à celle obtenue le jour précédent (tableau 4).

Par contre, il n'est pas certain qu'un changement brutal survenant dans le sens opposé lors des remontées d'eaux froides qui marquent l'arrivée d'une saison froide ne puisse pas chasser temporairement les *Pseudotolithus senegalensis* de certains fonds : les pêcheurs signalent fréquemment dans les rendements des « coupures » qui interviennent de façon épisodique et brutale à certaines immersions. Le 31 août 1964, les chalutages ont été réalisés dans des conditions correspondant à cette description. Sur les fonds de 30 mètres nous avons rencontré une lentille d'eau très froide (15°5 et 15°8), peut-être le résidu d'une poussée antérieure, puisque, à 40 et 50 mètres,

28/29 - IX - 1965	Heure	11 ²⁵	16 ¹⁵	16 ⁴⁵	18 ⁵⁰	19 ¹⁵	23 ⁰⁵	23 ³⁵	04 ¹⁵	04 ⁴⁵	06 ⁵⁰	08 ⁵⁰	10 ⁵⁵	
	Température	18,3	18,2		18,3		18,0		18,5			18,5	18,3	
	Rendement (kg/h)	52,5		50,5		36,0		20,0		31,0	36,0			
30-IX/I-X/ 1965	Heure	11 ⁰⁵	11 ³⁵	16 ¹⁰	16 ³⁵	18 ⁴⁰	19 ¹⁵	23 ¹⁵	23 ⁴⁰	04 ¹⁰	04 ⁴⁰	06 ⁴⁵	08 ⁵⁰	11 ²⁰
	Température	17,2		17,5		18,0		19,1		20,7			21,4	21,5
	Rendement (kg/h)		44,0		35,0		7,5		13,5		20,0	31,0		

TABLEAU 4. — Variations des rendements au cours de traits successifs effectués au moment de l'arrivée de la petite saison chaude (chiffres cités par F. BAUDIN-LAURENÇIN, 1966).

l'eau au niveau du fond était plus chaude ($T^{\circ} > 16^{\circ}0$). Le chalutage et les observations hydrologiques ont été répétées afin de vérifier la situation constatée (station 30 mètres). Ces données sont rassemblées sur le tableau suivant :

Profondeur.....	18 m	30 m		40 m
		1 ^{er} trait	2 ^e trait	
Heure début trait.....	15.40 h	8.40 h	12.35 h	10.45 h
Température fond.....	20°0	15°5	15°8	16°8
Prise de <i>P. senegalensis</i>	3	20	5	120
Prise totale.....	80	45	40	610

TABLEAU 5. — Observation au moment d'une « coupure » sur les fonds de 18 et 30 mètres.

Parallèlement aux températures basses rencontrées à la station 30 mètres, on observe une baisse très appréciable des rendements. Bien que la situation soit caractéristique, il n'y a pas eu disparition totale de l'espèce, la température ayant pourtant atteint les valeurs les plus basses que nous ayons enregistrées dans l'habitat des *Pseudotolithus senegalensis*. Aux immersions de 40 et 50 mètres, la situation est tout à fait normale.

D'ailleurs en périodes de transition, les rendements sont dans l'ensemble inférieurs à ceux obtenus en saisons établies. Le phénomène se vérifie aussi bien pour les chalutages sur la radiale (tableau 6, figure 2) que pour les prises par unité d'effort des chalutiers travaillant dans la région (figure 3). L'oscillation des masses d'eau entre les deux positions d'équilibre caractéristiques de l'ancienne et de la nouvelle saison, si elle ne chasse pas totalement de certains fonds les concentrations de poissons, introduit sans doute une instabilité dans leur répartition.

2.3. — Variations de l'abondance en fonction des saisons marines.

Si les variations climatiques paraissent n'avoir qu'une influence limitée sur l'aire de distribution de l'espèce, il est toutefois possible de mettre en évidence des déplacements saisonniers à l'intérieur de cette aire.

2.3.1. — Densités exprimées en poids (tableau 6 - figure 2).

L'analyse des poids capturés exprimés en moyennes par immersion et par saison fait apparaître les phénomènes suivants :

Date	7/12 63	9/12	19/12 63	3/1 64	21/1	4/2	11/3	25/6	25/6	31/8	23/9 3/10	25/3 65	11/4	8/5	24/5	28/6	17/7	11/8	9/9	23/9	Moyenne saisons froides	Moyenne saisons chaudes	Moyenne périodes de tran- sition	Moyenne générale	
Saison marine	PSF	PSF	PSF	GSC	GSC	GSC	GSC	GSF	GSF	GS F	T	GSC	GSC	GSC	GSC	GSF	GSF	GSF	T	T					
Profondeur (mètres)	Poids/heure																								
	15	100	—	—	60	200	45	47	30	45	3	6/70	36	30	44	50	30	25	10	9	26	$\frac{243}{7} = 35$	$\frac{512}{8} = 64$	$\frac{111}{4} = 28$	$\frac{866}{19} = 46$
	30	85	72	106	35	120	175	48	70	—	20/5	0/50	18	45	48	50	200	180	40	39	24	$\frac{778}{9} = 86$	$\frac{539}{8} = 67$	$\frac{113}{4} = 28$	$\frac{1430}{21} = 68$
	40	23	—	—	—	+	120	83	87	—	120	120	44	30	120	60	320	40	45	+	23	$\frac{635}{6} = 106$	$\frac{462}{7} = 66$	$\frac{145}{3} = 48$	$\frac{1235}{16} = 77$
	50	12	—	—	115	0	2	4	47	—	0	1	7	17	15	+	—	0	45	0	7	$\frac{104}{5} = 21$	$\frac{162}{8} = 20$	$\frac{8}{3} = 3$	$\frac{272}{16} = 17$
70	2	—	—	1	0	0	0	0	—	0	0	0	30	8	+	0	0	0	0	0	$\frac{2}{6} = +$	$\frac{40}{8} = 5$	$\frac{0}{3} = 0$	$\frac{42}{17} = 25$	
Profondeur (mètres)	Nombre/heure																								
	15	450	—	—	621	1025	370	534	229	1031	—	242	247	208	113	—	—	—	—	—	—	$\frac{1710}{3} = 570$	$\frac{3118}{7} = 445$	$\frac{242}{1} = 242$	$\frac{5070}{11} = 461$
	30	—	351	485	237	593	766	665	480	—	—	464	200	284	231	260	—	—	—	—	—	$\frac{1316}{3} = 439$	$\frac{3216}{8} = 402$	$\frac{464}{2} = 232$	$\frac{4996}{13} = 384$
	40	—	—	—	—	+	660	318	639	—	706	461	161	174	552	215	—	—	—	—	—	$\frac{1345}{2} = 673$	$\frac{2080}{7} = 297$	$\frac{461}{1} = 461$	$\frac{3886}{10} = 389$
	50	—	—	—	292	0	3	11	72	—	0	22	22	51	31	—	—	—	—	—	—	$\frac{72}{2} = 36$	$\frac{420}{8} = 53$	$\frac{22}{1} = 22$	$\frac{504}{10} = 50$
70	—	—	—	3	0	0	0	0	—	0	0	0	55	14	—	—	—	—	—	—	+	$\frac{80}{7} = 11$	$\frac{0}{1} = 0$	$\frac{72}{10} = 7$	

TABLEAU 6. — Radiale de Pointe-Noire : Résultats des captures (traits d'une heure effectués par l'« Ombango ») exprimés en nombre et en poids.

Pendant les saisons froides, l'espèce est surtout concentrée aux profondeurs moyennes de 30 à 40 mètres : les rendements baissent sur les fonds de 15 mètres et s'annulent à 70 mètres.

En saison chaude, il y a augmentation de près de 100 % des prises par heure à 15 mètres, augmentation compensée par une diminution de l'abondance à 30 et 40 mètres : la population se déplace vers la côte tandis que quelques individus gagnent vers le large les profondeurs de 70-75 mètres.

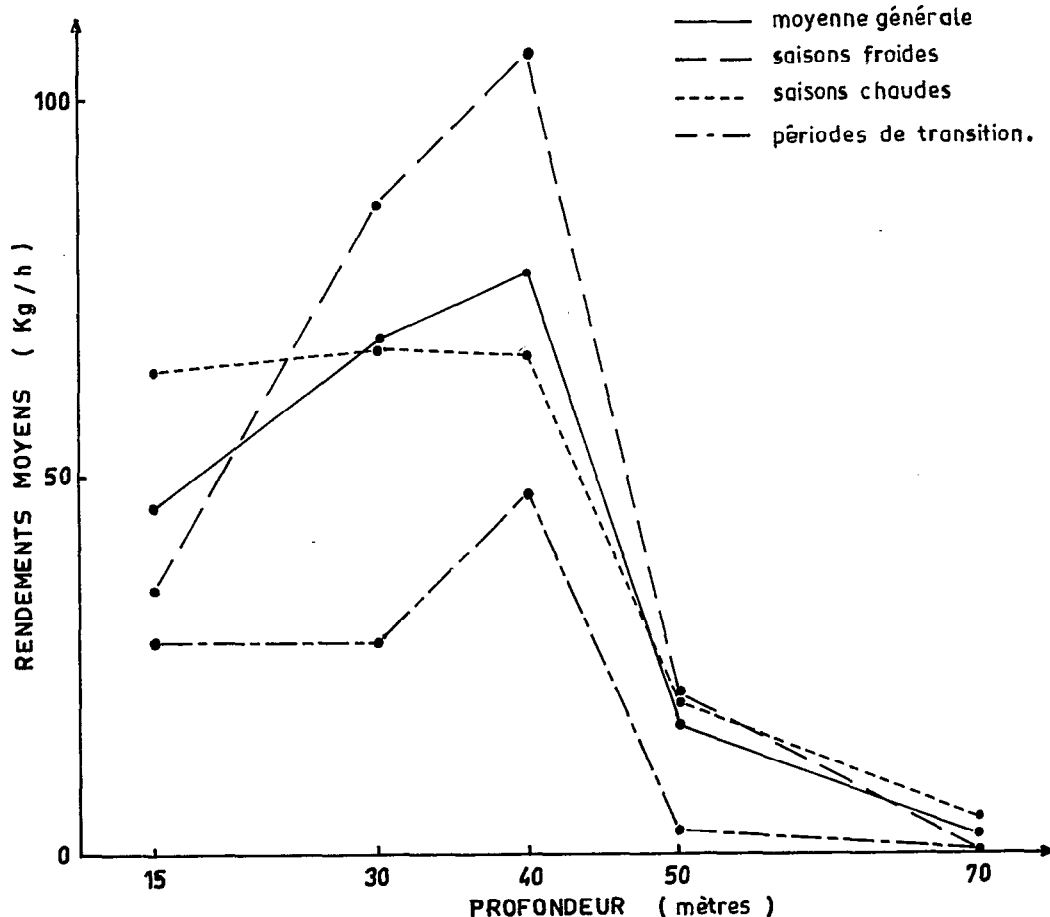


Fig. 2. — Variations des densités de *Pseudotolithus senegalensis* en fonction de la profondeur et par saison marine (moyennes des captures obtenues sur la radiale de Pointe-Noire).

Le phénomène est encore plus marqué lorsque l'on compare les valeurs moyennes de grande saison chaude à celles de grande saison froide.

D'autre part les pêches de l'« Ombango » ont été en moyenne légèrement plus faibles en saison chaude qu'en saison froide, résultat qui s'oppose à première vue aux conclusions déduites de l'analyse des prises par unité d'effort des chalutiers ponténégrins, travaillant sur les côtes du Congo et du Gabon (figure 3). D'après une étude de F. POINSARD (1966), l'indice d'abondance des « bars » (ensemble des 3 espèces de *Pseudotolithus sensu stricto*, parmi lesquels les *Pseudotolithus senegalensis* sont prépondérants) passe de 1,0 (tonne/jour de mer) en saison froide à 2,6 en saison chaude. Cette incohérence s'explique par la localisation de la pêche et les particularités de celle-ci aux embouchures des fleuves Congo et Kouilou, lieux de pêche qui fournissent la plus grande part des apports de « bars ».

Si nous comparons l'évolution de la prise par jour de mer pour les « bars » et la courbe de hauteur d'eau à l'embouchure du Congo (d'après DEVROEY et VAN DER LINDEN, 1936) (figure 3), le parallélisme de fluctuation est évident : bien que ces deux ensembles de données n'aient pas été recueillis au cours de la même période, il semble que les rendements en « bars » augmentent non pas pendant les saisons chaudes hydrologiques, mais au moment des crues : grande crue de septembre à février-mars et petite crue en mai-juin. Or, toujours d'après F. POINSARD (1966), les lieux de pêche situés au voisinage immédiat des embouchures du Congo et du Kouilou sont surtout fréquentés en périodes de crues, lorsque pour le fleuve Congo, coïncidant avec l'arrivée en surface d'une couche d'eau dessalée d'origine fluviale, de forts rendements en « bars » et « bossus » (*Pseudotolithus (Fonticulus) elongatus*) s'obtiennent devant Kipundji. Inversement, les lieux de pêche situés hors de l'influence directe de ces deux fleuves sont surtout fréquentés en grande saison froide hydrologique. Devant Pointe-Noire au niveau de la radiale, on observe

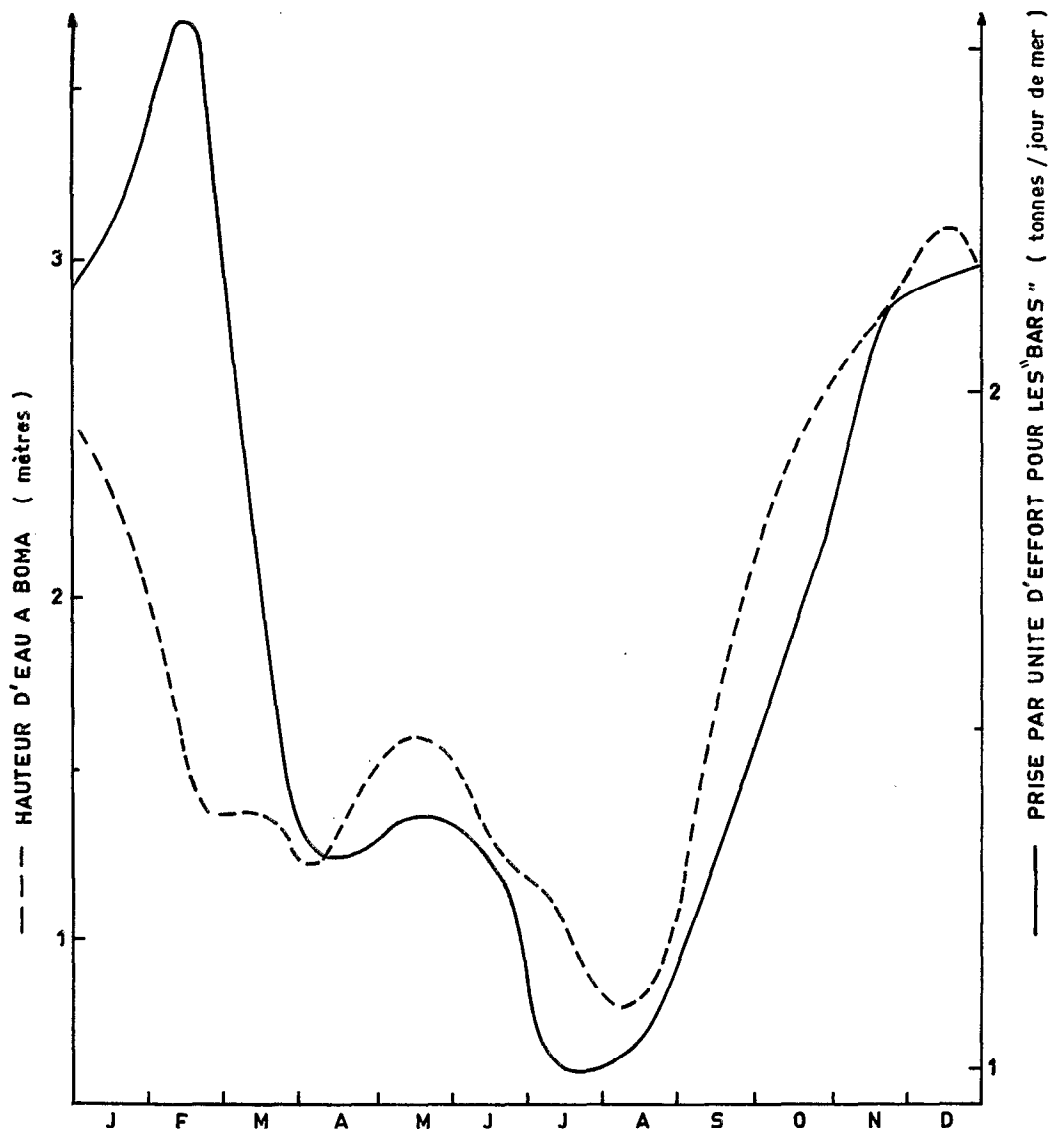


Fig. 3. — Prise de « bars » par unité d'effort, obtenue par les chalutiers ponténégrins devant l'embouchure du Congo (d'après F. Poinsard) et débit du Congo (d'après Devroey et Van der Linden).

même deux maximums dans les indices de fréquentation, le principal pendant la grande saison froide et un secondaire pendant la petite saison froide, périodes pendant lesquelles nous avons constaté sur la radiale une augmentation des rendements aux profondeurs de 30 et 40 mètres. Mais en périodes de crue, les chalutiers portent leur effort aux embouchures des fleuves dont le biotope est notablement différent de celui que nous avons étudié. Nous verrons ultérieurement qu'il y a de fortes chances pour que les reproducteurs se concentrent au voisinage des embouchures des fleuves ou des lagunes au moment de la ponte.

2.3.2. — Densités exprimées en nombre.

La répartition déduite des rendements exprimés en poids n'est pas obligatoirement équivalente de celle déduite des estimations exprimées en nombre d'individus. En effet, on constate le plus souvent chez les *Pseudolithus senegalensis* une répartition des classes d'âge ou de taille en fonction de l'immersion. Pour un même poids pêché, le nombre d'individus peut donc varier dans des proportions importantes. Les individus capturés à chaque trait de chalut n'ont été dénombrés que de décembre 1963 à juin 1965, et les données de saisons chaudes sont plus nombreuses que celles qui correspondent aux saisons froides (tableau 6). Toutefois les faits suivants se dégagent :

— Le nombre d'individus est le plus élevé sur les fonds de 15 mètres surtout en saison froide, alors que les densités exprimées en poids conduisaient au résultat inverse : ceci tient à ce qu'en janvier et juillet apparaissent dans les prises les recrues des deux nouvelles classes d'âge ; ces recrues passent près de la côte les premiers mois de leur existence. Du fait de la sélectivité des chaluts, le nombre d'individus présents est encore plus élevé que celui déduit des captures.

— Sur l'ensemble des traits de chalut, la densité des individus décroît avec la profondeur, d'abord faiblement jusqu'à 40 mètres, puis très fortement au-delà.

— En saison froide (mais les données peu nombreuses sont sujettes à caution), le nombre élevé d'individus capturés à 40 mètres doit correspondre au maximum observé également pour les densités exprimées en poids.

— Enfin la baisse de densité des individus aux profondeurs de 50 et 70 mètres est encore plus forte que celle déduite des poids : il s'agit toujours de gros individus. Le même phénomène s'observe même en saison chaude, alors que pendant ces périodes les reproducteurs gagnent les immersions faibles : il reste toujours au large des individus de grande taille.

2.4. — Répartition bathymétrique des classes d'âge ou de taille.

Les variations que l'on observe dans les rendements horaires se comprennent plus facilement lorsqu'on analyse les distributions de fréquence de longueur obtenues aux diverses immersions des radiales (tableau 7). Chaque capture est composée essentiellement de trois ou quatre classes d'âge. En général, l'âge des classes augmente avec l'immersion. Jusqu'à un an, les *Pseudolithus senegalensis* dépassent rarement les fonds de 30 mètres. Les individus âgés de plus de quatre ans se retrouvent presque toujours aux immersions supérieures à 40 mètres, immersions auxquelles on ne rencontre que très rarement des jeunes individus.

Cette distribution est particulièrement évidente en saison froide. C'est même au début de ces saisons que l'on trouve sur les fonds de 15 et de 30 mètres les tailles moyennes les plus faibles, résultat de l'apparition dans les prises de la classe nouvellement recrutée. Pratiquement aucun individu de taille supérieure à 40 centimètres n'est pêché près de terre.

