

## CROISSANCE DU THON ALBACORE (*THUNNUS ALBACARES*) EN OCEAN ATLANTIQUE ESTIMEE PAR MARQUAGES

par

François Xavier Bard<sup>1</sup>, Claire Chabanet<sup>2</sup> et Nathalie Caouder<sup>2</sup>

### RESUME

*L'albacore de l'Océan Atlantique Oriental présente une croissance particulière comportant une strophe de croissance lente suivie d'une strophe de croissance rapide. On utilise le jeu de données de marquage-recapture les plus récentes pour tenter un ajustement à un modèle unique de Richards-Nelder. Les résultats permettent de proposer une loi de croissance pour la phase recrutée de l'albacore. Au prix de quelques hypothèses, on présente un modèle complet de la croissance de l'albacore en Atlantique.*

**Mots-clés:** *Albacore, Thunnus albacares, Croissance, Marquage.*

### SUMMARY

*Eastern tropical Atlantic yellowfin tuna exhibit characteristic growth including a slow growth stanza followed by a fast growth stanza. The most recent tagging-recovery data are used for fitting to a single Richards-Nelder model. Results lead to the proposal of a growth curve for the recruited phase of yellowfin tuna. With some additional hypotheses, a general model for Atlantic yellowfin growth is proposed.*

**Key-Words:** *Yellowfin, Thunnus albacares, Growth, Tagging.*

### RESUMEN

*El rabil del Atlántico este muestra un crecimiento peculiar que incluye una etapa de crecimiento lento seguida de otra de crecimiento rápido. Se utiliza el conjunto de datos más recientes de marcado-recaptura para intentar el ajuste a un modelo único de Richards-Nelder. Los*

<sup>1</sup>Centre de Recherches Océanographiques, B.P. V 18, Abidjan, Côte d'Ivoire.

<sup>2</sup>CNRZ-INRA, Domaine de Vilvert 78350, Jouy en Josas, France.

*resultados permiten proponer una ley de crecimiento para la fase de rabil reclutada. Con algunas hipótesis adicionales, se presenta un modelo completo del crecimiento del rabil del Atlántico.*

**Palabras clave:** Rabil, *Thunnus albacares*, Crecimiento, Mercado.

## 1. INTRODUCTION

La croissance du thon albacore (*T. albacares*) en Océan Atlantique Oriental a fait l'objet de nombreux travaux, utilisant les données des pêcheries qui se sont succédées de 1950 à 1990. Le recrutement de l'albacore s'y produit à la taille de 35-40 cm (soit 1 à 1.5 kg environ). Divers engins de pêche, canne, senne, palangre exploitent successivement ces albacores jusqu'à une taille maximale de 180 cm (soit 110 kg environ). L'examen des fréquences de taille joint à l'analyse des premiers marquages effectués de 1971 à 1976 a permis de mettre en évidence l'existence d'une stance\* dite de "croissance lente" des petits individus, suivie d'une stance de "croissance rapide" des grands individus. Différents auteurs ont travaillé sur le sujet. Une synthèse de ces travaux est faite par Cayré *et al.* (1988).

La stance de croissance lente a été modélisée par une droite pour les petits albacores mesurant entre 35 et 65 cm. Les auteurs cités par Cayré *et al.* (1988) la définissent comme une croissance linéaire au taux moyen de 1.4 à 1.5 cm/mois. pour des petits albacore dans une gamme de taille allant de 35 cm à 65/70 cm. Toutefois la limite supérieure n'a jamais été déterminée avec certitude.

La stance de croissance rapide, pour les grands albacores a été observée sur une gamme de taille allant de 65 à 150 cm. Cette croissance peut être modélisée par une courbe de Von Bertalanffy, dont les paramètres ont été déterminés par diverses méthodes, utilisant les marquages, l'analyse des fréquences de taille, la lecture de coupes d'épines dorsales. Les courbes de croissance résultantes sont en majorité parallèles et ne diffèrent que par le coefficient du temps absolu proposé par leurs auteurs. Toutefois, une extrapolation pour la gamme de taille 150-180 cm reste nécessaire dans tous les cas.

En combinant les deux stances de croissance ainsi mises en évidence, on obtient un modèle de croissance de l'albacore en Est Atlantique dit "composite". Mais ce modèle composite présente alors l'inconvénient d'un raccordement, à rupture de pente, dont l'interprétation biologique reste douteuse. De plus, nombre de données de marquage-recapture demeurent inutilisées (Bard 1984b).