En saison chaude, la situation se modifie. Sur la radiale, où les apports d'eau douce sont faibles, la même augmentation de taille s'observe toujours mais de façon moins prononcée. Par contre devant l'embouchure du Kouilou, où nous avons chaluté à 4 reprises, le phénomène s'est inversé : il y a beaucoup plus de gros individus sur les fonds de 10 à 15 mètres que sur les

Date	7/12 63	9/12	19/12	3/1 64	21/1	4/2	6/3	11/3	26/3	16/4	4/5	18/5	2/6	20/6	25/6	1/7	1/8	31/8	23/9	3/10	22/10	17/11	27/12	25/3 65	2/4	8/5	24/5	28/6	17/7	11/8	9/9	23/9				
Position	BK	Pointe-Noire									BK	PN	BK	Pointe-Noire									BK	Pointe-Noire												
Longueur moyenne des <i>Pseudolithus senegalensis</i> capturés (LT cm)																																				
15 m	28,6			22,6	23,9	23,5	22,6	20,9				34,2	24,1	22,5	28,0							23,5	32,2	28,1		23,6	22,4	23,6		19,8			23,6			
30 m		24,9		24,6	26,8	27,5		19,3	29,7			35,3	29,2		23,8							24,1		22,2	27,1		29,4	24,6	24,8	24,7	25,6	32,4	32,1		27,2	33,4
40 m			29,1			32,5		29,0				24,6	33,5		23,7							22,4	28,5	31,4	33,9	30,8	26,2	26,8	27,7	36,4	39,8	24,3			26,2	
50 m				31,8				34,3							39,6												35,2	32,1	35,2	27,7	36,4	39,8	24,3			26,2
70 m																											38,3	41,6								
Age moyen (années)																																				
15 m	1,8				1,2	1,2	1,1	0,9					2,5	1,2	1,0	1,8							1,1	2,4			1,5									
30 m		1,4			1,5	1,6		0,7	2,1				2,7	1,9		1,2											1,5									
40 m			1,9			2,3		1,9		1,8		1,2	2,3												1,6			2,1								
50 m								2,7							3,7												3,0									

Moyennes de taille des échantillons par saison et immersion

	Moyennes saisons froides	Moyennes saisons chaudes
15 m	24,6	25,2
30 m	28,3	26,5
40 m	29,3	29,6
50 m	39,6	33,7
70 m		40,0

TABLEAU 7. — Longueur et âge moyens des divers échantillons récoltés devant Pointe-Noire (PN) et devant l'embouchure du fleuve Kouilou (BK).

fonds de 30 mètres. Si comme nous le supposons, la ponte a bien lieu au voisinage des embouchures à des profondeurs très faibles, de ce fait incontestables, l'augmentation de la taille moyenne des échantillons que l'on y observe correspondrait à la présence de reproducteurs. Mais comme nous n'avons chaluté dans cette zone qu'en saison chaude, il n'est pas possible de savoir si ces reproducteurs ne gagnent ces faibles profondeurs qu'au moment de la ponte, en saison chaude, ou s'ils sont présents durant toute l'année au voisinage des eaux dessalées.

2.5. — Conclusions.

L'espèce étudiée montre une grande tolérance vis-à-vis des conditions climatiques, tolérance qui lui permet de subir les variations saisonnières du milieu sans modification appréciable de l'aire qu'elle colonise. Toutefois lorsque l'arrivée d'une saison froide se manifeste par des poussées brutales des eaux froides, l'ichtyofaune benthique et les *Pseudotolithus senegalensis* en particulier peuvent être partiellement chassés de certains fonds, phénomène peut-être dû à l'arrivée d'eaux pauvres en oxygène ; mais ces coupures restent épisodiques. A l'intérieur de l'aire habitée par l'espèce, les diverses classes d'âge de la population effectuent des déplacements périodiques. Au cours de leur croissance les *Pseudotolithus senegalensis* que l'on trouve près de terre au moment du recrutement gagnent peu à peu des profondeurs plus grandes. Cette distribution des tailles en fonction de l'immersion, évidente en saisons froides, se modifie quelque peu pendant les saisons chaudes, lorsque les reproducteurs se rapprochent de la côte. En plus des déplacements perpendiculaires aux isobathes, des déplacements parallèles à ceux-ci doivent se produire, puisqu'il y a lieu de penser que la ponte se situe en des lieux privilégiés, près des débouchés des fleuves ou des lagunes. Après leur naissance, les jeunes individus colonisent très vite la bande côtière : au moment du recrutement ils sont capturés tout au long de la côte sur les fonds de 15 et de 30 mètres. Les observations de A. R. LONGHURST (1964, 1) sur la localisation de la ponte au Nigeria, conduisent aux mêmes conclusions.

3. LA PONTE

Pour définir les stades sexuels, nous avons utilisé l'échelle d'ANYA donnée par A. R. LONGHURST (1964, 1) : après un stade I pendant lequel le sexe n'est pas identifiable macroscopiquement, cette échelle distingue 6 stades chez les femelles (stade VI au moment de la ponte et stade VII, ovaire épuisé) et 4 stades chez les mâles (stade IV, testicule coulant).

Nous avons déjà signalé la difficulté que présente cette détermination des stades sexuels chez les Sciaenidae : la superposition de plusieurs stades pour un même ovaire (VI-IV ou VII-IV) indique une maturation rapide par vagues successives des ovocytes, et la possibilité pour chaque femelle mature de pondre plus d'une fois au cours d'une même saison de ponte. Cette superposition des stades sexuels rend difficile leur détermination et interdit l'étude de la fécondité suivant les procédés classiques. De même chez les mâles, les stades V sont difficiles à distinguer des stades III. Néanmoins pour fixer les périodes de maturation et d'émission des produits sexuels, la précision d'une telle échelle suffit.

3.1. — Sex-ratio.

A. R. LONGHURST (1964, 1) a constaté que le sex-ratio des *Pseudotolithus senegalensis* du Nigeria suivait au cours de l'année une évolution inverse de celle de la ponte : les captures sur les lieux de pêche contiennent une proportion maximale de femelles pendant la période de repos sexuel, proportion qui diminue fortement en période de frai, sans doute parce qu'alors les reproductrices gagnent les lieux de ponte en eaux peu profondes.

Analysés globalement, nos échantillons conduisent aux mêmes conclusions générales. Toutefois une analyse plus fine permet de mieux comprendre le cycle du sex-ratio.

3.1.1. — Influence de la taille moyenne des échantillons sur le sex-ratio.

Si l'on calcule les pourcentages d'individus au stade I, de mâles et de femelles pour chaque intervalle de taille, après avoir regroupé tous les sous-échantillons récoltés pendant nos observations, on constate l'évolution suivante (figure 4) :

— Les sexes commencent à se distinguer à l'œil nu à partir de 14 centimètres et plus rapidement chez les mâles que chez les femelles. De 20 à 25 centimètres les déterminations de mâles sont donc plus nombreuses que celles des femelles.

— A partir de 25 centimètres, les sexes étant bien caractérisés, la proportion entre mâles et femelles devient normale : le sex-ratio reste voisin de 50 % jusque vers 40 centimètres.

— De 40 à 48 centimètres, on observe une disparition progressive des mâles.

— Au delà de 48 centimètres, taille maximale rencontrée chez les mâles, il n'y a plus que des femelles.

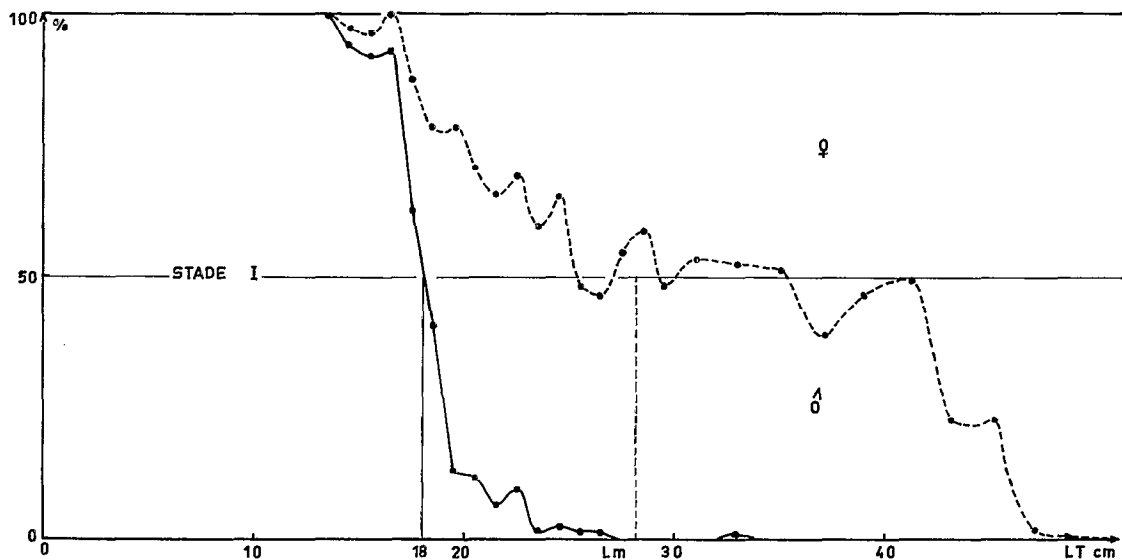


Fig. 4. — Pourcentages d'individus au stade I, de mâles et de femelles en fonction de la taille (ensemble des échantillons).

La taille moyenne d'un échantillon peut donc influencer fortement son sex-ratio. Les échantillons contenant de gros spécimens et peu de jeunes immatures ont le plus souvent un sex-ratio favorable aux femelles. A l'inverse dans les échantillons composés essentiellement de jeunes individus les mâles prédominent. Du fait de la répartition bathymétrique des tailles, il peut en résulter une variation du sex-ratio avec l'immersion. Pour éviter l'erreur entraînée par la détermination du sexe chez les jeunes individus nous n'avons tenu compte dans nos calculs que des individus matures (de taille supérieure à 28 centimètres).

3.1.2. Résultats

Les résultats obtenus sont les suivants :

— Le sex-ratio est presque toujours favorable aux mâles à l'immersion de 15 mètres (30 à 40 % de femelles), mais les échantillons capturés devant Bas Kouilou le 21 janvier et le 3 octobre 1964 contenaient respectivement 51 et 77 % de femelles. Il y a augmentation de la proportion des femelles près des lieux de ponte supposés.

— En général, la proportion des femelles augmente avec l'immersion d'abord lentement jusqu'à 30 mètres puis plus rapidement au-delà.

— Au delà de 35 mètres, les femelles l'emportent presque toujours sur les mâles, le pourcentage pouvant dépasser 80 % à partir de 50 mètres. Ceci reste vrai même en saison chaude pendant la ponte : il reste toujours des femelles âgées au large. Le sex-ratio dépend donc pour une grande part de l'immersion de capture. Pour mettre en évidence des déplacements spécifiques différents chez les mâles et les femelles, il serait nécessaire d'échantillonner régulièrement à plusieurs immersions, ce que malheureusement nous n'avons pu réaliser. Les observations disponibles confirment simplement les hypothèses déduites de l'analyse des histogrammes : les reproducteurs adultes gagnent les embouchures des rivières au moment de la ponte, mais tous n'accomplissent pas ce déplacement en même temps, car il subsiste toujours au large même en saison chaude des individus de grande taille.

Les données citées par J. COLLIGNON (1960) confirment nos observations : il a constaté une forte prédominance de mâles sur les fonds de 15 à 30 mètres sur les côtes du Congo et du Gabon et par contre une majorité de femelles en saison chaude (décembre et février) devant les embouchures des rivières Animba (Gabon) et Kouilou (Congo).

3.2. — Taille à la première reproduction.

Comme il est difficile de distinguer avec certitude parmi les femelles au stade III, les individus nullipares de ceux qui ont déjà pondu, et qu'il ne nous a pas encore été possible d'identifier des anneaux de ponte sur les otolithes, nous avons déterminé la taille à la première reproduction de la façon suivante :

— Pour chaque intervalle de taille, nous avons calculé le pourcentage de femelles au stade VI et VII par rapport au nombre total de femelles. Les valeurs de ces pourcentages, calculés pour les périodes de ponte (petite et grande saison chaude) ont été reportés en fonction de la taille (fig. 5). En dépit d'une dispersion appréciable des points, l'évolution générale apparaît :

- on n'observe pas de femelles VI ou VII avant 24,0 cm ;
- puis le pourcentage de femelles pondant ou ayant pondu, augmente régulièrement.

— A partir d'une certaine taille (32,5 cm environ), on peut considérer que, compte tenu de la dispersion des points, les pourcentages n'augmentent plus avec la taille : nous avons atteint la fréquence maximale observable de femelles au stade VI ou VII. Nous admettons que toutes les femelles ont alors atteint la taille à laquelle elles se reproduisent. Ce palier ne coïncide pas avec les 100 % d'observations, car il y a toujours au moment de l'observation des femelles ayant déjà pondu et en cours d'évolution (stades IV ou V). Une confirmation de ce fait peut être avancée si l'on ajoute aux pourcentages de femelles VI et VII, les pourcentages de femelles prêtes à pondre (stade V) : dans ce cas, le palier est atteint pour une taille comparable à celle observée précédemment, et les pourcentages obtenus sont plus proches des 100 %. Si nous admettons qu'au niveau du palier, toutes les femelles ont atteint la taille de reproduction (L_m (100 %) = 32,5 cm), nous pouvons déterminer L_m (50 %) comme la taille à laquelle la fréquence de 50 % du maximum observable sera atteinte et, de la même façon, L_m (10 %). Soit d'après la figure 5 :

- L_m (10 %) = 32,5 cm
- 26,4 cm < L_m (5 %) < 28 cm, soit 18 à 19 mois.
- 23,8 cm < L_m (10 %) < 24,4 cm, soit 13 mois.

Des déterminations identiques effectuées séparément en petite et en grande saison chaude (périodes de ponte) ont donné les mêmes valeurs.



Fig. 5. — Taille à la première reproduction : en fonction de la taille, pourcentages de femelles VI et VII d'une part et de femelles V, VI et VII d'autre part, calculés par rapport au nombre total de femelles (ensemble des échantillons récoltés pendant les périodes de ponte).

3.3. — Périodes de ponte

Sur la figure 6 nous avons reporté en fonction du temps et de l'immersion sur le plateau continental, les pourcentages de femelles au stade VI, calculés par rapport au nombre total de femelles capturées, ayant atteint ou dépassé la taille à la maturité ($LT > 28$ cm). Le cycle de ponte suivant peut se dégager :

— deux saisons de ponte caractérisées par les pourcentages les plus élevés de femelles au stade VI, se situent de janvier à mai et de septembre à novembre.

— corrélativement, on observe un arrêt total de la ponte en juin, juillet et août et un arrêt total (1964-1965) ou seulement une diminution de l'intensité de la ponte (1963-1964) en novembre-décembre.

Sur ce schéma général des modifications secondaires peuvent apparaître. Ainsi en mars 1964, il semble qu'il y ait eu un arrêt plus ou moins total de la ponte au moment du changement des conditions hydrologiques survenu pendant la grande saison chaude : nous n'avons trouvé aucune femelle au stade VI dans l'échantillon du 20 mars. Mais cette interruption de la ponte en pleine saison chaude doit être considérée comme aussi exceptionnelle que le refroidissement observé alors.

Les pourcentages d'observations de femelles au stade V et de femelles au stade VII suivent un cycle identique mais décalé. Il est beaucoup moins aisé de déduire le cycle de ponte des fréquences d'observation des stades sexuels chez les mâles : les stades III et IV ne se différencient pas facilement ; mais les mâles au stade IV ne se rencontrent que pendant les saisons chaudes.

Ainsi les périodes de ponte coïncident assez bien avec les saisons chaudes hydrologiques. Les études antérieures de J. COLLIGNON (1960) situaient la ponte entre octobre et avril, lorsque la température à 15 mètres dépasse $22^{\circ}5$ C. Cet auteur n'a pas constaté, à partir de la détermination des stades sexuels, de réduction de l'intensité de la ponte en petite saison froide (décembre-janvier). Cependant il l'a soupçonnée, chaque mode sur les histogrammes de fréquence de longueur

étant en réalité dédoublé (J. COLLIGNON, 1957). La diminution de l'intensité de la ponte au cours de cette période de l'année ne peut être niée, car l'apparition de deux nouvelles classes d'âge chaque année, en janvier et en juin, trois mois environ après l'époque du frai, nous apporte une confirmation supplémentaire. Nous avons observé les arrivées de nouvelles recrues en janvier et en juillet 1964, en mars (pas de pêche en janvier et février) et en juin 1965. Les paires de classes annuelles antérieures sont aisément identifiables sur les histogrammes jusqu'à 35-40 cm (LT) (F. POINSARD et J.-P. TROADEC, 1966). Au Nigeria, A. R. LONGHURST (1964, 1) situe la ponte également en période chaude lorsque la température de surface dépasse 27°5.

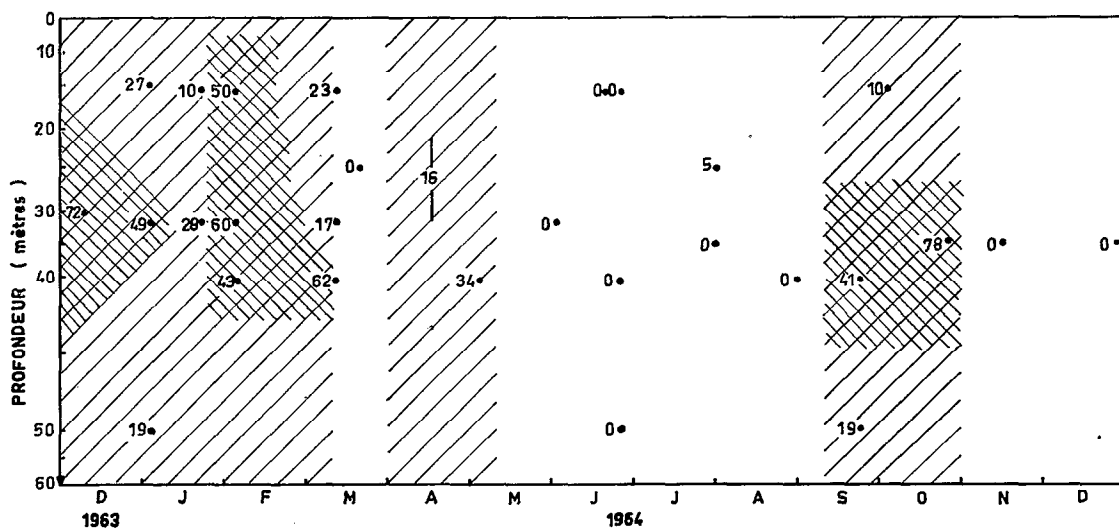


Fig. 6. — Périodes de ponte : pourcentages de femelles VI par rapport au nombre total de femelles ayant atteint la taille à la première reproduction, dans les différents échantillons récoltés sur le plateau continental devant Pointe-Noire. La localisation des captures est indiquée par la profondeur de chalutage.

Le fait que la ponte se situe pendant les saisons marines chaudes n'implique pas que la température de la couche d'eau superficielle soit le facteur qui la détermine. Nous avons vu que sur le plateau continental congolais, la couche d'eau superficielle chaude ($T^{\circ} > 24^{\circ}\text{C}$) était presque toujours dessalée (« eaux guinéennes »), la présence « d'eaux tropicales » chaudes et salées comme celle d'eaux froides et dessalées étant rare et fugace. Les saisons chaudes sont donc caractérisées autant par la dessalure de la couche superficielle que par sa température élevée.

Au Nigéria, les données concernant les variations saisonnières de la salinité sont beaucoup moins riches qu'à Pointe-Noire. Cependant les quelques valeurs que donne A. R. LONGHURST (1964, 2) montrent que le cycle de la salinité superficielle est synchrone de celui plus détaillé que VINCENT-CUAZ (sans indication de date) a observé à Cotonou. Les valeurs recueillies à Lagos restent toujours basses à la côte ($S \leq 34,6 \text{ ‰}$) et la présence « d'eaux tropicales » y est improbable. Comme à Pointe-Noire, les deux minimums de salinité correspondent bien aux températures les plus élevées (en mai-juin et secondairement en octobre-novembre-décembre), tandis que les deux maximums de salinité se produisent lorsque la température de surface est la plus basse (en juillet-août-septembre et secondairement en février-mars).

Le fait que la ponte se situerait aux embouchures des fleuves, et que les prises par unité d'effort les plus élevées s'obtiennent en périodes de crue, immédiatement devant le Congo et le Kouilou, suggère comme hypothèse que la dessalure ou tout autre facteur lié à l'arrivée d'eau douce pourrait jouer un rôle important dans le déterminisme de la ponte. A l'appui de cette hypothèse, nous avons observé en Côte d'Ivoire, l'apparition de deux nouvelles classes, que nous supposons être nées l'une début septembre, l'autre fin octobre. A cette période, nous trouvons

en surface des eaux relativement froides ($22^{\circ}\text{C} < T < 24^{\circ}\text{C}$) mais dessalées, résultat du début de la grande crue des principaux fleuves ivoiriens. Bien que l'analyse de ces observations ne soit pas encore achevée, il paraît imprudent de relier la ponte à la température de la couche d'eau superficielle. En Côte d'Ivoire, où la température et la salinité de l'eau de surface ne sont pas aussi intimement liées qu'au Congo ou au Nigéria, il sera peut-être possible, par des observations aux périodes où ces facteurs sont dissociés, de distinguer leur rôle particulier sur le déterminisme de la ponte.