Un modèle décrit par une équation unique à au moins quatre paramètres présentant une inflexion pour une longueur voisine de 65 cm semblerait préférable. C'est ce type de modèle que nous avons tenté d'ajuster en utilisant l'ensemble des résultats des marquages-recaptures disponibles pour tout l'Atlantique.

---

\* Dans la majorité des travaux sur la croissance de l'albacore cités on emploie les termes "Phase" de croissance lente, et "Phase" de croissance rapide. En fait il semble plus correct d'utiliser le terme "stance" (de croissance), selon Teissier (1936). Le terme "phase" est alors réservé pour désigner la "phase recrutée" et la "phase non recrutée". Par la suite, les tailles considérées sont des longueurs à la fourche (fork length, en anglais).

## 2. DONNÉES

Cette analyse utilise un fichier de marquage-recaptures d'albacores de l'Atlantique constitué sur 1951-1990. Outre les données provenant de l'Océan Atlantique Oriental qui ont servi aux analyses citées, il y est inclus les quelques résultats des marquages YYP et des données de marquages de l'Ouest Atlantique provenant surtout des marquages effectués par des pêcheurs sportifs des USA (Bard 1989).

Le fichier total comporte 1212 enregistrements de marquages-recaptures, 437 ne comportent pas de mesure de longueur à la recapture, 61 ne comportent pas de détails suffisants sur le temps de liberté. Il reste 714 références utilisables pour l'étude de la croissance.

Mais il convient d'éliminer aussi les recaptures obtenues à très court terme avant un temps minimal, nécessaire pour que l'animal récupère du choc de la capture et du marquage. En suivant en cela Fonteneau (1980), le temps à la mer minimal pour ces études de croissance de l'albacore a été fixé à 30 jours. On élimine ainsi 242 enregistrements.

Ceci ramène le nombre de marquages-recaptures utilisables à 472. On dispose donc d'un triplet de données:

- la longueur au marquage noté L1,
- la longueur à la recapture noté L2,
- temps de liberté en mer, noté Dt (Delta t).

Toutefois la qualité des mesures des longueurs au marquage et à la recapture est variable. Il faut distinguer deux cas:

Le meilleur cas est celui où le poisson a été mesuré au marquage et à la recapture par des scientifiques qualifiés.

L'autre cas est celui où l'une au moins des deux mesures n'a été qu'estimée par des personnes de bonne volonté (pêcheurs sportifs pour les marquages, dockers pour les recaptures, etc). Le nombre de triplets affectés par ces défauts est de 99.

Nous avons donc constitué deux jeux de triplets: l'un est dit optimal et ne comporte donc que les longueurs parfaitement mesurées. Il y a 373 triplets. Le second jeu, dit médiocre, comprend l'ensemble des données, soit 472 triplets. Les tailles au marquage et à la recapture pour ces deux jeux sont portés sous forme d'histogrammes en figures 1 et 2.

Il convient de noter qu'il existe dans ces jeux de données diverses sources d'hétérogénéité, à savoir:

- Les aires océaniques. Jusqu'à une date récente, on distinguait deux stocks d'albacore en Océan Atlantique, l'un à l'ouest et l'autre à l'est. Il se trouve que l'essentiel des données de marquage-recapture, surtout celles de bonne qualité, provient de l'Atlantique Oriental. Toutefois des résultats récents montrent qu'il existe des mélanges réguliers entre ces deux stocks et plus particulièrement dans les zones de reproduction sur l'Equateur (Bard et

Scott, ce volume). En admettant qu'il y ait là un brassage suffisant, on pourra donc considérer que les caractéristiques génétiques de la croissance sont celles d'une population unique d'albacore atlantique.

- Il est possible que les taux de croissance varient d'une année sur l'autre, particulièrement en ce qui concerne les jeunes poissons où des phénomènes de croissance dépendante de la densité pourraient exister lors de l'apparition de cohortes particulièrement abondantes (ou à l'inverse pour des cohortes très faibles). Or il apparaît que les effectifs des marquages et recaptures ont beaucoup varié selon les années. Ainsi le tableau 1 montre la ventilation par années des marquages de bonne qualité. On voit que la disparité des effectifs rend difficiles les comparaisons systématiques inter-cohortes.
- Il est vraisemblable qu'il existe un dimorphisme sexuel de la croissance, au-delà de la maturité sexuelle qui apparaît à 110 cm environ. Les femelles ne dépassent que très rarement la taille de 160 cm. Ce qui paraît s'expliquer par un taux de croissance réduit. Les mâles, pour leur part, continuent à grandir jusqu'à 180 cm environ (Bard et Capisano, ce volume). Or malheureusement le sexe des grands individus recapturés n'a été que très rarement déterminé.