3.4. Localisation.

L'analyse de la figure 6 inciterait à penser que les femelles au stade VI peuvent se rencontrer à toutes les immersions de l'aire habitée par l'espèce. En réalité, les stades femelles dénommés par nous VI, se situaient presque toujours légèrement avant la ponte réelle, car l'expulsion des œufs ne s'obtenait que sous une assez forte pression du doigt.

Une seule fois, du 23 au 25 octobre 1964 au cours d'un embarquement sur le chalutier « Trouz ar Moor » qui pêchait devant l'embouchure du fleuve Kouilou sur les fonds de 10 à 12 mètres, nous avons observé des stades VI mieux caractérisés. De plus, sur ces fonds de 12 mètres, les classes âgées, étaient très bien représentées. Deux autres radiales effectuées en saison chaude devant Bas Kouilou ont donné des résultats similaires. Enfin, le recrutement des très jeunes individus commence près de terre. Tout ceci, nous l'avons vu, semble indiquer que la ponte a lieu très près de la côte sur des petits fonds qu'il est impossible de chaluter, et sans doute au voisinage des arrivées d'eaux douces (embouchures de rivières ou de lagunes).

Ces observations sont à rapprocher de celles de A. R. Longhurst (1964, 1), qui émet la même hypothèse pour expliquer le cycle saisonnier observé pour le sex-ratio des échantillons capturés aux profondeurs chalutables.

Chez les *Pseudotolithus (Fonticulus) elongatus* du Congo et du Kouilou, J.-C. LE GUEN n'a pu observer de jeunes individus et des adultes au moment de la reproduction qu'à l'intérieur des embouchures des fleuves et ne les a capturés qu'au moyen de sennes de plage.

Nous avons eu une confirmation directe de ces présomptions. Le 30 mars 1967, au village de Sassandra (Côte d'Ivoire), nous avons pu observer une femelle au stade VI caractéristique (œufs tous translucides et coulant facilement) de *Pseudotolithus senegalensis* et plusieurs femelles au même stade de *Pseudotolithus typus*. Ces poissons avaient été capturés au trémail par des pêcheurs fanti devant Dagbégo près de l'embouchure du Sassandra, par 4 à 5 mètres de fond.

4. LA CROISSANCE

4.1. — Matériel et méthodes.

4.1.1. — Lecture de l'âge sur les otolithes.

Cette étude de la croissance est basée uniquement sur des déterminations directes de l'âge déduites après lecture des otolithes suivant les principes mis au point sur ces mêmes poissons (F. POINSARD et J.-P. TROADEC, 1966) : aux deux saisons chaudes annuelles, correspondent deux périodes de ponte. Parallèlement deux nouvelles classes d'âge apparaissent dans les captures. Comme après brûlage, la coloration des anneaux saisonniers se modifie (claire en saison froide, foncée en saison chaude), il est possible de distinguer les classes d'après la teinte de la zone centrale des otolithes des poissons qui les composent.

La distinction entre les poissons nés en fin de grande saison chaude et ceux nés au début de la petite saison chaude suivante, est aisée ; ces deux classes sont séparées par la grande saison froide toujours nette sur l'otolithe ; de plus, au cours de cette saison, la ponte s'interrompt totalement. Le problème peut se révéler plus difficile lorsque l'on veut séparer les poissons nés

en fin de petite saison chaude de ceux nés au début de la grande saison chaude suivante. La petite saison froide qui les sépare est plus ou moins discrète et lorsque son intensité a été faible, elle apparaît mal au centre de l'otolithe. De plus, l'intensité de la ponte peut alors seulement décroître et non s'annuler. Il existe dans ce cas des poissons nés en petite saison froide qu'il est malaisé de classer. C'est pourquoi il est essentiel de meuler les otolithes exactement jusqu'au centre dont nous avons déjà donné la définition. L'anneau blanc de petite saison froide doit être recherché, sa présence seule permettant d'affirmer que le poisson est né en petite saison chaude.

4.1.2. — Clés âge-longueur.

Du 9 décembre 1963 au 25 mars 1965, la détermination de l'âge de 1375 poissons répartis en 15 sous-échantillons a permis d'établir 15 clés âge-longueur. Afin de recueillir pour les lectures d'âge le nombre maximal de gros individus, les sous-échantillons étaient constitués en conservant 3 individus par intervalle de taille (LT) de 1 cm. Théoriquement pour utiliser de telles clés, il serait nécessaire de pondérer les fréquences figurant sur ces clés par les fréquences correspondantes observées pour la population, de façon à obtenir les longueurs moyennes de chaque classe d'âge dans la population et non les moyennes brutes des sous-échantillons. Mais comme les classes ne sont pas réparties de façon homogène sur le fond, il est très difficile, même à partir des prises débarquées par les chalutiers, d'obtenir une représentation correcte de la population. Aussi, avant d'utiliser telles quelles nos clés, est-il indispensable de vérifier que la distribution de chaque classe d'âge dans la population ne s'éloigne pas trop d'une distribution normale : alors la moyenne et la médiane seront confondues et la moyenne brute du sous-échantillon, pourra être utilisée.

Il ne nous a pas été possible de vérifier la normalité des distributions de toutes les classes d'âge ; nous avons analysé seulement la distribution de deux classes sur un très gros échantillon (1090 individus).

4.1.3. — Normalité d'une classe d'âge.

Les 25 et 26 janvier 1966, l'« Ombango » a effectué 8 traits de chalut en baie de Pointe-Noire sur les fonds de 14 à 17 mètres. Les 2648 *Pseudotolithus senegalensis* capturés ont été triés et mesurés¹. L'analyse de l'histogramme global de ces 2648 poissons permet de dégager les faits suivants (figure 7) :

— 3 classes d'âge seulement sont bien représentées : celles dont les modes se situent à 22,5-26,5 et 29,5 cm.

— les autres classes ne sont pas présentes dans l'échantillon en quantités comparables. La classe dont le mode est à 16,5 cm n'est pas encore totalement recrutée, si l'on se réfère aux travaux de F. BAUDIN-LAURENCIN sur la sélectivité, et de plus son aire préférentielle d'habitat peut se situer plus près de terre. Les classes plus âgées doivent être mieux représentées au large.

Nous aurions pu étudier la normalité des distributions de ces trois classes, distributions que nous supposons non biaisées par rapport à la population. Le volume de travail que présente la lecture de l'âge d'un lot aussi volumineux nous a obligé à restreindre l'échantillon. Pour des raisons de facilité de lecture, nous avons choisi d'étudier la classe la plus âgée (mode à 29,5 cm) En effet, sur les poissons âgés la présence d'un plus grand nombre d'anneaux permet une lecture meilleure et plus rapide, les proportions entre les anneaux étant plus apparentes. Des 2648 poissons pêchés, seuls ceux dont la taille était comprise entre 26 et 36 cm ont été conservés. Ces poissons ont été remesurés au millimètre, leur sexe déterminé et leurs otolithes prélevés. Le résultat des lectures figure sur les clés âge-longueur du tableau 8, établies par sexe pour les 1090 poissons ainsi

(1) Nous sommes heureux de remercier ici MM. J. MARTEAU et F. POINSARD qui ont récolté et mesuré cet échantillon.

retenus. Sur ces clés deux classes sont bien représentées : celle des poissons nés en petite saison chaude 1963 et celle des poissons nés en grande saison chaude 1963. Les distributions des autres classes s'étendent au-delà des limites de 26 et 36 cm, et n'ont pas été analysées.

Pour vérifier la normalité de la distribution de fréquence de longueur des deux classes d'âge retenues nous avons suivi la méthode classique :

Classes LT cm	GSC 64				PSC 63				GSC 63				PSC 62				GSC 62				Σ	
	♂	♀	I	Σ	♂	♀	I	Σ	♂	♀	I	Σ	♂	♀	I	Σ	♂	♀	I	Σ		
25,0	1	2		3																		3
,3	1	4		5																		5
,6	8	6	1	15																		15
,9	16	22	3	41																		41
26,2	21	26	3	50	2			2														52
,5	26	29	1	56		1		1														57
,8	13	20	1	34	4	3		7														41
27,1	18	20		38	3	4		7														45
,4	14	16		30	3	4	2	9														39
,7	10	12	1	23	9	6		15														38
28,0	8	11	1	20	10	8		18														38
,3	4	8		12	19	12		31														43
,6	3	5		8	24	6		30														38
,9	1	1		2	24	17	1	42					1	1	2							46
29,2		2		2	18	24		42	1	1		2										46
,5					21	17		38	1			1										39
,8					26	22		48	1	1		2										50
30,1					15	17		32	5	1		6										38
,4					18	17	1	36	5			5										41
,7					11	8		19	9			9										28
31,0					9	18		27	8	5		13										40
,3					8	10		18	22	8		30										48
,6					6	8		14	15	3		18	1			1						33
,9					4	2		6	18	10		28										34
32,2						4		4	8	6		14										18
,5								12	9			21	2			2						23
,8					1			1	17	9		26	1			1						28
33,1						1		1	12	5		17	2	1		3						21
,4								6	4			10	2			2						12
,7								8	2			10	2			2						12
34,0					1			1	3	8		11		1		1	1		1		2	15
,3								5	2			7	1	2		3			1			11
,6								2	4			6	1			1	1					8
,9								2				2	3			3						5
35,2								1	3			4	2			2						6
,5								3	4			7	3	4		7						14
,8									1			1	1			1		1			1	3
36,1								1				1	1			1		1		1		3
,4								1				1	1	2		3	1	1		1		6
,7														2		2						2
37,0																						0
,3									1			1	2	1		3						4
,6																						0
,9														1		1						1
				339				449				253				41				8		1090

TABLEAU 8. — Normalité des classes d'âge : clés âge-longueur des poissons pêchés en baie de Pointe-Noire (14 à 17 m) les 25 et 26 janvier 1966.

— ajustement de la courbe normale à la distribution réelle (même nombre total d'individus, même moyenne et même écart-type). La courbe normale théorique correspondant à la distribution des poissons nés en petite saison chaude 1963, a été superposée à l'histogramme réellement observé (figure 7).

— comparaison de la distribution réelle et de la distribution théorique par le critère du χ^2 .

Dans ces calculs, il n'a pas été tenu compte du sexe des individus ; les clés âge-longueur ne laissent pas apparaître de différence appréciable. D'autre part nous verrons ultérieurement que l'influence du sexe sur la croissance ne se fait sentir que chez les individus plus grands et plus âgés que ceux conservés dans ce lot.

Pour les 449 poissons nés en petite saison chaude 1963, nous avons obtenu une valeur du χ^2 de 11,35 pour un nombre de degrés de liberté $\nu = 19 - 3 = 16$. La valeur limite de χ^2 pour $\nu = 16$ et un coefficient de sécurité de 95 % est 26,30. Il y a donc un très bon accord entre la distribution observée et la distribution normale théorique.

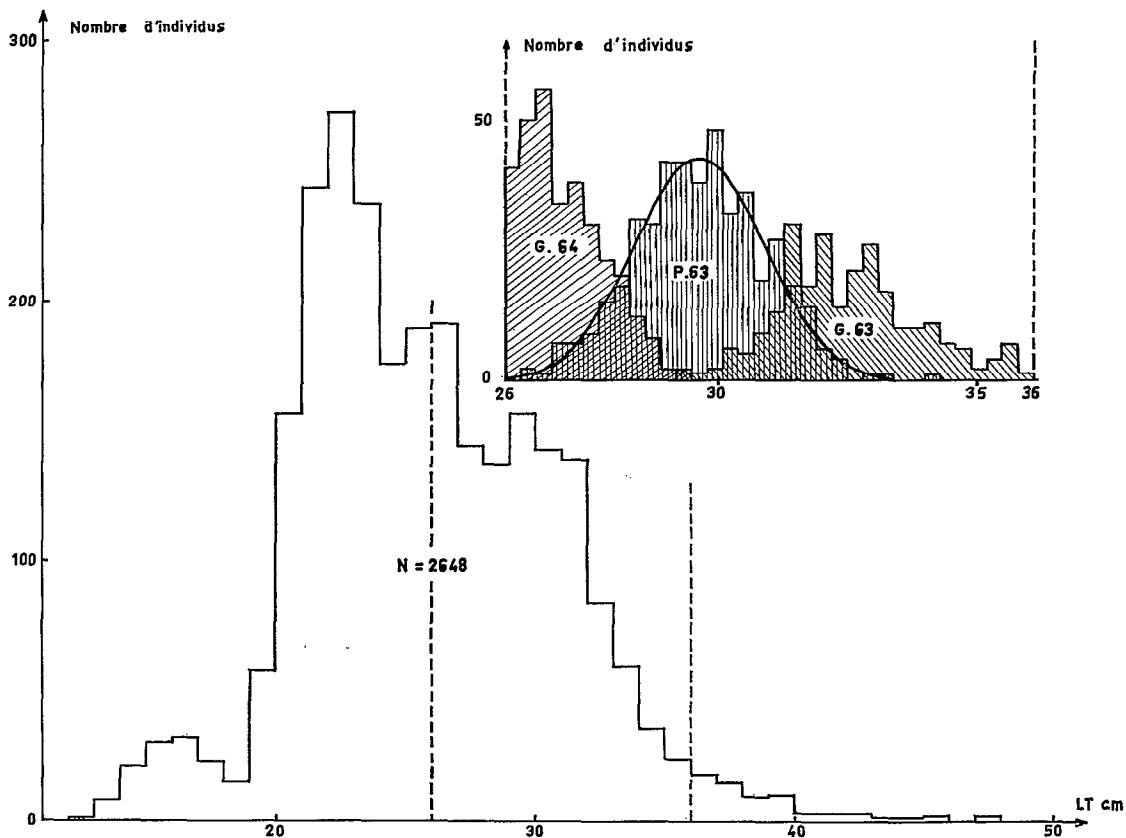


Fig. 7. — Normalité des classes d'âge : histogramme de fréquence de la totalité des individus capturés devant Pointe-Noire sur les fonds de 15 mètres (25-26/I/1966). En cartouche figure le résultat des lectures d'âge portant sur l'ensemble des individus de cet échantillon dont la taille était comprise entre 26 et 36 cm.

Les mêmes calculs appliqués aux 252 poissons nés en grande saison chaude 1963 nous ont donné les résultats suivants : pour $\nu = 11 - 3 = 8$, $\chi^2 = 24,5$. La valeur limite de χ^2 pour $\nu = 8$ et un coefficient de sécurité de 99 % est 20,09. L'échantillon de 253 individus nés en grande saison chaude 1963 n'est pas distribué normalement.

Ce désaccord peut s'expliquer de deux façons :

— La distribution de la population n'est effectivement pas normale. Ceci proviendrait, soit d'une intensité de ponte plus forte en fin de saison de ponte (il y a plus d'individus dans la moitié gauche de l'histogramme que dans la partie droite), soit d'une croissance différente des poissons suivant qu'ils sont nés à la fin ou au début de la période de ponte. Ces deux explications sont peu vraisemblables. Dans le premier cas, s'il y a eu des variations dans l'intensité de la ponte, l'effet résultant sur la distribution de fréquence se sera vraisemblablement estompé au moment où les poissons ont été capturés, près de 3 ans après leur naissance. La seconde explication basée sur une croissance différente des poissons est encore plus improbable.

— La distribution de la population est en fait normale, mais celle de l'échantillon ne l'est pas. Ce biais peut s'expliquer en se référant à l'histogramme général (figure 7). Nous avons vu que les poissons de taille supérieure à 32-33 cm étaient sous-représentés dans l'échantillon capturé sur les fonds de 15 mètres. Cette limite tombe dans l'étendue de la distribution considérée (individus nés en grande saison chaude 1963). D'après le schéma général de la distribution des classes d'âge en fonction de l'immersion, il est probable que les individus les plus âgés de cette classe, ainsi que les classes supérieures, se trouvaient, lors de la pêche, plus au large et n'ont donc pas été capturés en quantités proportionnelles à leur importance dans la population. Dans ce cas la dissymétrie observée dans la distribution de cette classe telle qu'elle a été échantillonnée sur les fonds de 15 mètres, n'existerait pas en fait dans la population.

Si la distribution est normale, la médiane se superpose à la moyenne : nous pouvons alors utiliser les moyennes brutes de taille telles qu'elles figurent sur les clés âge-longueur. En effet, cette moyenne brute établie à partir du sous-échantillon de 3 individus par intervalle de 1 cm, correspond en quelque sorte à une approximation de la médiane de la distribution de la population. Ce traitement doit même présenter l'avantage d'amortir les erreurs systématiques dues à la distribution hétérogène des classes d'âge en fonction de l'immersion, pour les classes dont l'habitat préférentiel se trouve hors de l'immersion chalutée ou qui ne sont pas encore totalement recrutées.

4.2. — Influence de la saison de naissance sur la croissance.

La courbe de ponte, c'est-à-dire l'évolution au cours de l'année du pourcentage de femelles au stade VI, ainsi que l'extrapolation vers l'origine des courbes de croissance des classes recrutées lors de nos pêches, permettent de fixer la date légale de naissance :

— aux environs du 15 mars pour les poissons nés en grande saison chaude,

— vers le 15 octobre pour les individus nés en petite saison chaude.

Il est intéressant de vérifier si les poissons nés au cours de l'une des deux saisons de ponte ont la même croissance, au moins au début de leur existence, que ceux nés pendant la seconde ponte annuelle. Pour cela nous avons regroupé les 15 clés âge — longueur en deux tableaux de corrélation, un pour chaque saison de naissance. Dans ces tableaux, les individus ont été répartis en classes de 0,5 centimètre pour la taille, et quant à l'âge en classes de 0,2 an jusqu'à 3 ans, de 0,6 an de 3 à 6 ans et de 1,0 an au-delà. Pour chacune de ces classes d'âge, les moyennes de taille ont été calculées, et les valeurs ainsi obtenues pour chacune des deux saisons de naissance ont été comparées (comparaison de la différence des moyennes à l'écart-type σ_e de sa distribution). Le résultat de ces calculs est résumé dans le tableau 9.

La comparaison des moyennes de taille des individus dont l'âge est compris entre 1,0 et 1,2 an montre que la différence observée est significative : la valeur obtenue pour t se situe entre les valeurs de T_v (95 %) et de T_v (99 %). Les différences entre les moyennes de taille sont encore plus significatives ($t > T_v$ (99 %)) pour les individus de 2,6 à 2,8 ans et de 3,0 à 4,0 ans. Par contre, pour les dix-huit autres classes d'âge, et en particulier chez les jeunes individus, les différences constatées n'ont aucune signification. On peut donc conclure que, à la précision de notre échan-

Age (années)	Saison de naissance				$\Delta \overline{LT}$	σ_e	t	$T_v(95\%)$	$T_v(99\%)$
	P S C		G S C						
	n	\overline{LT}	n	\overline{LT}					
0,2-0,4	19	14,20	12	13,17	1,03	0,65	1,59	2,05	2,76
0,4-0,6	43	16,04	72	16,51	0,47	0,56	0,84	1,98	2,62
0,6-0,8	47	19,31	26	19,04	0,27	0,47	0,57	1,99	2,65
0,8-1,0	103	22,10	28	21,82	0,28	0,39	0,72	1,98	2,62
1,0-1,2	18	23,67	27	22,45	1,22	0,47	2,58	2,01	2,69
1,2-1,4	42	25,37	22	24,68	0,69	0,45	1,54	2,00	2,66
1,4-1,6	34	26,62	55	26,58	0,04	0,49	0,08	1,97	2,63
1,6-1,8	35	28,59	22	28,25	0,34	0,42	0,82	2,00	2,67
1,8-2,0	43	31,15	23	30,68	0,47	0,56	0,84	2,00	2,66
2,0-2,2	10	31,60	64	30,55	1,05	0,57	1,85	1,99	2,65
2,2-2,4	19	32,80	24	32,52	0,28	0,45	0,63	2,02	2,70
2,4-2,6	38	34,15	32	34,09	0,06	0,46	0,13	1,99	2,65
2,6-2,8	25	37,11	12	35,08	2,03	0,75	2,72	2,03	2,72
2,8-3,0	30	37,27	20	35,83	1,44	0,75	1,91	2,01	2,68
3,0-3,6	39	39,57	63	38,08	1,49	0,44	3,39	1,98	2,63
3,6-4,2	58	43,52	27	41,01	2,51	0,70	2,86	1,99	2,64
4,2-4,8	37	44,67	25	43,51	1,16	0,81	1,44	2,00	2,66
4,8-5,4	42	45,70	24	44,58	1,12	0,90	1,25	2,00	2,65
5,4-6,0	19	46,65	26	46,54	0,11	1,07	0,10	2,02	2,69
6,0-7,0	13	47,52	17	46,66	0,86	1,20	0,72	2,05	2,76
7,0-8,0	6	49,67	9	48,69	0,98	1,47	0,67	2,16	3,01
8,0-9,0	3	50,42	6	52,42	2,00	3,54	0,57	2,37	3,50

TABLEAU 9. — Comparaison des moyennes de tailles entre les individus nés en petite saison chaude (P S C) et ceux nés en grande saison chaude (G S C) : n = effectif, \overline{LT} = moyenne, σ_e = écart type de la distribution des moyennes, $t = \frac{|\Delta \overline{LT}|}{\sigma_e}$.

tillonnage près, la croissance des poissons nés en petite saison chaude est probablement voisine de celle des individus nés pendant l'autre saison chaude. Ce résultat est logique. En effet même si la croissance variait avec les saisons marines, le bénéfice d'une naissance précédant une saison particulièrement favorable à la croissance aurait de fortes chances de s'estomper rapidement et donc de ne plus pouvoir se distinguer au bout de quelque temps. Par contre si pendant toute la durée de la vie des *Pseudotolithus senegalensis* la courbe de croissance des individus nés en début d'année restait décalée par rapport à la courbe des poissons nés en fin d'année, il y aurait là un indice d'une mauvaise datation d'au moins une des saisons de naissance.

4.3. — Influence du sexe sur la croissance.

L'analyse des histogrammes de fréquence de longueur établis séparément pour chacun des sexes ne laisse pas apparaître de décalage appréciable dans la position des modes (F. POINSARD et J.-P. TROADEC, 1966). Cette observation avait déjà été citée par A. R. LONGHURST (1964) et par J. COLLIGNON (1957, 1960). Toutefois ce dernier auteur, avait décelé chez les femelles âgées un certain décalage des modes vers les valeurs les plus élevées, mais il l'avait jugé négligeable, l'évaluant à 1 centimètre environ. Pourtant le fait de n'avoir jamais rencontré, sur les 25.000 individus que nous avons mesurés, de mâle de taille supérieure à 48 centimètres alors que les femelles atteignaient 58 centimètres, indique qu'une différence sexuelle existe dans la croissance. Mais celle-ci n'apparaîtrait de façon appréciable que tardivement, à un âge auquel les classes ne sont plus suffisamment représentées : au-delà de 35 centimètres, les modes cessent rapidement d'être identifiables sur les histogrammes.

La détermination directe de l'âge, nous permet de suivre la croissance des individus âgés, et par là de vérifier si une différence sexuelle existe réellement. Pour cela, nous avons comparé, après avoir éliminé les individus au stade I dont le sexe n'est pas identifiable macroscopiquement, les tailles moyennes des mâles et celles des femelles. Dans les tableaux de corrélation âge-longueur, les individus ont été répartis en classes de taille de 0,5 centimètre, et quant à l'âge en classes de 0,3 ans jusqu'à 3 ans, de 0,5 ans entre 3 et 4 ans et de 1 an au-delà. Les principaux résultats de cette comparaison des tailles moyennes par classes d'âge figurent dans le tableau 10.

Age (années)					$\Delta \overline{LT}$	σ_e	t	$T_v(95\%)$	$T_v(99\%)$
	Mâles		Femelles						
	n	\overline{LT}	n	\overline{LT}					
0,6-0,9	48	20,50	34	20,37	0,13	0,43	1,99	0,31	2,64
0,9-1,2	90	22,25	49	22,72	0,47	0,33	1,41	1,98	2,62
1,2-1,5	38	25,24	64	25,66	0,43	0,37	1,17	1,98	2,63
1,5-1,8	62	27,34	45	28,19	0,85	0,39	2,58	1,98	2,63
1,8-2,1	49	30,82	61	30,60	0,22	0,34	0,64	1,98	2,63
2,1-2,4	57	31,94	17	32,19	0,25	0,52	0,48	1,99	2,65
2,4-2,7	42	34,20	54	34,98	0,78	0,43	1,82	1,99	2,63
2,7-3,0	18	36,86	40	36,91	0,05	0,75	0,07	2,00	2,67
3,0-3,5	37	37,52	42	38,71	1,19	0,47	2,55	1,99	2,64
3,5-4,0	24	39,54	58	42,28	1,74	0,67	4,08	1,99	2,64
4,0-5,0	33	41,45	92	45,57	4,12	0,45	9,18	1,98	2,62
5,0-6,0	21	42,32	52	47,10	4,78	0,71	6,69	1,99	2,65
6,0-7,0	9	43,53	22	48,34	4,81	0,94	5,14	2,05	2,76

TABLEAU 10. — Comparaison des moyennes de taille entre les mâles et les femelles.

Jusqu'à l'âge de 3 ans, la différence entre les tailles moyennes pour chacun des sexes reste faible, inférieure à un centimètre. A partir de là les femelles dépassent nettement les mâles : la différence comprise entre 1 et 2 centimètres de 3 à 4 ans, dépasse rapidement 4 centimètres pour n'augmenter ensuite que lentement (tableau 10). Corrélativement cette différence n'a pas de signification jusqu'à 3 ans (une exception toutefois pour la classe 1,5-1,8 an). Puis au-delà de cet âge, elle devient significative, les valeurs de t dépassant même largement $T_v(99\%)$ à partir de 3 ans et demi.

Il est intéressant d'étudier la séparation des courbes de croissance au moment de leur divergence. Les déterminations d'âge réalisées pour l'étude de la normalité des classes nous fournissent justement des échantillons volumineux de deux classes âgées respectivement de 2,2 et de 2,8 ans. De plus ces échantillons présentent l'avantage d'être constitués de la totalité des individus capturés dans leur aire préférentielle de distribution. La comparaison des tailles moyennes des mâles et des femelles conduisent pour ces deux classes aux résultats suivants :

Classe	âge moyen	mâles		femelles		$\Delta \overline{LT}$	σ_e	t
		n	\overline{LT}	n	\overline{LT}			
P 63	2,2 ans	239	29,62	207	29,86	0,24	0,12	2,01
G 63	2,8 —	166	32,40	86	32,98	0,48	0,19	2,52

De cette comparaison, il ressort que les deux courbes de croissance commencent à se séparer de façon significative dès la deuxième année, mais les différences observées restent faibles (0,24 et 0,48 centimètres).

4.4. — Courbes de croissance.

4.4.1. — Équation de croissance utilisée.

Dans tous nos calculs, nous avons vérifié si l'équation classique de croissance, celle de Von Bertalanffy : $l_t = L_\infty [1 - e^{-K(t - t_0)}]$ s'ajustait de façon satisfaisante à nos données expérimentales. Pour calculer la valeur des constantes de cette équation exponentielle, nous avons utilisé l'équation équivalente : $l_{t+\tau} - l_t = (L_\infty - l_t)(1 - e^{-K\tau})$, dans laquelle l'accroissement ($l_{t+\tau} - l_t$) pendant un intervalle de temps τ est une fonction linéaire de la longueur l_t au début de chaque période de temps. Si l'on choisit des intervalles de temps de un an ($\tau = 1$), la droite de pente $-(1 - e^{-K})$ coupe l'axe des x au point $l_t = l_{t+1} = L_\infty$.

K s'obtient donc aisément à partir de la pente.

L_∞ s'obtient directement sur l'axe des x .

t_0 ne peut se déduire directement. Il se calcule soit à partir des différentes valeurs de l_t et de $l_{t+1} - l_t$, soit graphiquement. Il n'a aucune signification biologique. Il correspond au temps nécessaire pour parvenir à la longueur l_0 nulle. t_0 est le plus souvent négatif, car à l'éclosion le poisson a déjà une certaine taille et les plus petits poissons pêchés par le chalut sont les plus grands de leur classe. Il en résulte que pour $t = 0$, l n'est pas nul, mais a déjà une certaine valeur positive.

Ici nous avons calculé t_0 sur l'ensemble des données par une méthode graphique, afin d'éviter de calculer t_0 pour chaque couple de valeur t et l_t . L'équation de Von Bertalanffy peut se transformer en équation linéaire de la façon suivante :

$$l_t = L_\infty [1 - e^{-K(t - t_0)}]$$

peut s'écrire : $e^{-K(t - t_0)} = \frac{L_\infty - l_t}{L_\infty}$.

ou encore : $t_0 = t + \frac{1}{K} \text{Log}_e \frac{L_\infty - l_t}{L_\infty}$.

Dans cette équation, $\text{Log}_e (L_\infty - l_t)$ est une fonction linéaire de t , pour laquelle, lorsque $l_t = 0$, $\text{Log}_e \frac{L_\infty - l_t}{L_\infty} = 0$ et $t_0 = t$. Il suffit donc de reporter sur un graphique les points $\text{Log}_e (L_\infty - l_t)$, t . On obtient une droite dont le point d'ordonnée $\text{Log}_e L_\infty$ a pour abscisse $t_0 = t$.

4.4.2. — Traitement des données.

Il existe plusieurs méthodes pour obtenir, à partir de la lecture de l'âge sur les structures osseuses, les accroissements annuels nécessaires au calcul des paramètres de l'équation de Von Bertalanffy.

La taille d'un poisson à la fin de chaque année de son existence peut par exemple se déduire des mensurations du centre de l'otolithe au bord des différents anneaux annuels. Au stade où en sont nos recherches, cette étude n'a pu être entreprise, car quelques difficultés restent à résoudre :

— il est difficile de meuler les otolithes suivant un plan rigoureusement constant.

— les limites entre les anneaux ne sont pas toujours nettes. Il y a très souvent un changement progressif de coloration, qui rend les mensurations imprécises.

— enfin les dates d'apparition des anneaux saisonniers peuvent varier de façon appréciable d'une année à l'autre.

Une seconde méthode consiste à suivre d'année en année la taille des mêmes classes d'âge, méthode qui permet de connaître la croissance particulière de chaque classe étudiée. Mais comme nous ne disposons de données que sur un peu plus d'un an, ce procédé nous est interdit.

Pour évaluer la croissance au cours d'une année particulière et analyser ainsi l'influence du milieu (nourriture disponible, hydroclimat, densité du stock), on peut prendre comme accroissements annuels les différences entre les longueurs moyennes des mêmes classes d'âge au début et à la fin d'une année d'observation.

Enfin et c'est la méthode employée ici, nous pouvons prendre comme accroissements annuels les différences de taille entre deux classes nées à un an d'intervalle et capturées au même moment. Ainsi en 1964 l'accroissement au cours de la troisième année, sera la différence entre la longueur moyenne des poissons nés en 1961 et celle des poissons nés en 1962 au cours de saisons de ponte correspondantes. Ce procédé, qui postule une croissance comparable de toutes les classes pendant toute la durée de leur vie ne permet pas de suivre séparément, ni la croissance particulière de chaque classe, ni l'influence de l'environnement d'année en année. Cette imprécision, gênante lorsque les recherches ont atteint un certain développement, présente dans notre cas l'avantage de fournir une estimation où tous les facteurs ont joué, mais dans des proportions sans doute différentes de ce qui a réellement existé : l'étude de la croissance d'une classe d'âge particulière ou l'analyse de l'influence du milieu au cours de l'année d'observation, ne présente pas pour nous le même intérêt que l'étude de l'influence du sexe sur la croissance, par exemple.

4.4.3. — *Courbes de croissance.*

Pour déterminer les fonctions de croissance des *Pseudotolithus senegalensis*, nous avons regroupé nos 15 échantillons d'otolithes en quatre clés âge-longueur :

— 1 clé pour les poissons ayant n (0 à 0,25) années, (n étant un nombre entier représentant le nombre d'années révolues).

— 1 clé pour les poissons ayant n (0,25 à 0,50) années.

— 1 clé pour les poissons ayant n (0,50 à 0,75) années.

— 1 clé pour les poissons ayant n (0,75 à 1,00) année.

Pour chacune de ces clés, la taille et l'âge moyens de tous les individus observés ont été calculés pour chaque classe d'âge, et à l'intérieur de celles-ci pour les mâles et les femelles, puisqu'une différence sexuelle apparaît dans la croissance chez les individus âgés. Les valeurs obtenues pour les poissons au stade I, pour lesquels la distinction macroscopique du sexe est difficile, ont été reportées deux fois, une fois avec les mâles, une fois avec les femelles. Les données ainsi dépouillées figurent sur le tableau 11.

Les âges et les longueurs ainsi définis ne permettent pas de calculer directement les paramètres de croissance, car si nous adoptons comme précédemment l'équation de Von Bertalanffy pour représenter la croissance, des intervalles de temps égaux, d'un an par exemple, sont nécessaires. Les longueurs aux âges ronds (0,25-0,50-0,75-1,00- etc.) peuvent s'obtenir par interpolation. L'interpolation graphique est en principe la meilleure, la relation âge-longueur n'étant pas linéaire. Mais il est impossible de faire passer une courbe régulière par tous les points. La seule courbe possible aurait pour effet de tamponner par trop les variations observées. Pour éviter un tel écueil et une interprétation subjective, nous avons interpolé linéairement de point à point. Les intervalles de temps étant courts (3 mois), l'erreur entraînée reste faible et inférieure à celle des observations.

Sur le tableau 12, figurent les valeurs interpolées pour l'âge et la longueur, et les accroissements annuels correspondants ($l_{t+1} - l_t$) cm. Enfin sont indiqués les nombres ($n_{l_{t+1}} + n_{l_t}$) d'otolithes à partir desquels chaque interpolation a été calculée. Ce nombre donne une indication sur le degré de confiance à accorder à chacune des observations.

Age	n (0,00-0,25) années						n (0,25-0,50) années						n (0,50-0,75) années						n (0,75-1,00) années					
	femelles			mâles			femelles			mâles			femelles			mâles			femelles			mâles		
	\bar{l}	\bar{l}	n	\bar{l}	\bar{l}	n	\bar{l}	\bar{l}	n	\bar{l}	\bar{l}	n	\bar{l}	\bar{l}	n	\bar{l}	\bar{l}	n	\bar{l}	\bar{l}	n	\bar{l}	\bar{l}	n
0	0,15	14,5	1	0,15	14,5	1	0,39	15,1	105	0,39	15,1	104	0,63	17,6	60	0,64	18,4	79	0,89	22,0	68	0,90	21,8	95
1	1,14	24,9	37	1,12	24,0	42	1,39	26,0	46	1,40	25,7	35	1,62	28,3	38	1,61	27,8	47	1,91	30,5	51	1,91	30,7	35
2	2,09	31,2	25	2,13	31,7	56	2,41	33,9	36	2,38	33,1	35	2,58	36,5	26	2,58	35,4	29	2,87	36,7	35	2,87	36,7	16
3	3,11	38,0	25	3,11	37,3	22	3,38	40,3	24	3,42	39,7	17	3,61	41,5	25	3,61	39,2	11	3,85	43,1	25	3,88	40,3	11
4	4,11	44,4	27	4,12	40,9	12	4,40	45,3	23	4,39	40,9	8	4,64	46,0	15	4,51	41,5	2	4,82	46,8	32	4,84	41,9	10
5	5,12	46,6	17	5,09	41,4	7	5,38	47,2	20	5,38	42,3	4	5,58	46,3	4	5,58	44,0	4	5,83	49,2	14	5,79	43,0	2
6	6,17	47,9	9	6,22	43,5	1	6,40	48,6	8	6,37	42,5	3	6,59	48,5	3	6,60	42,8	3	6,79	50,5	1	6,87	44,5	2
7	7,12	51,0	4	7,03	44,5	1	7,38	48,8	6	—	—	—	7,58	51,2	4	—	—	—	7,79	50,8	3	—	—	—
8	8,20	57,5	1	8,03	47,5	1	8,33	50,0	2	8,38	45,5	1	8,61	56,5	1	—	—	—	8,84	52,8	3	—	—	—
9	9,20	52,5	1	—	—	—	9,38	53,0	2	—	—	—	9,61	56,5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12,51	54,5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
N			147			143			272			207			178			715			232			171

TABLEAU 11. — Tableau des données âge-longueur par sexe (4 clés).

Les valeurs interpolées à partir de deux lots d'otolithes d'au moins 10 au total, ont seules été utilisées dans les calculs ultérieurs, car la variabilité pour les lots moins étoffés aurait été trop élevée. Dans les calculs de l'axe majeur réduit représentant la variation de $l_{t+1} - l_t$ en fonction de l_t , il n'est pas possible de pondérer chaque couple de valeurs par la fréquence correspondante, car $l_{t+1} - l_t$ et l_t ne sont pas obtenus à partir des mêmes individus. Chaque couple de valeurs aura donc la même importance dans les calculs et les valeurs obtenues à partir d'un faible nombre de poissons, verront leur importance exagérée. Comme les données obtenues à partir d'échantillons faibles, correspondent aux individus âgés pour lesquels la variabilité est grande, nous avons préféré ne pas en tenir compte. Ces valeurs non utilisées figurent entre parenthèses dans le tableau 12.

AGE	FEMELLES			MÂLES		
	l_t	$l_{t+1} - l_t$	$n_{l_t} + n_{l_{t+1}}$	l_t	$l_{t+1} - l_t$	$n_{l_t} + n_{l_{t+1}}$
0,25	14,75	10,65	106	14,75	10,00	105
,50	16,25	10,85	165	16,55	10,10	183
,75	19,65	9,65	128	19,85	9,35	174
1,00	23,30	7,55	105	22,85	8,25	137
,25	25,40	7,15	83	24,75	7,60	77
,50	27,10	8,15	84	26,65	7,85	82
,75	29,30	7,30	89	29,20	6,95	82
2,00	30,85	6,55	76	31,10	5,90	71
,25	32,55	6,65	61	32,35	6,05	71
,50	35,25	5,70	62	34,50	5,00	64
,75	36,60	5,85	61	36,15	3,60	45
3,00	37,40	6,45	60	37,00	3,60	38
,25	39,20	5,65	49	38,40	2,50	39
,50	40,95	4,65	49	39,50	1,95	28
,75	42,45	4,05	50	39,75	2,05	22
4,00	43,85	2,85	52	40,60	1,00	23
,25	44,85	2,05	50	40,90	1,00	20
,50	45,60	1,90	38	41,45	(1,85)	10
,75	46,50	1,75	47	41,80	(1,40)	12
5,00	46,70	1,85	49	41,60	(1,65)	17
,25	46,90	1,25	37	41,90	(1,40)	11
,50	46,65	1,90	24	(43,40)	(-0,65)	8
,75	48,25	(1,85)	18	(43,20)	(0,55)	6
6,00	48,55	(2,25)	23	(43,25)	(1,25)	3
,25	48,15	1,85	17	(43,30)		4
,50	48,55	1,70	11	(42,65)		6
,75	(50,10)	(0,80)	4	(43,75)		5
7,00	(50,80)	(3,45)	5	(44,50)		3
,25	49,90	(4,70)	10			
,50	50,25	(4,70)	10			
,75	(50,90)	(3,45)	7			
8,00	(54,25)	(-1,60)	4			
,25	(54,60)	(-1,95)	3	(46,25)		2
,50	(54,95)	(-0,15)	3			
,75	(54,35)		4			
9,00	(52,65)		4			
,25	(52,65)		3			
,50	(54,80)		3			
12,50	(54,50)		1			

TABLEAU 12. — Valeurs interpolées de l_t et de l_{t+1} et accroissements annuels $l_{t+1} - l_t$ correspondants.

Les couples de valeurs l_t et $l_{t+1} - l_t$ utilisés sont représentés sur la figure 8. Deux phénomènes apparaissent :

— les points ne sont pas alignés pour toute l'étendue de la variation de l_t . Il y a un changement de pente, celle-ci s'accroissant pour les valeurs de l_t supérieures à 35 cm chez les mâles et 40 cm chez les femelles. L'équation de Von Bertalanffy ne représente donc pas exactement la croissance des mâles et des femelles pendant toute la durée de leur vie. Mais comme les valeurs observées s'alignent sur des segments de droite, le changement de pente doit apparaître brusquement et non progressivement à partir d'une certaine taille critique. L'équation de Von Bertalanffy peut donc être utilisée pour déterminer la croissance correspondant à chaque ensemble de points.