Enfin nous avons utilisé aussi, pour comparaison, un jeu de 239 données de marquage-recaptures de patudo (*T. obesus*) constitué dans les mêmes conditions que ceux de l'albacore. En effet les albacores et les patudos en question ont été marqués en même temps en Atlantique Oriental (Bard 1989). Les tailles au marquage et à la recapture, les temps de liberté, sont similaires. Mais la croissance du patudo ne présente pas de stase de croissance lente. Le recours aux données sur le patudo permet donc de tester la modélisation.

#### 4. CHOIX D'UN MODELE

##### 4.1. L'accélération de la croissance

Sur la base des études menées jusqu'à 1984, l'existence de la stase de croissance ralentie ne fait guère de doute pour les petits poissons. Il ne fait également aucun doute qu'il existe une stase de croissance rapide, de type Von Bertalanffy. Toutefois l'utilisation de deux modèles mathématiques différents se traduit par un raccordement à rupture de pente aux environs de 65/70 cm. Ce qui implique une accélération brutale de la croissance. Ceci ne paraît pas très vraisemblable, au plan biologique en particulier. Par ailleurs, deux faits étayent l'hypothèse d'une accélération progressive de la croissance entre ces deux stases:

- Un travail d'analyse mensuelle des fréquences de taille collectées de 1980 à 1988, présenté par Capisano et Fonteneau (ce volume) permet de mettre en évidence de façon nette la progression modale des cohortes pêchées en

Atlantique oriental de 1980 à 1988. Or on y observe nettement une accélération progressive du taux de croissance pour la gamme de tailles allant de 50 à 80 cm environ.

- On peut mettre en évidence cette accélération sur la base des marquages. On sélectionne un jeu de marquages-recaptures pour des temps à la mer compris entre 30 jours (inclus) et 90 jours (exclus). Ceci est une approximation du taux de croissance instantané en fonction de la taille au marquage (figure 3). On constate que le taux de croissance est constant entre 35 et 55 cm, puis s'accroît progressivement au-delà. Ce résultat avait été masqué dans les travaux précédents, de Bard (1984a) et Miyabe (1984), par l'usage de regroupement des données de taille au marquage par classes de 5 en 5 cm.

#### 4.2. Un modèle unique de croissance

Toutes ces considérations ont amené à rechercher un modèle de courbe sigmoïde présentant une inflexion pour des tailles situées au voisinage de 65/70 cm. Un modèle gouverné par 4 paramètres semble convenable. Le modèle de Richards (1959), qui est aussi celui de Nelder (1961, 1962), aux notations près, semble convenir. Cette équation, avec la notation de Nelder, s'écrit:

$$L=L_{\infty} \{[1+(n.b).exp^{-k.t}]^{-1/n}\} \text{ Equation (1)}$$

avec  $L_{\infty}$ ,  $n$ ,  $k$ ,  $b$  étant les paramètres,  
 $t$  le temps et  $L$  la longueur, les variables.

La signification des paramètres est alors la suivante:

$L_{\infty}$  est la longueur infinie, ou asymptotique,  
 $k$  est le coefficient de saturation de la partie droite de la courbe,  $b$  est le facteur de temps absolu,  $n$  gouverne le point d'inflexion.

Pour des valeurs particulières de  $n = -1$ ,  $n=1$  et  $n=0$ , ce modèle devient les modèles de Von Bertalanffy, logistique, et de Gompertz respectivement. La notation du modèle de Richards (1959), qui utilise un coefficient  $m$ , se retrouve en posant:

$$n = 1-m.$$

L'équation telle que présentée convient pour décrire une croissance en longueur en fonction du temps absolu, mais ne permet pas d'utiliser les données des marquages, où l'on connaît seulement la longueur au marquage  $L_1$ , la longueur à la recapture  $L_2$  et le temps à la mer  $Dt$ .

On doit transformer cette équation. Ceci s'écrit alors:

$$L_2 = L_{\infty} \{ [ 1 - (1 - (L_1/L_{\infty})^{-n}) \cdot \exp(-kDt) ]^{(-1/n)} \}$$

Equation (2) qui sera le modèle initial utilisé.