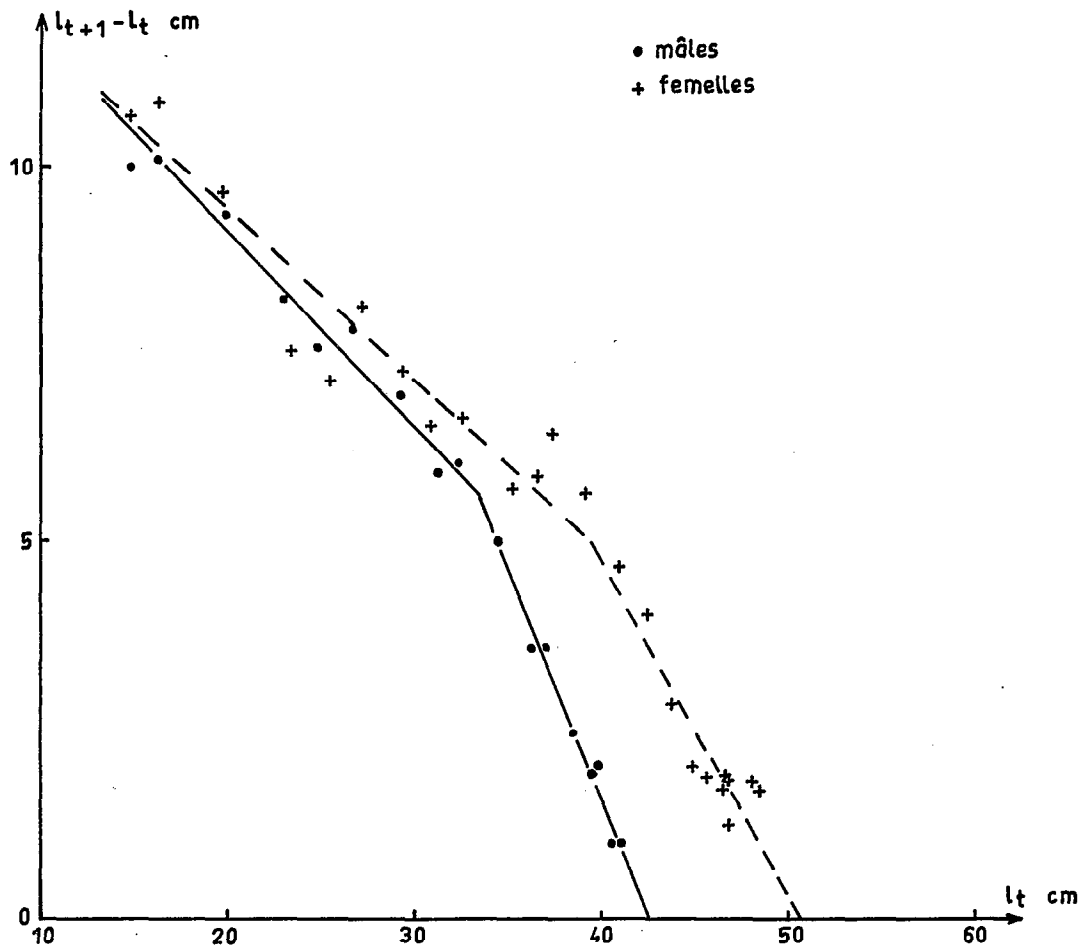


Fig. 8. — Influence du sexe sur la croissance : axes majeurs réduits des corrélations $l_{t+1} - l_t = f(l_t)$ pour les mâles et les femelles.

— si les mâles et les femelles fournissent des valeurs relativement groupées jusqu'aux points d'inflexion, au-delà les valeurs se séparent nettement. Ce phénomène provient du fait que le changement de pente se produit plus tard chez les femelles que chez les mâles. Il correspond à la différence sexuelle mise en évidence dans la croissance à partir de la quatrième année.

Pour déterminer les fonctions $l_{t+1} - l_t = f(l_t)$, nous avons utilisé l'axe majeur réduit $\frac{x - \bar{x}}{\sigma x} = - \frac{y - \bar{y}}{\sigma y}$, droite d'ajustement qui présente l'avantage de ne fournir qu'une seule droite et ne demande donc pas de préciser le sens de la causalité entre les deux variables. Trois axes majeurs réduits doivent être calculés, un pour les individus jeunes avant l'âge de trois ans pour lesquels il n'existe pas de différence sexuelle significative dans la croissance, un pour les mâles âgés et un autre pour les femelles âgées, puisque les courbes de croissance deviennent alors distinctes.

La définition des groupes de points participant à l'une ou l'autre de ces phases de croissance exige un certain choix. En principe si les points étaient exactement alignés sur trois demi-droites, il ne devrait y avoir qu'au maximum un seul point charnière au niveau de chaque inflexion. C'est le cas pour les mâles avec le point $l_t = 34,50$ et $l_{t+1} - l_t = 5,0$. Pour les femelles la séparation est moins évidente, les deux points (40,95-4,65) et (42,45-4,05) pouvant appartenir à l'un ou à l'autre des deux segments de droite.

4.4.3.1. — Croissance des jeunes individus (0 à 3 ans).

Afin que les données des femelles, qui sont plus nombreuses que celles des mâles, n'aient pas une importance exagérée, nous n'avons utilisé pour ce calcul que les 10 premiers couples de valeurs obtenus pour les femelles et les 10 couples de valeurs obtenus pour les mâles.

$$n = 20$$

$$\begin{array}{ll} \Sigma x = 506,95 & \Sigma y = 157,25 \\ (\Sigma x)^2 = 256998,3025 & (\Sigma y)^2 = 24727,5625 \\ \Sigma x^2 = 13689,5025 & \Sigma y^2 = 1293,3125 \end{array}$$

$$\Sigma xy = 377,4675$$

$$\begin{array}{ll} \bar{x} = 25,348 & \bar{y} = 7,863 \\ \sigma^2 x = 44,189 & \sigma^2 y = 2,997 \\ \sigma x = 6,65 & \sigma y = 1,73 \end{array}$$

$$\begin{array}{l} p = - 10,521 \\ r = - 0,91 \end{array}$$

axe majeur réduit : $y = - 0,260x + 14,463$

équation de croissance

L_∞ : pour $y = 0$, on a : $x = 55,54$, d'où : $L_\infty = 55,54$.

K : $1 - e^{-K} = 0,260$, d'où : $e^{-K} = 0,740$ et $K = 0,30$.

t_0 a été déterminé graphiquement en reportant les valeurs de $\text{Log}_e (L_\infty - l_t)$ en fonction de t et a été trouvé égal à $- 0,72$ (fig. 9).

L'équation de croissance commune aux individus jeunes est donc :

$$l_t = 55,54 \left[1 - e^{-0,30 (t+0,72)} \right]$$

4.4.3.2. — Croissance des mâles et des femelles âgés — ($t > 3$ ans).

Les axes majeurs réduits ont été calculés ; les paramètres des équations de croissance s'en déduisent aisément. t_0 a été déterminé graphiquement.

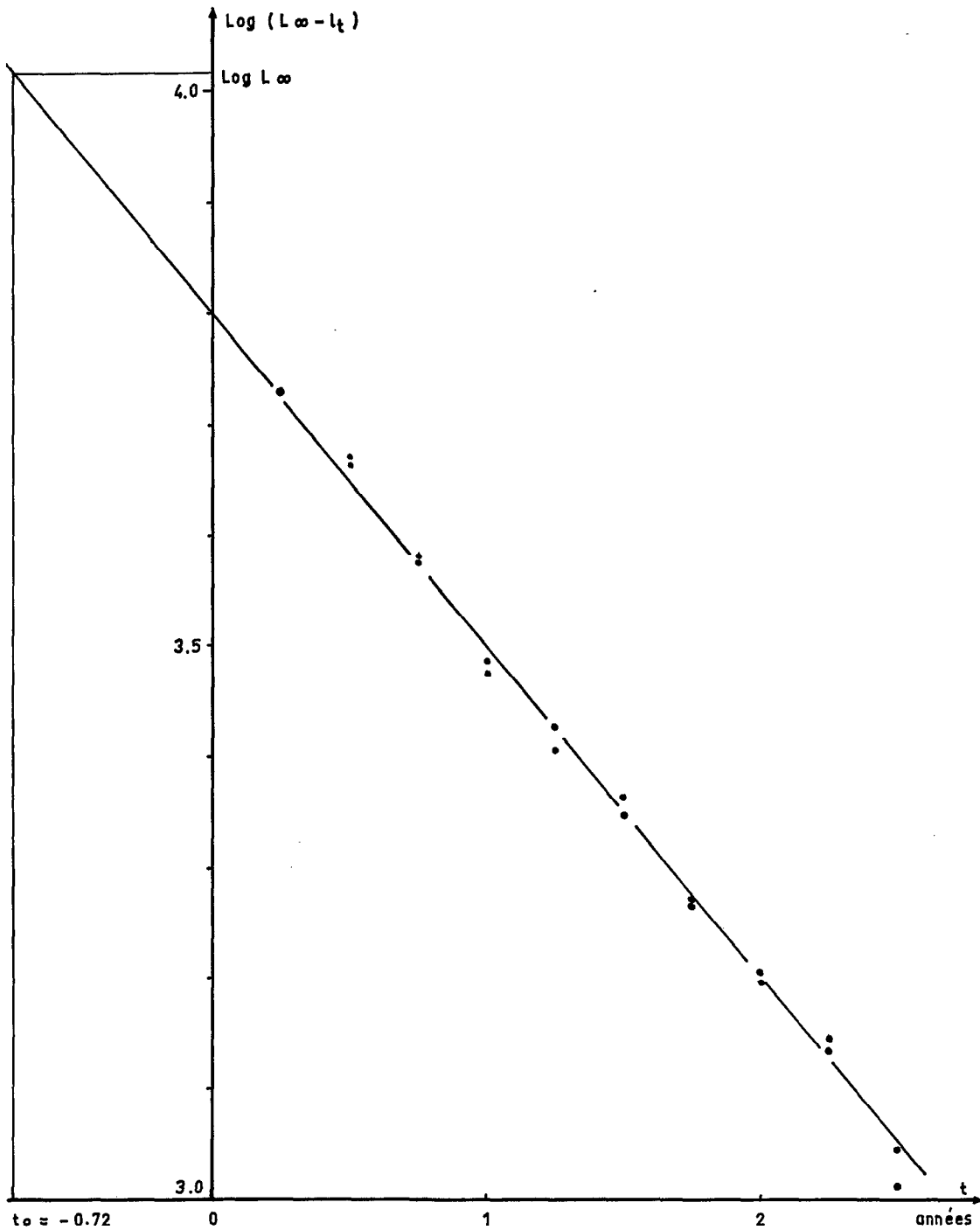


Fig. 9. — Détermination graphique de t_0 (individus jeunes).

Les courbes de croissance ont été tracées sur la figure 10. Les valeurs expérimentales de l_t et de l , déduites de la lecture d'au moins cinq otolithes (tableau 11) y sont reportées. En plus de ces valeurs, y figurent les moyennes de taille calculées par années de la 4^e à la 7^e année pour les mâles et de la 5^e à la 9^e année pour les femelles.

$t > 3$ ans	mâles	femelles
$l_{t+1} - l_t = f(l_t)$		
n	8	11
Σx	306,80	501,15
Σx^2	11802,115	22887,1075
Σy	20,70	25,80
Σy^2	67,175	71,93
Σxy	771,8525	1152,5375
\bar{x}	38,350	45,559
\bar{y}	2,5875	2,345
σx	2,28	2,35
σy	1,39	1,07
p	-2,75	-2,08
r	-0,87	-0,83
Axes majeurs réduits	$y = -0,612 x + 26,059$	$y = -0,455 x + 23,075$
L_∞	42,58	50,71
K	0,947	0,607
t_0	+0,79	+0,78
Équations de croissance	$l_t = 42,58 [1 - e^{-0,95(t-0,8)}]$	$l_t = 50,71 [1 - e^{-0,61(t-0,8)}]$

TABLEAU 13. — Équations de croissance des individus âgés ($t > 3$ ans).

4.5. — Conclusions.

S'il n'a pas été possible de déceler une influence de la saison de naissance sur la croissance des *Pseudotolithus senegalensis*, nous avons pu, par contre, montrer que leur croissance n'était pas identique chez les mâles et les femelles. Le phénomène, dû à l'apparition à des dates différentes d'un changement brusque dans le taux de croissance, n'est appréciable qu'à partir de la quatrième année. Nous avons déjà vérifié que le sexe ne modifiait pas de façon appréciable la position des modes sur les histogrammes de fréquence de longueur tout au moins dans l'intervalle de taille où ces modes sont identifiables, c'est-à-dire jusqu'à 35 à 40 centimètres environ. Dans la pratique, si l'on désire par exemple incorporer une seule équation de croissance dans des calculs dynamiques ultérieurs, l'équation commune aux jeunes individus des deux sexes peut être utilisée. Les données expérimentales ne s'écartent notablement de cette courbe qu'à partir d'une taille au-delà de laquelle il ne subsiste que très peu de survivants : sur 25.000 poissons mesurés, 3 % seulement égalaient ou dépassaient 40 centimètres, et 0,6 % dépassaient 45 centimètres. De plus la majorité de ces grands individus est composée de femelles dont la courbe de croissance particulière ne s'éloigne qu'assez peu de celle commune aux jeunes individus (tableau 14-fig. 10). Cette courbe particulière aux jeunes individus reste voisine de celle calculée sans tenir compte du sexe. L'équation de cette dernière a été calculée : ses paramètres figurent dans le tableau 14 (2^e colonne).

Pourtant d'un point de vue théorique, le changement observé dans le taux de croissance est intéressant. De telles inflexions sont fréquemment citées, en particulier au moment de la maturité. Ce n'est pas le cas de l'espèce étudiée. D'après les tailles à la première reproduction (L_m), les équations de croissance et la date des saisons de ponte, la première reproduction s'effectue au moins un an avant l'apparition du changement dans le taux de croissance. En effet, d'après nos observations, le cycle de reproduction peut se définir de la façon suivante : en combinant les conditions les plus favorables (individus nés en début d'une saison chaude et se reproduisant à 24,5 cm), certains poissons peuvent pondre entre 13 et 14 mois après leur naissance, soit deux saisons de ponte plus tard. Mais la majorité ne se reproduira que trois saisons de ponte plus tard,

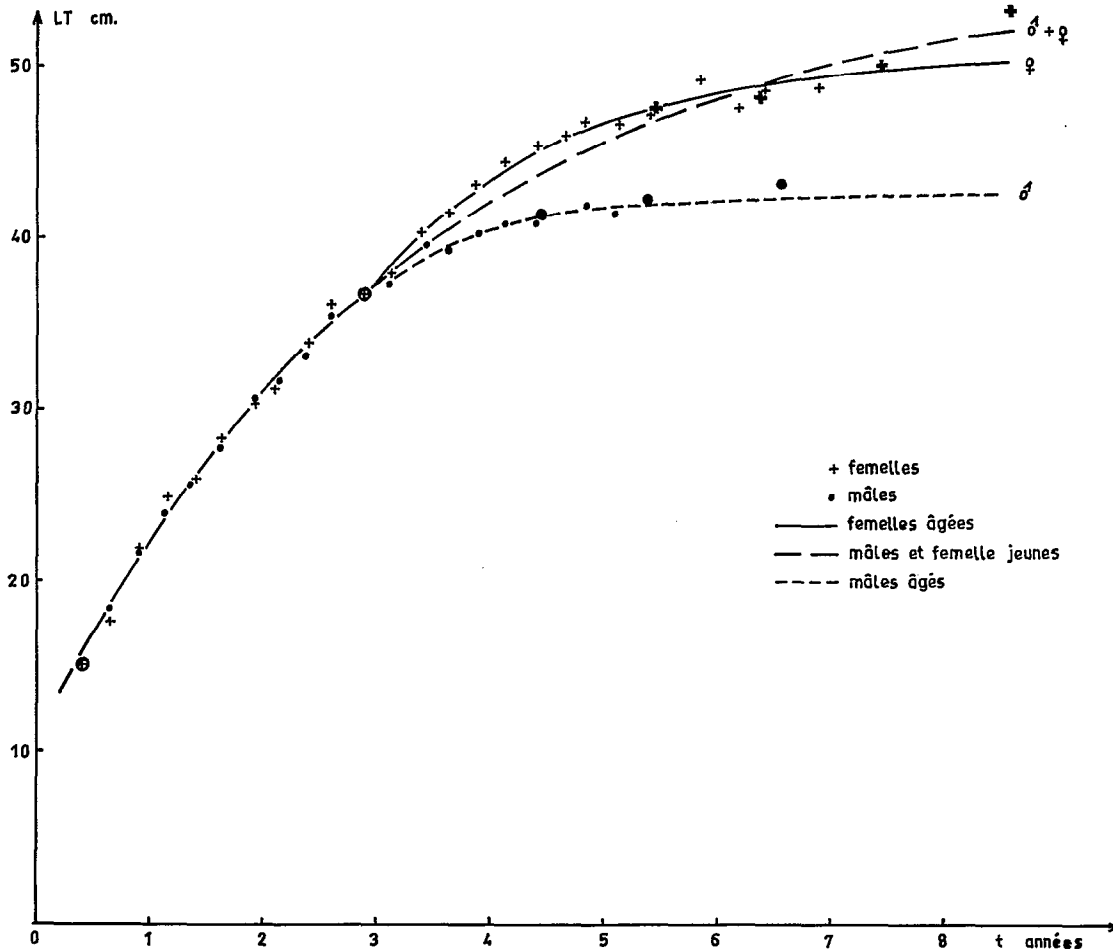


Fig. 10. — Courbes de croissance par sexe des *Pseudotolithus senegalensis* dans la région de Pointe-Noire (Congo) et valeurs expérimentales déduites des lectures d'âge (tableau 11); les croix et les points en caractères gras représentent les moyennes de taille calculées par années à partir de la 4^e année pour les mâles et de la cinquième année pour les femelles.

c'est-à-dire à 17-18 mois. Enfin dans les cas les plus défavorables, pour certains individus la reproduction n'aura lieu qu'au cours de la quatrième saison de ponte qui suit leur naissance, soit à l'âge de deux ans.

Certains auteurs ont mis en évidence l'existence de tailles seuils au-delà de la maturité sexuelle. D'après R. R. PARKER et P. A. LARKIN (1959), suivant les migrations effectuées au cours de leur vie par la truite *Salmo gairdneri*, et le saumon *Oncorhynchus tshawytscha*, l'interaction de facteurs physiologiques et écologiques détermine des phases de croissance régulière, séparées par des tailles critiques. Chez les *Pseudotolithus senegalensis*, nous ignorons les causes du phénomène. Une augmentation dans la fécondité coïnciderait peut-être avec ce changement dans le taux de croissance. Une autre explication pourrait être recherchée dans l'écologie des individus âgés : ceux-ci vivent le plus souvent en eaux profondes, donc froides et salées, qu'ils ne quittent que pour aller pondre près de terre.

Deux auteurs ont avant nous étudié la croissance des *Pseudotolithus senegalensis* ouest africains. Ne pouvant déterminer directement l'âge des individus récoltés, A. R. LONGHURST (1964, 1) a utilisé la méthode de Petersen, tandis que J. COLLIGNON (1960) a suivi le déplacement le long

de l'axe des longueurs non pas des modes caractérisant chaque classe d'âge, mais des minimums de fréquence qui les séparent. Les résultats de leurs observations et les nôtres figurent sur le tableau suivant :

Méthode	Détermination de l'âge sur les otolithes				Méthode de Petersen	
Région	Congo (Pointe-Noire)				Nigeria	
Auteur	Troadec				Collignon	Longhurst
t (années)	mâles + femelles	jeunes	femelles âgées	mâles âgés		
0,2		13,5				
0,5		17,1				
1,0	23,1	22,5			21-27	29,4
1,5		27,1				
2,0	31,8	31,1			35	39,6
2,5		34,5				
3,0	37,9	37,5	37,2	37,3	43-46	44,2
3,5		40,0	41,0	39,3		
4,0	42,3	42,2	43,5	40,5		46,3
4,5		44,1	45,4	41,3		
5,0	45,3	45,7	46,8	41,8		47,3
6,0	47,5	48,2	48,6	42,3		47,6
7,0	49,0	50,1	49,6	42,5		
8,0	50,1	51,6	50,1			
9,0	50,8	52,6	50,4			
10,0	51,4					
L_{∞}	52,7	55,5	50,7	42,6		47,8
K	0,35	0,30	0,61	0,95		0,71
t_0	-0,65	-0,72	0,78	0,79		-0,44

TABLEAU 14. — Croissance des *Pseudotolithus senegalensis* ouest africains.

Si les observations de J. COLLIGNON sont en accord avec les nôtres en ce qui concerne la taille atteinte à la fin de la première année, le désaccord est appréciable au-delà ; pourtant les observations portent dans les deux cas sur des individus pêchés dans la même région (Pointe-Noire). Mais il est difficile avec la méthode de Petersen de suivre la croissance au-delà de 30 à 35 centimètres, surtout lorsque les individus ne sont pas récoltés à plusieurs immersions dans l'aire de répartition de l'espèce, car la répartition hétérogène des tailles en fonction de l'immersion peut fortement biaiser les histogrammes de fréquence de longueur. De plus J. COLLIGNON n'a pas isolé les deux classes annuelles qui apparaissent chaque année dans les prises.

A. R. LONGHURST donne pour K une valeur plus élevée que celle que nous avons trouvée, et une valeur légèrement plus faible pour L_{∞} . La croissance des *Pseudotolithus senegalensis* du Nigeria serait donc plus rapide au cours des premières années et ces poissons se rapprocheraient plus rapidement de la valeur limite L_{∞} .