#### 4.3. Représentations graphiques

On note que  $b$ , paramètre du temps absolu, disparaît. Une fois les paramètres déterminés, dans une métrique de temps relatif, le paramètre  $b$  se calculera par référence à une taille minimale  $L_0$  de recrutement selon l'équation:

$$b = \{ [(L_0/L_{\infty})^{-n}] - 1 \} / n$$

Ceci permet de calculer et de tracer les figures représentant la taille du poisson en fonction du temps selon l'équation 1. La taille minimale de recrutement choisie est  $L_0 = 35$  cm.

Enfin, au-delà des représentations graphiques des ajustements et des résidus qui dérivent directement du logiciel d'ajustement utilisé (ce qui n'est pas simple puisqu'il faut le faire dans trois dimensions), il est commode de disposer d'une représentation approchée classique dite "en balai". Pour ce faire on représente chaque marquage-recapture en portant la taille au marquage sur la courbe en admettant que l'âge du poisson est exactement celui qui correspond à la taille observée. Cet âge se calcule par l'équation réciproque de l'équation 1, à savoir:

$$t = (-1/k) \cdot \{ \ln [ 1 / (n \cdot b) \cdot ( ((L_{\infty}/L)^n) - 1 ) ] \}$$

( $\ln$  est le logarithme népérien).

On trace alors une droite jusqu'au point correspondant aux coordonnées exactes du point représentant la recapture, soit  $t + Dt$ ,  $L_2$ . Pour clarifier la figure on peut ne reporter que le point correspondant à la recapture, mais le calcul de  $t + Dt$  reste le même.

## 5. METHODES D'AJUSTEMENT

### 5.1. Logiciel utilisé

L'ajustement du modèle aux données a été fait selon un algorithme de Marquardt en utilisant le logiciel S.N.L. développé par l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA, France; Bouvier *et al.* (1989), décrit par Huet et Messeau (1989). Le critère d'ajustement est le maximum de vraisemblance.

On a procédé en plusieurs temps. L'utilisation du jeu de données optimales, soit 373 triplets  $L_1$ ,  $L_2$ ,  $Dt$ , a permis d'examiner en détail les résidus et la validité

des paramètres calculés. Pour comparaison nous avons également fait des ajustements sur le jeu de données de marquage-recaptures de patudo.

Par la suite, nous avons utilisé le jeu de données médiocre pour vérifier si les résultats étaient cohérents.

## 5.2. Ajustement sur les jeux de données réduits

Le logiciel utilisé produit pour les paramètres recherchés les valeurs estimées des paramètres associées à des estimations des écarts-types qui donnent une indication de la précision des paramètres.

Un premier essai sur le jeu de données optimales donne les chiffres suivants:

Valeurs estimées des paramètres	Estimation de l'écart-type
$L_{\infty} = 1426.3$ en mm,	58.0
$k = 3.04$ en années $-1$ ,	0.97
$n = 6.35$	2.18

L'examen de la structure des résidus en fonction du L2 ajusté montre que ceux-ci vont croissants. C'est également vrai pour le patudo. Ceci suggère donc la nécessité de modéliser la variance. D'autre part avec cette paramétrisation les paramètres  $k$  et  $n$  sont très corrélés, ce qui peut être à la source de problèmes de convergence (figure 4). On a donc procédé à une reparamétrisation du modèle qui devient:

$$L2 = L_{\infty} \{ [1 + ((L1/L_{\infty})^{-n} - 1) \cdot \exp^{(k' \cdot n \cdot Dt)}]^{(-1/n)} \}$$

Equation (3)

Avec  $-k$  de l'équation (1) qui devient  $k' \cdot n$

La variance  $V$  est proportionnelle à l'espérance à la puissance 3, soit donc:

$$V = \sigma^2 * f^3 \text{ où } f \text{ désigne l'espérance de } L2$$

Un ajustement avec les trois paramètres libres  $L_{\infty}$ ,  $n$ ,  $k'$  donne les estimations suivantes:

Valeurs estimées des paramètres	Estimation des Ecart-types
Albacore	
$L_{\infty} = 1325.4$	80.52
$k' = -0.47$	0.01
$n = 13.71$	14.12

## Patudo

$L_{\infty} =$	1243.3	174.5
$k' =$	- 0.52	0.06
$n =$	2.88	1.79

La structure croissante des résidus en fonction de  $L_2$  a été diminuée de façon satisfaisante pour l'albacore, et même supprimée pour le patudo. On constate qu'il n'existe apparemment pas de risques de minima locaux, en représentant les isocontours de vraisemblance dans les trois plans définis par les paramètres (figure 5).

Si l'on compare à la paramétrisation précédente on constate que les estimations des paramètres sont voisines des précédentes. (On rappelle que  $-k = kn'$ ). La représentation des courbes de croissances que l'on en déduit est portée en figure 6. On constate qu'il n'y a que très peu de différences avec la précédente estimation.

Il avait été argumenté (Fonteneau 1990) que les tailles intermédiaires prédites par la courbe de Richards-Nelder étaient surestimées. L'usage de la représentation "en balai" (figure 7 a,b) montre que ceci est peu probable. On considère donc que nous disposons là de la meilleure paramétrisation possible avec le jeu de données optimales.

### 5.3. Ajustement au jeu de données médiocre

En utilisant le même modèle, avec modélisation de la variance donc, on obtient les estimations suivantes:

Valeurs estimées des paramètres	Estimation de l'Ecart type	
$L_{\infty} =$	1341.0	76.77
$k' =$	-0.47	0.01
$n =$	10.99	8.28

Ces estimations des paramètres sont très voisines de celles obtenues sur le jeu de données optimales. Ceci se vérifie sur la figure 6. Il n'y a donc apparemment pas de biais introduit par l'adjonction des données de qualité moindre. Une représentation "en balai" (figure 8 a,b) ne montre aucune différence notable avec la paramétrisation sur le jeu de données optimales.

### 5.4. Validité biologique des résultats

Ces divers essais d'ajustements sont cohérents, mais pas encore totalement satisfaisants. En effet:

Les fortes valeurs de  $n$  (bien qu'affectées d'un écart-type important) indiquent l'existence d'une stase de croissance lente suivie d'une inflexion bien marquée, puis d'une accélération de la croissance. En revanche, les faibles valeurs de la longueur infinie, toutes inférieures à 150 cm, ne sont pas vraisemblables, puisque

les grands albacores atteignent couramment 170 cm. Ceci ramène à une querelle classique (Knight 1968). En fait, ce défaut de l'ajustement pourrait s'expliquer par deux raisons:

- La distribution des tailles recapturées n'est pas uniforme et on note le faible nombre de grands poissons plus longs que 150 cm (figures 1 et 2).
- La divergence des taux de croissance entre mâles et femelles au delà de 110 cm, requerrait deux modèles différents. Mais faute de données de recaptures par sexe pour les grandes tailles, il n'est pas encore possible de faire ces calculs.

Ceci a conduit à faire des ajustements en forçant le paramètre  $L_{\infty}$  à des valeurs biologiquement vraisemblables, de 180 cm à 200 cm, tailles des plus grands albacores observés, pour tester si l'hypothèse d'un paramètre  $L_{\infty}$  biologiquement vraisemblable est acceptable pour ces modèles.

On a appliqué le premier modèle (équation 2) sur le jeu de données optimales. On a appliqué le second modèle (équation 3) au le jeu de données médiocres. On obtient alors les estimations suivantes:

Jeu de données optimales avec  $L_{\infty}$  fixé à 1800 mm.

Valeurs estimées des paramètres	Estimation des Ecart-types
k = -1.22	0.18
n = 2.33	0.50

Jeu de données médiocres avec  $L_{\infty}$  fixé a 2000 mm.

k' = -0.48	0.02
n = 3.49	1.18

Ces modèles à deux paramètres libres ont été testés par rapport aux modèles correspondants à trois paramètres, par l'usage du rapport des vraisemblances à comparer avec un CHI 2.

L'hypothèse de  $L_{\infty} = 1800$  mm ou de  $L_{\infty} = 2000$  mm est rejetée dans les deux cas. Il s'agit donc de modèles différents au sens statistique strict. Toutefois le tracé des courbes correspondantes (figure 6) est très voisin pour la gamme de taille 35-130cm. Il semble donc que l'on ne puisse pas aller plus loin en matière d'ajustement du modèle de Richards-Nelder aux données de marquage-recaptures disponibles.