Ces différences ne proviennent probablement pas des auteurs ni des méthodes utilisées. Nous avons pu étudier un échantillon important, comportant beaucoup d'individus âgés, récolté au Cap Saint-Paul (Ghana) en septembre 1963. L'analyse de l'histogramme de fréquence et l'observation des otolithes permet de supposer la croissance suivante :

l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	L_{∞}	K
29,0	39,5	45,0	49,0	51,0	54,0	0,44

La croissance de ces individus capturés au Ghana, bien qu'évaluée avec les mêmes méthodes, est nettement plus rapide que celle du stock que nous avons étudié devant Pointe-Noire. Elle se rapproche davantage des résultats donnés par A. R. LONGHURST pour les *Pseudotolithus senegalensis* du Nigeria, dont la croissance a été déterminée par la méthode de Petersen. Cette hétérogénéité des résultats suggère fortement l'existence de plusieurs stocks, liés peut-être aux différents régimes climatiques que l'on rencontre tout au long du Golfe de Guinée. Déjà les *Pseudotolithus senegalensis* capturés devant Kipundji près de l'embouchure du fleuve Congo ont un taux de croissance et une longueur asymptotique maximale légèrement supérieurs aux valeurs obtenues pour la population vivant devant Pointe-Noire. Des variations de la croissance d'une année à l'autre doivent également intervenir.

5. RELATION LONGUEUR/POIDS — CROISSANCE EN POIDS — FACTEUR DE CONDITION — SES VARIATIONS SAISONNIÈRES

Si la croissance s'étudie communément en fonction de la longueur, il est indispensable de la formuler en fonction du poids lorsqu'on désire l'incorporer dans des modèles dynamiques de rendement. La relation longueur-poids nous permet de passer de la croissance en longueur à la croissance en poids. L'étude de cette relation nous a conduit à analyser les variations saisonnières du facteur de condition C.

5.1. — Relation longueur-poids.

Les 2287 poissons étudiés ont été pesés au gramme le plus proche et leur longueur totale a été mesurée au millimètre le plus proche. La relation entre le poids et la longueur totale a été déterminée suivant le procédé classique qui consiste à calculer la corrélation entre le poids et la longueur exprimés par leurs logarithmes ; ainsi la fonction exponentielle, $W_g = cL^n$, est transformée en équation linéaire :

$$\log W = \log c + n \log L$$

de laquelle n et c peuvent se déduire.

Les calculs de l'axe majeur réduit sont résumés ici.

Soit $x = \log L$ et $y = \log W$,

$$n = 2287$$

moyennes provisoires : $A = 1,5025$

$$B = 2,2065$$

$$\Sigma f \delta x = -23\ 089$$

$$\Sigma f \delta y = +9\ 888$$

$$\Sigma f \delta^2 x = 2\ 322\ 387$$

$$\Sigma f \delta^2 y = 4\ 566\ 754$$

$$\Sigma f \delta x \delta y = 2\ 966\ 671$$

$$\bar{x} = 1,45202$$

$$\bar{y} = 2,25406$$

$$\sigma^2 x = 0,022849$$

$$\sigma^2 y = 0,239460$$

$$\sigma x = 0,15116$$

$$\sigma y = 0,48935$$

$$p = 0,07375$$

$$r = 0,997$$

axe majeur réduit : $y = 3,24 x - 2,45$

La relation longueur-poids se déduit de cet axe majeur réduit :

$$Wg = 0,0036 L^{3,24} \text{ cm} \quad (\text{fig. 11})$$

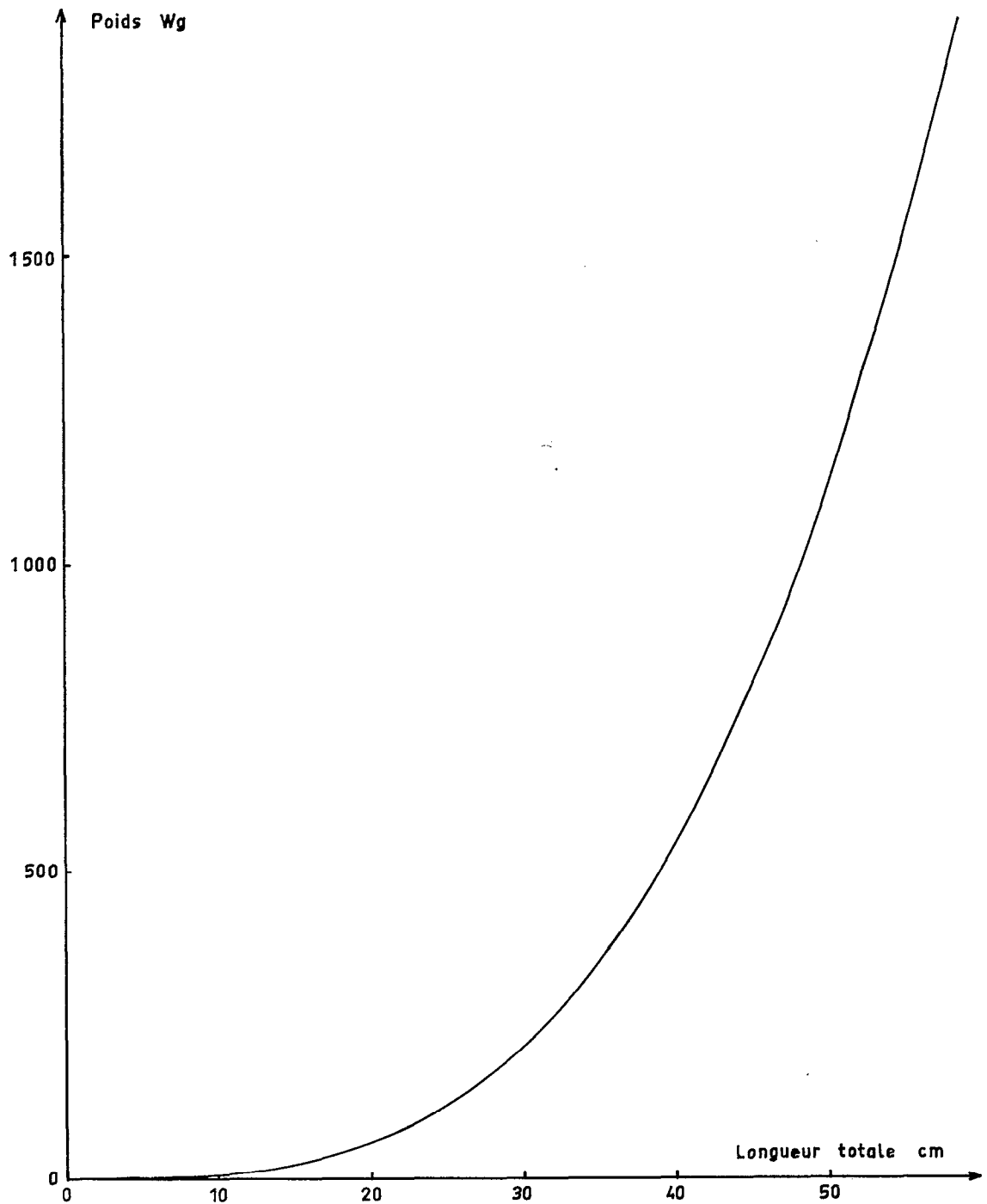


Fig. 11. — Relation longueur poids : $Wg = 0,0036 L^{3,24} \text{ cm}$.

L'exposant de L est différent de 3. Le calcul des limites de confiance de la valeur de cet exposant permet de vérifier si cette différence est significative.

$$\text{Variance de la pente de l'axe majeur réduit} = \frac{\sigma^2 y}{\sigma^2 x} \frac{1 - r^2}{n - 2} = 0,0000276.$$

Écart-type de la pente : 0,00525.

Limites de confiance de l'exposant de L : $3,24 \pm 0,01$.

La pente est significativement différente de 3.

5.2. — Croissance en poids.

Les deux équations : $l_t = L_\infty [1 - e^{-K(t - t_0)}]$ et : $W = c L^n$ permettent d'écrire l'équation de croissance en poids :

$$W_t = W_\infty [1 - e^{-K(t - t_0)}]^n$$

où W_∞ est le poids asymptotique correspondant à la longueur asymptotique L_∞ .

Les équations de croissance en poids sont donc les suivantes :

mâles et femelles jeunes :

$$W_t = 1589 [1 - e^{-0,30(t+0,72)}]^{3,24}$$

mâles âgés :

$$W_t = 676 [1 - e^{-0,95(t-0,8)}]^{3,24}$$

femelles âgées :

$$W_t = 1184 [1 - e^{-0,61(t-0,8)}]^{3,24}$$

5.3. — Facteur de condition.

5.3.1. — Formulation.

Le facteur de condition C s'exprime classiquement sous la forme $C = \frac{W}{L^3}$, multiplié par un coefficient que nous avons pris égal à 1 000 pour ne conserver que les chiffres significatifs.

Ce facteur exprime la relation entre le poids et la longueur moyenne d'une population. Lorsque dans la relation longueur/poids, l'exposant de L est trouvé égal à 3, cette formulation de C est indépendante de la longueur. Les variations de C, observées sur tel individu ou tel échantillon pris dans une zone et à une époque particulières, indiquent des modifications passagères de l'embonpoint : seuls agissent sur C les conditions écologiques, comme l'abondance de nourriture, et physiologiques, comme la ponte. Mais lorsque l'exposant de L, déduit de l'ensemble des observations sur toute la population et au cours d'une année par exemple, est notablement et

significativement différent de 3, alors le facteur de condition exprimé sous la forme $C = 1\,000 \frac{W}{L^3}$ devient une fonction de L et non plus le paramètre recherché. Dans le cas qui nous intéresse, l'exposant de L est égal à 3,24 ; le facteur de condition moyen d'un échantillon particulier représentera globalement l'influence des phénomènes physiologiques et écologiques que l'on désire étudier et aussi l'influence de la longueur moyenne de l'échantillon sur le facteur C, résultat de la formulation mathématique erronée. Si les différences de longueur moyenne des échantillons sont appréciables, leur effet sur C peut masquer les phénomènes étudiés. C'est le cas dans notre

étude : reportées sur un diagramme temps, les valeurs moyennes de C par échantillon semblent évoluer de façon aléatoire, sans relation apparente avec les saisons hydrologiques et les périodes de ponte.

Pour supprimer l'effet artificiel de cette mauvaise formulation, le facteur de condition devrait donc s'exprimer sous la forme $C' = 1\,000 \frac{W}{L^{3,24}}$, C' étant alors le paramètre recherché et non plus une fonction de L. L'utilisation de cette formulation pose des problèmes de calcul et obligerait à reprendre toutes les déterminations de routine du facteur C obtenues en cours d'observations avec l'exposant 3. Il est toutefois possible d'utiliser la formulation classique $C = 1\,000 \frac{W}{L^3}$ en soustrayant par un artifice de calcul l'erreur due uniquement à la mauvaise formulation. Cette erreur est celle introduite par la fonction reliant L à $C = 1\,000 \frac{W}{L^3}$. Elle peut se formuler ainsi : soit les équations :

— relation longueur/poids pour l'ensemble des observations : $W = 0,00358 L^{3,24}$ (1)

-- facteur de condition : $C = 1\,000 \frac{W}{L^3}$ (2)

L'équation (1) peut s'écrire : $0,00358 = \frac{W}{L^3} \frac{1}{L^{0,24}}$

Si nous remplaçons $\frac{W}{L^3}$ par sa valeur dans l'équation (2), nous obtenons, en fonction de L, l'expression de l'erreur sur C due à notre mauvaise formulation, soit :

$$\boxed{\text{erreur sur C} = 3,58 L^{0,24}} \quad (3)$$

Par lecture directe sur la courbe représentant cette fonction (fig. 12), on obtient immédiatement, pour chaque longueur L, l'erreur systématique sur C. Il suffit de retrancher cette erreur de l'évaluation classique C observé = $1\,000 \frac{W}{L^3}$ calculée pour un poisson à partir de sa longueur et de son poids, pour obtenir une expression exacte de l'embonpoint, appelons-la ΔC , qui n'est plus altérée par la longueur de l'individu ou la taille moyenne de l'échantillon. Par exemple, ΔC sera égal à 0 pour un poisson dont la condition est identique à la condition moyenne de la population pour l'année d'observations.

Pour chaque échantillon, les moyennes par sexe et pour les poissons au stade I ont été établies pour ces estimations de ΔC . Ces estimations ont été exprimées avec deux chiffres significatifs. En effet, un calcul d'erreur nous donne la précision de C. On a :

$$\frac{\Delta C}{C} = \frac{\Delta W}{W} + \frac{3 \Delta L}{L}$$

Pour un poisson de 64 grammes et 20,5 cm, on a :

$$\frac{\Delta C}{C} = \frac{0,5}{54} + \frac{3 \times 0,5}{20,5} = 0,0011$$

d'où $C = 1\,000 (0,00744 \pm 0,00011)$.

Donc C doit être exprimé avec deux chiffres significatifs.

Les moyennes de ΔC par échantillon et par sexe figurent sur le tableau suivant :

DATE	Stade I	Mâles	Femelles	TOTAL *
9-12-63	- 2,1/12 = -0,18	+ 0,5/ 22 = + 0,02	+ 1,9/ 24 = + 0,08	+ 0,3/ 58 = + 0,01
3- 1-64	+ 2,6/19 = + 0,14	+ 20,1/100 = + 0,20	+ 34,6/100 = + 0,35	+ 57,3/219 = + 0,26
21- 1-64	- 7,2/26 = -0,28	+ 21,7/ 87 = + 0,25	+ 12,1/ 72 = + 0,17	+ 26,6/185 = + 0,14
5- 2-64	+ 3,4/38 = + 0,09	+ 22,7/ 87 = + 0,26	+ 35,4/106 = + 0,33	+ 61,5/231 = + 0,27
11- 3-64	-30,2/70 = -0,43	+ 4,5/ 98 = + 0,05	+ 2,8/ 85 = + 0,03	-22,9/253 = -0,91
26- 3-64	+ 0,9/ 6 = + 0,15	+ 4,4/ 22 = + 0,20	- 1,0/ 11 = -0,09	+ 4,3/ 39 = + 0,11
16- 4-64	- 3,4/ 7 = -0,49	-10,6/ 48 = -0,22	-12,7/ 32 = -0,40	-26,7/ 87 = -0,31
4- 5-64	+ 4,5/11 = + 0,41	- 4,8/ 46 = -0,10	- 3,6/ 24 = -0,15	- 3,9/ 81 = -0,05
2- 6-64	- 0,9/ 4 = -0,22	- 9,7/ 55 = -0,18	-18,2/ 55 = -0,33	-28,8/114 = -0,25
20/26- 6-64	- 6,3/39 = -0,16	-11,0/ 71 = -0,15	- 5,3/ 78 = -0,07	-22,6/188 = -0,12
1- 8-64	- 2,1/16 = -0,13	-10,3/ 46 = -0,22	-26,2/112 = -0,23	-39,0/175 = -0,22
31- 8-64	+ 0,6/29 = + 0,02	- 1,6/41 = -0,04	- 2,9/ 33 = -0,09	- 3,9/103 = -0,04
23- 9-64	+ 4,6/10 = + 0,46	+ 4,2/ 34 = + 0,12	+ 9,2/ 61 = + 0,15	+ 8,9/106 = + 0,08
3-10-64	+ 5,9/ 9 = + 0,65	+ 12,0/ 45 = + 0,27	+ 3,9/ 38 = + 0,10	+ 21,8/ 92 = + 0,24
23-10-64	- 2,5/ 3 = -0,84	+ 0,2/ 49 = 0,00	- 7,2/ 49 = -0,15	-10,5/102 = -0,10
17-11-64	0,0/ 2 = 0,00	+ 3,2/ 45 = + 0,07	- 5,9/ 49 = -0,12	- 2,7/ 96 = -0,03
27-12-64	+ 1,0/ 2 = + 0,50	+ 7,2/ 30 = + 0,24	- 6,1/ 68 = -0,09	+ 2,1/100 = + 0,02
25- 3-65		+ 0,5/ 11 = + 0,05	- 1,9/ 37 = -0,05	- 1,4/ 48 = -0,03
15- 4-65	- 0,9/ 4 = -0,23	- 2,0/ 15 = -0,13	- 5,2/ 39 = -0,13	- 8,1/ 58 = -0,14
25- 5-65	- 3,8/16 = -0,24	- 3,4/ 41 = -0,08	- 2,5/ 21 = -0,12	- 9,7/ 78 = -0,12

TABLEAU 15. — Moyennes de ΔC — Évolution au cours de l'année.

* Le nombre total d'individus ne correspond pas toujours à la somme des immatures, mâles et femelles, certains hermaphrodites ou poissons à sexe indéterminé ne figurant que dans la somme.

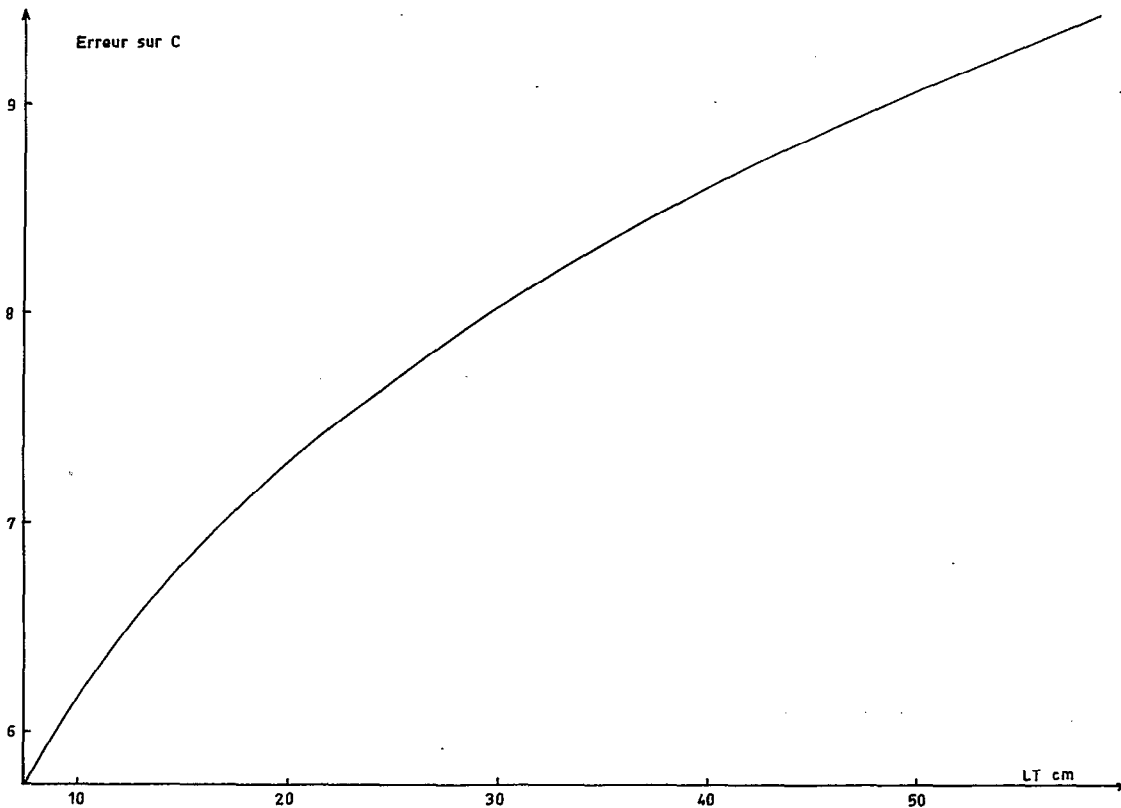


Fig. 12. — Courbe de l'erreur systématique sur le facteur de condition C, en fonction de la longueur.

5.3.2. — Variations saisonnières du facteur de condition.

L'évolution annuelle du facteur de condition exprimé sous la forme ΔC , a été reportée sur la figure 13. Le cycle de ΔC pour les individus au stade I n'est représenté qu'à partir du mois de juin. Avant cette date, les valeurs semblent évoluer de façon anarchique. Deux causes peuvent être invoquées pour expliquer cette relative inconstance :

- dans certains échantillons, le nombre de poissons au stade I est faible.
- les poissons étant pesés au gramme près, la précision sur ΔC est beaucoup plus faible et seul un chiffre est réellement significatif chez ces jeunes individus.

Par contre, chez les poissons dont le sexe est identifiable, les variations saisonnières sont régulières : le cycle annuel à deux périodes présente deux maxima en fin de saison froide (fin septembre-début octobre et fin janvier) et deux minima en fin de saison chaude (juin-juillet et fin octobre). Cette évolution parallèle au cycle hydrologique peut s'interpréter en fonction de deux facteurs.

— *La ponte.* — Pendant les saisons chaudes hydrologiques durant lesquelles se produit la ponte, on observe une diminution importante du facteur de condition. Cette diminution de ΔC est très nette en octobre ; en février-mars, celle-ci, quoique encore importante, est plus faible. Au contraire, en saisons froides, périodes de repos sexuel, le facteur de condition augmente régulièrement. L'émission des produits sexuels pourrait donc, surtout chez les femelles, expliquer la régression de l'embonpoint. E. BAYAGBONA a observé chez les *Pseudolithus senegalensis* du Nigeria un maximum similaire du facteur de condition immédiatement avant la ponte (in A. R. LONGHURST 1964, 1).

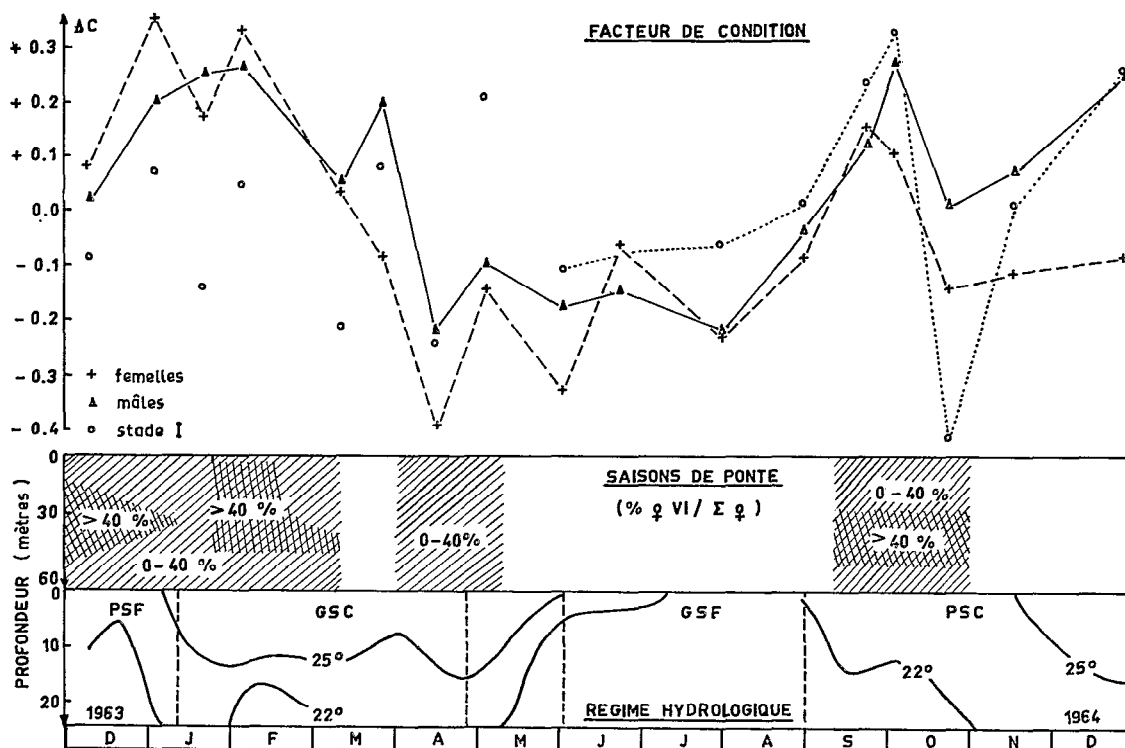


Fig. 13. — Variations saisonnières du facteur de condition (ΔC), saisons de ponte et régime hydrologique (NB — les valeurs de ΔC des individus au stade I ont été reportées avec une échelle de moitié inférieure à celle portée en ordonnée).

Pourtant il est peu probable que la ponte soit, et de loin, le seul facteur responsable de la diminution de l'embonpoint observée en saisons chaudes. En effet, cette perte de poids, si elle est plus nette chez les femelles que chez les mâles, est encore plus forte chez les immatures (octobre 1964).

— *Abondance de la nourriture disponible.* — L'alimentation des *Pseudotolithus senegalensis* se compose essentiellement de crevettes de taille petite ou moyenne (A. R. LONGHURST 1964, 1). Les contenus stomacaux que nous avons analysés en Côte d'Ivoire étaient composés principalement de *Palaemon hastatus* Aurivillius et de *Parapenaeopsis atlantica* Balss. Lorsque ces espèces deviennent rares, les *Pseudotolithus senegalensis* avalent une faune beaucoup plus diversifiée de petits crustacés benthiques, de mysidacés ou de larves de poissons. Les *Penaeus duorarum* Burkenroad ne sont que rarement ingérés et les seuls qui le soient sont des jeunes de petite taille.

Nos connaissances sur les variations saisonnières des espèces ingérées sont quasi nulles dans la région de Pointe-Noire. Aucune étude n'a été entreprise sur *Palaemon hastatus*, espèce trop petite pour être exploitée. Quant aux données concernant les *Parapenaeopsis atlantica*, les statistiques de débarquement que nous possédons sont très incomplètes. A Pointe-Noire, cette espèce n'est pas pêchée spécialement et le plus souvent les individus ne sont même pas triés à bord des bateaux. Lorsque les crevettes sont triées, les *Penaeus duorarum* sont conservés de préférence à *Parapenaeopsis atlantica*. Aussi les quantités débarquées peuvent être très éloignées des quantités réellement pêchées. Les seules données existantes recueillies globalement pour les deux espèces indiquent un maximum en octobre-novembre-décembre avec une prédominance de *Parapenaeopsis atlantica* (A. CROSNIER, 1963).

Nos connaissances sur les variations saisonnières de l'abondance des espèces ingérées sont donc très réduites. Nous savons seulement que les eaux froides sont beaucoup plus riches en sels nutritifs, en phytoplancton et en zooplancton (G. R. BERRIT et J.-P. TROADEC, 1960). L'important développement planctonique observé en saisons froides doit se répercuter sur toute la biomasse, aux différents niveaux de la chaîne alimentaire ; l'augmentation régulière de ΔC lors de ces saisons froides et la baisse en saisons chaudes sont à rapprocher de ces observations. Mais il n'est pas certain que l'abondance des espèces qui constituent l'essentiel du régime alimentaire des *Pseudotolithus senegalensis* suivent un rythme exactement parallèle. En particulier l'abondance des *Palaemon hastatus*, espèce fréquentant les eaux dessalées, doit être déterminée davantage par le débit de fleuves et le régime des pluies que par l'arrivée en surface des eaux froides et salées riches en sels nutritifs.

6. LA MORTALITÉ TOTALE

6.1. — Données nécessaires et données disponibles.

Pour suivre la diminution dans le temps du nombre d'individus issus d'une même ponte, il est nécessaire de disposer de représentations de la population aussi exactes que possible. Ces représentations sont fournies le plus souvent par des histogrammes de fréquence de longueur que l'on transforme ensuite en pyramides d'âge à l'aide de clés âge-longueur obtenues par exemple à partir de lectures d'âge. Nous pouvons obtenir les distributions de fréquence de longueur de deux façons :

6.1.1. — A partir d'échantillons prélevés sur les prises débarquées par les chalutiers.

Cet échantillonnage présente de réelles difficultés : pour la vente, les *Pseudotolithus* sont ventilés sous deux rubriques hétérogènes :

— les « bars », où sont groupés les trois espèces de *Pseudotolithus* sensu stricto,

— la « friture », mélange d'espèces de petite taille et de très jeunes individus d'espèces plus grandes, dont les *Pseudotolithus*.

Il serait donc nécessaire d'évaluer en premier lieu, par un échantillonnage adéquat, la quantité exacte de *Pseudotolithus senegalensis* comprise dans ces deux rubriques. Mais surtout, problème beaucoup plus difficile à surmonter, les prises débarquées ne représentent pas exactement la population. En effet, d'une part la majorité des apports ne provient pas de la zone étudiée : une partie importante est capturée devant l'embouchure du Congo, où la croissance des *Pseudotolithus senegalensis* est sensiblement différente de celle de la population que nous étudions. D'autre part, même devant Pointe-Noire et ceci est général, les chalutiers ne travaillent au cours d'une sortie qu'à seulement une ou deux immersions privilégiées, là où les rendements globaux sont les plus élevés. Du fait de la répartition bathymétrique des tailles, il en résulte une exploitation plus intensive de certaines classes, qui verront leur importance exagérée dans les prises.

Pour ces raisons, nous n'avons pas utilisé ce procédé pourtant classique.

6.1.2. — *A partir des pêches réalisées par l'« Ombango » sur la radiale de Pointe-Noire.*

Lorsque nous disposons des données de radiales complètes, c'est-à-dire pour lesquelles tous les traits de chalut ont été réalisés transversalement à l'habitat des *Pseudotolithus senegalensis*, nous pouvons espérer obtenir une représentation assez exacte de la population au niveau de la radiale. Par suite des indisponibilités de l'« Ombango », seulement 5 radiales complètes ont été réalisées. En outre, le chalutier « Thierry » a effectué une radiale complète devant Bas Kouilou pendant la campagne de chalutage dans le golfe de Guinée. Enfin, nous avons pu échantillonner la population au voisinage immédiat d'un lieu de ponte présumé (données du « Trouz ar Moor », 22-25/X/64). Les mensurations recueillies à cette occasion sont à priori intéressantes, car au moment du frai, les différentes fractions de la population doivent se regrouper et les distributions obtenues alors risquent moins d'être biaisées.

C'est à partir de ces sources de données, peu nombreuses mais relativement sûres, que nous avons abordé l'évaluation de la mortalité totale.

6.2. — **Traitement des données.**

Pour chaque radiale, une distribution globale de fréquence de longueur a été calculée, en additionnant les distributions obtenues aux différentes immersions, pondérées proportionnellement à l'espacement des stations sur la radiale. Les distributions ainsi obtenues ont été transformées en pyramides d'âge, grâce aux clés âge-longueur établies à partir d'otolithes de poissons capturés au cours des mêmes radiales.

Les évaluations de la mortalité totale déduites de ces indices d'abondance sont sujettes à des erreurs systématiques lorsque le recrutement, la disponibilité ou la vulnérabilité varient d'une classe à l'autre, sans qu'il soit possible d'estimer l'amplitude de ces variations. Ces inter-férences se formulent de façon voisine, l'équation classique de mortalité $N_{t+1} = N_t e^{-Z}$ s'écrivant alors $\text{Log}_e \frac{N_t}{N_{t+1}} = Z + \text{Log}_e R$. Dans cette équation R est le rapport des recrutements, des disponibilités ou des vulnérabilités pour les classes t et $t+1$. Comme les données dont nous disposons ne nous permettent pas de chiffrer ce rapport, nous ne pouvons qu'atténuer ou même parfois supprimer l'effet de recrutement ou de la disponibilité suivant le traitement des données adopté. Seules les erreurs entraînées par une vulnérabilité variant avec l'âge restent difficiles à déceler et impossibles à supprimer.

6.2.1. — *Courbe de prise — comparaison des indices d'abondance des diverses classes d'âge d'une même capture.*

Évaluer la mortalité totale à partir de l'abondance relative des classes d'âge présentes dans

les mêmes prises consiste à comparer le nombre d'individus d'une classe à celui de la classe née un an auparavant. Les indices d'abondance obtenus pour chaque classe à partir des pêches sur la radiale sont directement comparables, l'effort et la puissance de pêche étant identiques pour toutes les classes d'âge. Ce procédé postule que le recrutement ne varie pas ou du moins assez peu d'une année à l'autre. Sinon les fluctuations dans l'abondance originelle entraîneront des erreurs parallèles dans l'estimation de la mortalité. Pour tamponner cette source d'erreur, nous avons regroupé les classes deux par deux en additionnant les classes nées la même année. Mais si ce traitement des données néglige l'influence du recrutement, il permet de supprimer les perturbations dues aux variations de la disponibilité. Dans le cas présent, si comme nous le pensons, la méthode d'échantillonnage fournit des échantillons représentatifs de la population au niveau de la radiale, il n'en subsiste pas moins d'une radiale à l'autre, des fluctuations de la disponibilité globale, résultat des déplacements périodiques de certaines fractions de la population hors de l'aire étudiée. Il est aisé de supprimer cette cause d'erreur en exprimant les indices d'abondance de chaque classe par leurs pourcentages, ce qui revient à ramener à 100 le nombre total de poissons présents pour chaque radiale. Ces pourcentages figurent sur le tableau 16, ainsi que les valeurs du coefficient de mortalité totale Z, qui se déduisent immédiatement du rapport :

$$\frac{N_{t+1}}{N_t} = e^{-Z}$$

NAVIRE	Ombango				Thierry		Ombango				Trouz ar moor		Ombango		\bar{Z} (6 radiales)
	21/1-4/2-64		11/3/64		18/5/64		20-26/6/64		23-25/9/64 3/10/64		22-25/10/64		25/3/65		
DATE DE NAISSANCE	N %	Z	N %	Z	N %	Z	N %	Z	N %	Z	N %	Z	N %	Z	
1964							(1,9)		(14,3)		(4,8)		(29,7)		
1963	(34,0)		70,6	1,22	(14,9)		68,9	1,27	(65,9)	1,58	(38,9)		52,5	1,44	
1962	45,2		20,8	1,31	(36,1)		19,5	1,18	13,6	1,22	28,3	0,58	12,4	1,23	
1961	14,3	1,15	5,6	1,39	32,9	1,38	6,0	0,88	4,0	1,05	15,9	0,69	3,6	0,94	
1960	6,0	0,89	1,4		8,1		2,5		1,4		8,0		1,4		
1959	↑		↑		↑		↑		↑		3,7		↑		
1958	(0,5)		(1,6)		(8,1)		(1,3)		(0,9)		(0,2)		(0,4)		
> 1958	↓		↓		↓		↓		↓		(0,2)		↓		
\bar{Z}		1,02		1,31		1,38		1,11		1,23		0,67		1,31	1,23

TABLEAU 16. — Indices d'abondance (%) des classes d'âge groupées par années, déduits des chalutages sur la radiale de Pointe-Noire. Les pourcentages entre parenthèses sont ceux des classes qui ne sont pas encore entièrement recrutées ou dont l'abondance est trop faible pour que les chiffres puissent être considérés comme significatifs.

Si les valeurs de ces pourcentages sont reportées sur un graphique semi-logarithmique (pourcentages sur l'échelle logarithmique et temps sur l'échelle arithmétique), les points doivent s'aligner sur une droite de pente — Z. En effet l'équation $\frac{N_{t+1}}{N_t} = e^{-Z}$ se transforme en : $\text{Log } N_{t+1} = \text{Log } N_t - Z$: c'est la courbe de prise bien connue.

Pour pouvoir comparer sur un tel graphique les estimations de Z obtenues lors des diverses radiales, tous les pourcentages du tableau 16 ont été réexprimés en donnant arbitrairement aux pourcentages obtenus pour la classe 1961 la valeur 100, sans changer les rapports existant entre les indices d'abondance des classes pêchées au cours d'une même radiale. Les deux droites de la figure 14 ont été tracées à partir des valeurs ainsi calculées.

Du tableau 16 et de la figure 14, les faits suivants se dégagent :

1° Les valeurs de Z déduites des 6 radiales complètes (chalutages de l'« Ombango » et du « Thierry ») sont relativement homogènes. Les estimations de Z par radiale (dernière ligne du tableau 16) varient entre 1,02 et 1,38 (moyenne 1,2, correspondant à un taux annuel de survie $S = 30\%$). Cette homogénéité indique que l'échantillonnage de la population au moyen de

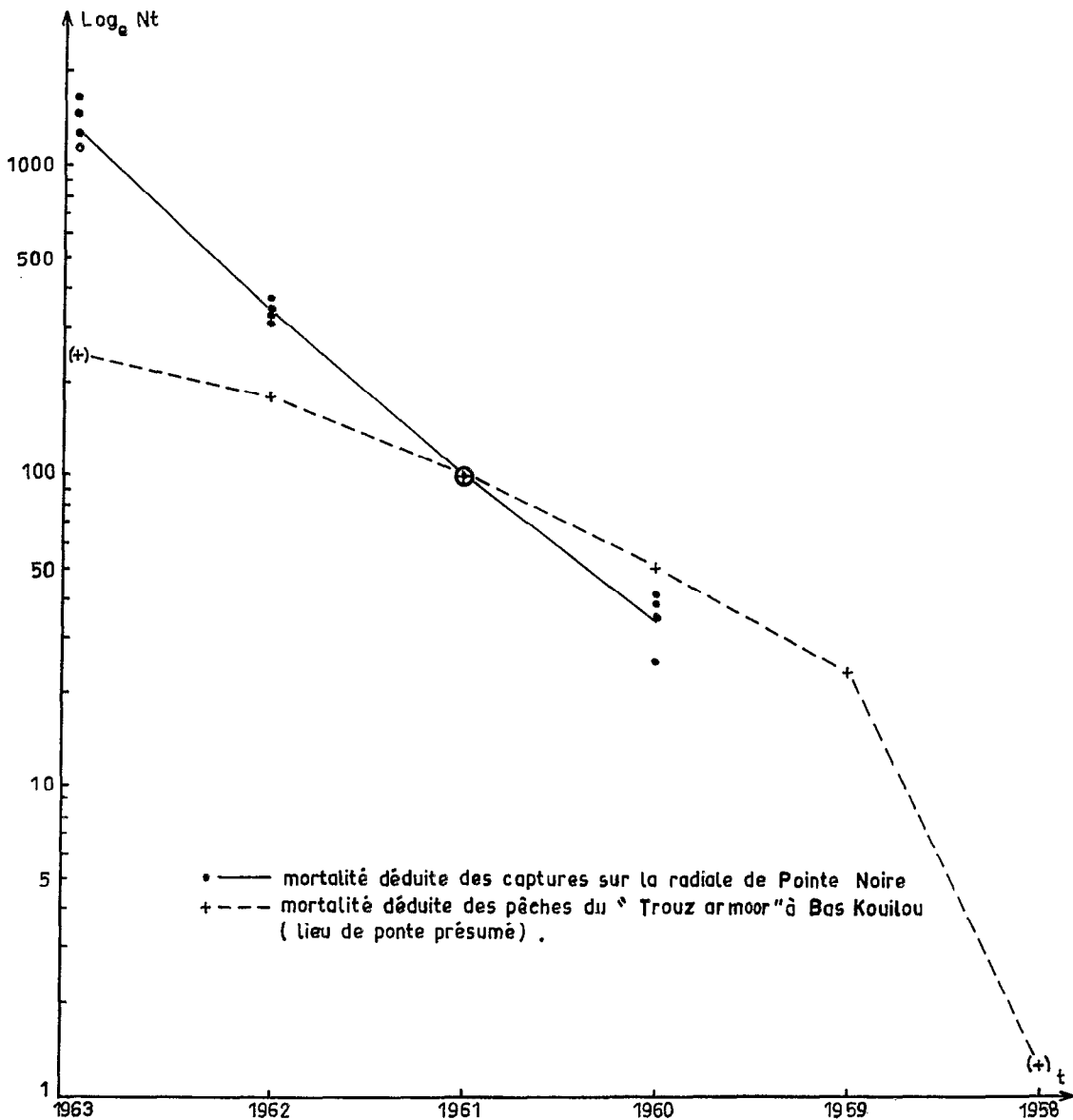


Fig. 14. — Courbes de prises : comparaison au même moment des indices d'abondance des classes d'âge présentes dans les mêmes prises.

traits de chalut régulièrement espacés en immersion doit être correct à condition que le nombre de traits soit suffisant.

Cette homogénéité se retrouve dans les estimations déduites de l'ensemble des radiales pour chaque couple de classes (dernière colonne du tableau). Les valeurs suivantes de Z ont été obtenues : 1,34 en comparant les classes 1962 et 1963 ; 1,22 pour les classes 1961 et 1962 et 1,09 pour les années 1960 et 1961. Le recrutement a donc été relativement stable au cours de ces quatre années, du moins si l'on ne considère pas séparément les deux classes qui apparaissent chaque année.

2° Les données recueillies lors des chalutages du « Trouz ar Moor » devant Bas Kouilou (10 à 12 mètres et 34 mètres) conduisent également à des résultats assez homogènes. Mais les valeurs de Z obtenues alors sont nettement plus faibles que celles déduites des pêches sur la radiale ($0,6 < Z < 0,8$ — moyenne 0,67 correspondant à un taux annuel de survie de 50 %).

Avant d'envisager les causes possibles de ce désaccord, il faut noter que la proportion d'individus âgés était nettement plus importante en octobre devant Bas Kouilou que dans les échantillons provenant de la radiale de Pointe-Noire (voir les courbes de prises de la figure 14). Parallèlement, sur les histogrammes recueillis à bord du « Trouz ar Moor », les classes âgées étaient beaucoup mieux représentées sur les fonds de 10 à 12 mètres que sur les fonds de 34 mètres et inversement que les individus d'un an environ étaient plus abondants sur ces derniers fonds que sur les premiers. Ces considérations permettent d'avancer deux explications au désaccord observé :

— Le rassemblement au moment de la ponte affecte d'autant plus les classes qu'elles sont âgées : les gros individus se trouvent alors sur les lieux de ponte ou à leur voisinage immédiat à des concentrations supérieures à celles qu'elles ont dans la population. Cette explication infirme l'hypothèse d'un regroupement de toutes les classes d'âge sur les lieux de ponte, en concentrations proportionnelles à leur abondance dans la population.

— Ou bien alors la mortalité diminuerait avec l'âge, soit parce que les individus âgés éviteraient plus facilement les engins et seraient moins vulnérables, soit, et c'est vraisemblablement la cause principale, parce que ces individus vivent surtout à l'extérieur des immersions les plus couramment exploitées par les chalutiers. En effet les gros individus se trouvent principalement aux immersions profondes pendant les saisons froides et par très petits fonds au moment de la ponte. Les captures du « Trouz ar Moor » près du lieu de ponte présumé de Bas Kouilou consistaient surtout en individus âgés, ce qui expliquerait les valeurs plus faibles trouvées pour la mortalité.

Le phénomène a déjà été mentionné chez la même espèce : A. R. LONGHURST (1964, 1) donne pour la mortalité totale des *Pseudotolithus senegalensis* du Nigeria des valeurs qui diminuent régulièrement avec l'âge : 7,45 de 0 à 1 an ; 1,73 de 1 à 2 ans ; 1,55 de 2 à 3 ans ; 1,04 de 3 à 4 ans et 0,69 de 4 à 5 ans. Le même fait s'observe chez les poissons que nous avons étudiés (tableau 16, mortalité par classes d'âge).

Bien sûr il ne s'agit que d'hypothèses, nos données étant insuffisantes pour pouvoir conclure. Il faut cependant accorder plus de confiance aux valeurs de Z déduites des chalutages devant Pointe-Noire qu'à celle obtenues à partir de l'analyse des pêches du « Trouz ar Moor », les 6 radiales ayant permis de recueillir des échantillons plus nombreux à des profondeurs mieux réparties à travers le biotope de l'espèce.

6.2.2. — Évolution des indices d'abondance de chaque classe d'âge d'une radiale à l'autre.

La mortalité se déduit alors de la comparaison des nombres de poissons réellement présents à chaque radiale. La diminution des indices d'abondance de chaque classe suivie d'une radiale à l'autre doit permettre une estimation de la mortalité totale dans laquelle le recrutement pris en considération ne vient pas fausser les résultats. Ce traitement des données devrait être le meilleur, s'il n'existait pas à certaines périodes de l'année des déplacements parallèles à la côte

de la population ou de certaines fractions de celle-ci. Ces déplacements entraînent des variations dans l'abondance des classes au niveau de la radiale et ces fluctuations de la disponibilité globale affectent les estimations de la mortalité. Les radiales de chalutage de l'« Ombango » nous ont fourni les indices d'abondance suivants, en nombre d'individus par classe présents sur la radiale.

Date Classes	21/1/64 4/2/64	11/3/64	20/6/64	23/9/64 3/10/64	25/3/65
1963	(2272)	1741	2125	1192	563
1962	3020	513	601	245	133
1961	959	137	184	73	38
1960	400	34	76	25	15
N	6651	2425	2986	1535	749

TABLEAU 17. — Abondance des classes sur la radiale de Pointe-Noire. La valeur entre parenthèses est celle d'une classe qui n'est pas encore totalement recrutée.

Reportées sur un papier semi-logarithmique, ces valeurs s'alignent sur deux ensembles de droites parallèles (fig. 15) :

1° Les chiffres obtenus au cours des radiales du 11 mars 1964, du 23 septembre au 3 octobre 1964 et du 25 mars 1965 sont bien alignés : la pente de ces parallèles correspond à un coefficient de mortalité total de 1,1.

2° Les valeurs obtenues pour les radiales du 21 janvier au 4 février et du 20 au 26 juin 1964 sont beaucoup plus élevées. Les droites qui rejoignent ces points ont une pente forte, qui correspond à un coefficient instantané de mortalité totale de 3,8 (2 % de survivants chaque année).

Si la valeur 3,8 de Z est beaucoup trop élevée pour être retenue, celle de 1,1 est à rapprocher de celle déjà obtenue à partir des courbes de prise pour les 6 radiales (1,2). Cette hétérogénéité dans les résultats, montre que l'abondance de la population au niveau de la radiale varie au cours du temps. Il est intéressant de remarquer que les indices d'abondance des classes sont particulièrement élevés en saisons froides (janvier-février et juin) et au contraire plus faibles en saisons chaudes (septembre-octobre et mars). Cette diminution de l'abondance doit être en relation avec le départ des reproducteurs ou du moins d'une partie de ceux-ci, vers les lieux de ponte, nouvel indice d'un phénomène dont nous avons soupçonné l'existence à plusieurs reprises.

6.3. — Conclusions.

Tant que des études plus poussées n'auront pas défini plus précisément l'importance de la mortalité totale, nous devons la considérer comme vraisemblablement comprise entre 0,7 et 1,2 (coefficient de mortalité instantanée) ; mais il faut accorder plus de confiance aux valeurs 1,2 et 1,1 déduites d'un échantillonnage plus cohérent et d'observations en général plus homogènes. D'autre part, la mortalité totale doit très probablement diminuer avec l'âge, les classes âgées vivant surtout hors des immersions les plus exploitées par les chalutiers.

Ces évaluations de la mortalité ont été assez profondément perturbées par les fluctuations saisonnières de la disponibilité de la population au niveau de la radiale. Par contre, ces variations de l'abondance montrent que les déplacements de la population ne peuvent se réduire à des migrations verticales perpendiculaires à la côte, fonction des saisons marines. Nous avons là encore des présomptions supplémentaires de l'existence de déplacement parallèles à la côte, en relation avec la ponte : diminution de l'abondance des classes en saisons chaudes au niveau de la radiale de Pointe-Noire, concentration des classes âgées devant Bas Kouilou sur les fonds de 10 à 12 mètres en octobre 1964.

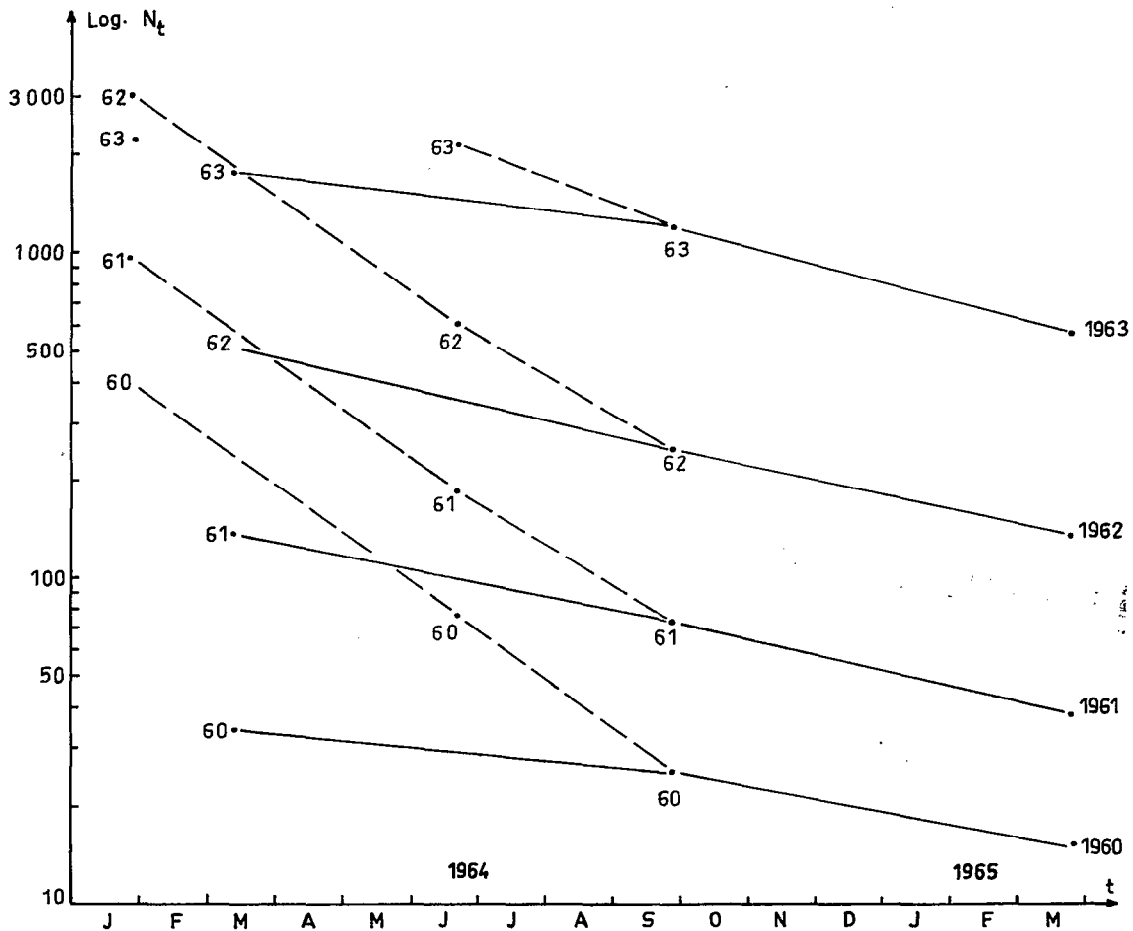


Fig. 15. — Diminution des indices des classes 1960, 1961, 1962, et 1963 (2 pontes groupées) d'une radiale à l'autre (radiales complètes).

7. CONCLUSIONS

Les *Pseudotolithus senegalensis* étudiés sont sensibles dans plusieurs domaines de leur biologie aux variations importantes que présente l'hydro-climat devant Pointe-Noire. L'incidence la plus intéressante réside sans doute dans la formation périodique sur les otolithes d'anneaux très comparables à ceux que l'on observe chez les poissons des mers tempérées. Ce phénomène a permis de décrire avec une certaine précision la croissance de l'espèce et d'observer dans le taux de croissance un changement brusque qui apparaît plus tôt chez les mâles que chez les femelles. Ce décalage entraîne, au-delà d'une taille seuil, une séparation par sexe des courbes de croissance.

La comparaison des résultats obtenus dans les diverses régions ouest-africaines où des études similaires ont été entreprises, met en lumière l'existence de variations appréciables entre les diverses courbes de croissance décrites. Déjà devant l'embouchure du Congo, à 80 milles au SSE de Pointe-Noire, les valeurs de K et de L_{∞} sont supérieures aux valeurs déterminées pour la population étudiée devant Pointe-Noire. Les évaluations déduites de l'analyse d'un échantillon recueilli au Ghana suggèrent une croissance différente de celle des individus vivant devant Pointe-Noire et nettement plus proche de celle de la population étudiée par A. R. LONGHURST

au Nigeria. On peut donc supposer qu'il existe plusieurs stocks, peut-être liés aux divers types de climat marin que l'on rencontre devant la côte de l'Afrique de l'ouest : régime d'alternance bien caractérisé au Congo et au Sénégal, régime d'alternance moins marqué de la Côte d'Ivoire et du Ghana, régime de permanence des eaux chaudes en Sierra Leone, Liberia et Nigeria-Cameroun. Des situations particulières peuvent encore exister à l'intérieur de ces divisions, tel le biotope de l'embouchure du Congo.

Plusieurs autres cycles comme celui de la ponte ou celui de l'évolution du facteur de condition peuvent se rattacher aux variations saisonnières du milieu. Il en est de même, quoique de façon plus lâche, pour l'écologie générale de l'espèce. A première vue les individus sont très tolérants vis-à-vis des variations de milieu : répartie de part et d'autre et dans la thermocline, l'espèce peut subir des variations importantes de température ou de salinité sans réagir de façon appréciable. Pourtant des observations plus fines résultant d'un échantillonnage systématique fonction de la profondeur, révèlent une répartition bathymétrique des classes d'âge ou de taille, nette surtout si l'on compare les individus jeunes et âgés. Des déplacements perpendiculaires à la côte ont lieu périodiquement et au moment de la ponte des mouvements parallèles s'y superposent : ils conduisent les reproducteurs vers les lieux de ponte que nous supposons se situer à de faibles immersions près des débouchés des fleuves ou des lagunes. Bien que nous n'ayons pas réussi à localiser directement la ponte, l'analyse des histogrammes et l'étude des courbes de prises (mortalité totale) sur la radiale et devant Bas Kouilou, l'analyse des prises par unité d'effort obtenues par les chalutiers devant Pointe-Noire et à l'embouchure du Congo, l'étude du cycle sexuel et du sex-ratio, toutes ces observations convergent pour conférer à cette hypothèse plus de poids qu'une simple présomption. Le même phénomène est d'ailleurs connu chez de nombreuses autres espèces de Sciaenidae.

Notre programme ne prévoyait pas initialement l'étude de la mortalité ; de ce fait les pyramides d'âge dont nous disposons portent sur un échantillonnage insuffisant ; aussi ne faut-il pas accorder une trop grande confiance aux résultats obtenus dans l'évaluation de la mortalité totale. Il est intéressant de noter cependant que ces chiffres sont comparables aux seules estimations déjà citées (A. R. LONGHURST 1964, 1) et s'accordent avec le taux de croissance observé.

* *

Nous n'avons pas tenté de dissocier la mortalité naturelle et celle due à la pêche. L'évaluation de l'effort de pêche n'a pas non plus été entreprise. Pourtant ces études ne sont pas indispensables pour avoir la conviction que la maille la plus couramment utilisée à Pointe-Noire comme sur la côte ouest-africaine (40-50 mm, étirée) est beaucoup trop petite. Des recherches sur la sélectivité ont montré que 50 % des *Pseudotolithus senegalensis* de 14 centimètres étaient retenus par une maille de 40 mm (F. BAUDIN-LAURENCIN, 1966) : un poisson de cette taille est âgé de 5 mois, pèse 20 grammes et n'atteindra la maturité sexuelle qu'un an plus tard. Heureusement, comme les très jeunes individus restent quelques temps cantonnés près de la côte, le recrutement par le chalut se produit généralement après l'âge de sélection. Dans d'autres régions, comme la Côte d'Ivoire, au climat marin plus chaud, les jeunes paraissent gagner plus tôt les immersions exploitées. C'est alors un leurre de penser que l'interdiction de pêcher dans la bande côtière comprise entre la côte et l'isobathe 20 mètres, interdiction édictée surtout dans le but de protéger les engins fixes utilisés par la pêche artisanale, suffira à conserver les stocks de *Pseudotolithus senegalensis* et des autres poissons benthiques. De plus, dans cette région où les périodes de ponte sont plus étalées, les gros individus exploitables se trouvent très souvent dans la zone côtière interdite.

Par ailleurs la diminution rapide des prises par unité d'effort montre le caractère urgent d'une législation propre à protéger les stocks. Pour s'en convaincre, il n'est que de comparer les histogrammes des prises en Côte d'Ivoire, à ceux obtenus au Congo où le nombre de bateaux est limité par le manque de débouchés, pour constater les effets d'une telle exploitation. Le

problème est connu depuis longtemps, en Côte d'Ivoire notamment où une certaine limitation est imposée à la flotille de chalutiers ; pourtant la législation existante se révèle insuffisante : la baisse des rendements et la disparition progressive des individus de tailles grosse et moyenne, incitent la majorité des patrons à aller pêcher dans d'autres eaux.

Il devient donc de plus en plus nécessaire pour les pays riverains du Golfe de Guinée d'adopter une législation commune réglementant la taille des mailles et limitant la puissance des flotilles, si l'on ne veut pas que l'exploitation ne s'arrête d'elle-même par manque de rentabilité. Dans les pays où la pêche est encore jugulée par le manque de débouchés, une réglementation ne devrait pas susciter trop de difficultés : l'effort de pêche y est naturellement limité et une augmentation de la taille de la maille n'amènerait pas une baisse exagérée des rendements, les poissons de petite taille étant déjà rejetés à cause de leur très faible valeur commerciale. Dans d'autres pays où la demande, beaucoup plus forte, porte sur toutes les tailles, une réglementation adéquate serait plus difficile à appliquer.

A. R. LONGHURST (1964, 1) et E. O. BAYAGBONA (1966) estiment qu'une maille de 75 mm serait plus convenable, compte tenu des difficultés inhérentes à une pêcherie portant sur un grand nombre d'espèces de tailles différentes et de la nécessité de stabiliser les rendements à un niveau convenable à la fois pour les stocks et l'économie. Notre étude n'est pas suffisamment avancée pour définir une taille de maille et un effort de pêche appropriés.

BIBLIOGRAPHIE

- ANON, 1962. — Federal Fisheries Service, Nigeria. *Qual. Res. Report* (october to december 1961).
- , 1963. — Federal Fisheries Service, Nigeria. *Qual. Res. Report* (april to october 1963).
- BAUDIN-LAURENCIN (F.), 1967. — Sélectivité des chaluts et variations nycthémerales des rendements dans la région de Pointe-Noire. (*Cahiers ORSTOM sér. Océanogr., vol. V, n° 1: 85-121.*
- BAYAGBONA (E. O.), 1963. — Biometric study of two species of *Pseudotolithus* from the Lagos trawling grounds. *Bull. Inst. franç. Afr. Noire, sér. A. 25* : 238-264.
- , 1965. — Population dynamics : Sampling the Lagos Trawler croaker landings. Overfishing in Lagos ; proposed cure. Federal Fisheries Service of Nigeria. *Research report 2* : 8-32.
- BERRIT (G. R.) et TROADEC (J.-P.), 1960. — Richesse en phytoplancton des eaux côtières de la région de Pointe-Noire. *Document du Centre ORSTOM de Pointe-Noire n° 84* : 1-23 (multigr.).
- et DONGUY (J.-R.), 1964. — La petite saison chaude dans la région orientale du Golfe de Guinée. *Cahiers océanogr. CCOEC-16, (8)* : 657-672.
- BEVERTON (R. J. H.) and HOLT (S. J.), 1957. — On the dynamics of exploited fish populations. *Fishery Inv. London. Ser. 2-19* ; 1-533.
- COLLIGNON (J.), 1957. — Les Bars (*Otolithus*), leur pêche. *Colloque CCTA/CSA, Luanda, O.C.W. (40)*, 9 p. (multigr.).
- , 1960. — Contribution à la connaissance des *Otolithus* des côtes d'Afrique Équatoriale. *Bull. Inst. Étud. Centraf. N. S. 19-20* : 55-84.
- GROSNIER (A.), 1963. — Les crevettes commercialisables du plateau continental dans la région de Pointe-Noire. *Document du Centre ORSTOM de Pointe-Noire n° 194* : 1-6 (dactylo).
- DENNIS-COOPER (A.), 1961. — Studies on Cassava Fish (*Otolithus senegalensis*) : growth rates correlated with food. *CCTA/CSA Meeting-Lagos.*

- DURAND (J. R.), 1967. — Étude des poissons benthiques du plateau continental congolais : 3^e partie : Les poissons benthiques du plateau continental congolais. Étude de la répartition, de l'abondance et des variations saisonnières. *Cah. ORSTOM*, sér. Océanogr., vol. V, n^o 2, p. 3-68.
- EZIUZO (E. N. C.), 1963. — The identification of otoliths from West African demersal Fish. *Bull. Inst. fr. Afr. Noire*, sér. A 25 : 488-512.
- GULLAND (J. A.), 1962. — Manual of methods of fish population analysis. *FAO Fish Biol. tech. Pap.* (40) : 1-64.
- LAMOTTE (M.), 1948. — Introduction à la biologie quantitative. Masson et C^{ie}. Paris : 1-369.
- LONGHURST (A. R.), 1963. — The bionomics of the Fisheries Resources of the Eastern Tropical Atlantic : *Col. Off. Fish. Pubs.* 20 : 1-66.
- , 1964, 1. — Bionomics of the Sciaenidae of tropical West Africa. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 29, 1 : 93-114.
- , 1964, 2. — The coastal Oceanography of Western Nigeria. *Bull. Inst. franç. Afr. Noire*, sér. A. 26, 2 : 337-402.
- , 1965. — A survey of the Fish Resources of the Eastern Gulf of Guinea. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 29, 3 : 302-334.
- , 1966. — Synopsis of biological data on west african croakers (*Pseudotolithus typus*, *P. senegalensis* and *P. elongatus*). *FAO-Fish Synopsis*, n^o 35 : 1-43.
- LOWE (R. H.), 1962. — The fishes of the British Guiana continental shelf... with notes on their natural history. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 44 (301) : 669-700.
- MAYRAT (A.), 1959. — Nouvelle méthode pour l'étude comparée d'une croissance relative dans deux échantillons. *Bull. Inst. franç. Afr. Noire*, 21, 1 : 21-59.
- PARKER (R. R.) and LARKIN (P. A.), 1959. — A concept of growth in Fishes. *J. Fish. Res. Bd. of Canada*, 16 (5) : 721-745.
- POINSARD (F.), 1966. — La pêche au chalut à Pointe-Noire. Document du Centre ORSTOM de Pointe-Noire, n^o 334 : 1-20 (multigr.).
- et TROADEC (J.-P.), 1966. — Détermination de l'âge par la lecture des otolithes chez deux espèces de Sciaenidae ouest africains (*Pseudotolithus senegalensis* C. et V. et *Pseudotolithus typus* Blkr.). *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 30, 3 : 291-307.
- et, 1967. — Étude des poissons benthiques du plateau continental congolais : 1^{re} partie : La radiale de Pointe-Noire (Le programme d'observations et sa réalisation. Le milieu physique). *Cahiers ORSTOM*, sér. océanogr., vol. V, n^o 1, pp. 69-84.
- VINCENT-CUAZ (L.), (sans indication de date). — Le régime hydrologique côtier dahoméen. *Centre d'études des pêches*, Cotonou (Dahomey).