## 6. DISCUSSION

### 6.1. Validité des données de marquage

L'emploi de données de marquage pour modéliser la croissance peut être affecté par différents biais classiques si la croissance et le comportement des poissons marqués sont différents du reste de la population. Nous ne le discuterons pas au plan général. Un cas particulier à l'albacore de l'Atlantique Oriental est que la vulnérabilité aux engins de pêche est variable en fonction de la taille du poisson. Les tailles intermédiaires (de 60 à 110 cm environ) sont moins vulnérables que les petits ou gros individus. On pourrait penser alors que des individus à croissance plus lente (pour diverses raisons: génétique, etc...) restent plus longtemps vulnérables en tant que petits individus et leurs recaptures plus nombreuses accentueraient d'autant plus la stance de croissance lente. L'examen des résidus des ajustements et les représentations approchées des figures 7 et 8 ne montrent pas toutefois une telle tendance. A l'inverse même Fonteneau (1990) argue que la modélisation par la courbe de Richards Nelder aurait tendance à sous-estimer la durée de la stance de croissance lente, soit donc que les albacores recapturés aux tailles intermédiaires ont grandi plus vite que prévu.

### 6.2. Courbe de croissance moyenne

Le calcul et le tracé des diverses courbes de croissance sur la base des paramètres estimés montre en fait que pour les tailles variant de 35 à 130 cm les tracés de toutes les courbes de croissance selon le modèle de Richards-Nelder sont très proches. C'est ce que montrent la tableau 2 et la figure 6. Mais si l'on compare au modèle composite, on constate une différence. Pour des âges relatifs inférieurs à 1.5 ans (en métrique de 0 années, 35 cm). Le modèle prédit une croissance plus rapide que ce qui était antérieurement accepté. Au-delà, les diverses courbes sont parallèles. Mais selon le modèle de Richards-Nelder, la durée de la stance de croissance lente est plus courte d'un trimestre environ.

Par ailleurs l'extrapolation d'une courbe moyenne au-delà de 130 cm reste nécessaire. Rappelons que les études précédentes, en particulier par examen des croissances modales, (Le Guen et Sakagawa 1973) comportaient une extrapolation au-delà de 150 cm. Le problème de la croissance différentielle selon les sexes, non encore résolu, doit être également gardé à l'esprit. Dans ces conditions l'usage d'une courbe de Richards-Nelder comportant un  $L_{\infty}$  forcé à 180 cm constitue actuellement la modélisation la plus raisonnable de la croissance de l'albacore en Atlantique (tableau 2).

### 6.3. Variabilité intercohorte

Comme déjà précisé la disparité des effectifs de marquages-recaptures entre les années rend malaisées les comparaisons systématiques intercohorte. On a tenté de vérifier l'existence d'une différence entre les stances de croissance lente pour les

années 1980 et 1981, où ces effectifs sont les plus importants (tableau 1). Les résultats ne sont pas probants. Faute de disposer de données de marquage en quantité suffisante d'une cohorte à l'autre, les jeux de données ont été constitués en confondant les années. Les effectifs de chaque cohorte de recaptures ne sont pas égaux et ceci pourrait affecter les valeurs moyennes des paramètres ainsi calculées.

#### 6.4. Validité géographique

La stance de croissance lente comportant une accélération ainsi mise en évidence existe-t-elle chez d'autres populations d'albacores?

Gaertner et Pagavino (ce volume) ont mis en évidence une phase de croissance lente des jeunes albacores en Mer Caraïbe. L'examen de leurs données laisse penser que l'inflexion existe également.

Une étude de Wild (1986) sur la croissance de l'albacore du Pacifique oriental, par lecture des otolithes, indique que:

"les équations de croissance (de l'albacore) tirée des fréquences de taille de toutes les régions océaniques (du Pacifique) incluent aussi des points d'inflexion dès que la contrainte de l'ajustement des données à une courbe de Von Bertalanffy est supprimée".

La courbe de croissance moyenne selon le modèle de Richards-Nelder calculée par Wild est aussi portée en figure 6. On constate l'existence d'une stance de croissance lente, mais plus réduite que celle de l'Atlantique. C'est aussi une conclusion de Fonteneau (1990).

La constance d'une stance de croissance lente suivie d'une inflexion, puis d'une stance de croissance rapide semble donc bien une caractéristique de l'espèce *Thunnus albacares* et non un phénomène écologique propre au Golfe de Guinée, comme on en avait fait l'hypothèse à l'origine.

#### 6.5. Application au patudo

Comme il a été noté ci-dessus, nous avons utilisé à titre de comparaison un jeu de données de marquage de patudo. Ceci a permis de vérifier la pertinence de la modélisation. Mais on rencontre le problème d'une longueur infinie vraisemblable. Par ailleurs, puisque a priori le patudo suit une loi de croissance de Von Bertalanffy (soit donc  $n=-1$ ), on peut chercher à vérifier si la paramétrisation permet d'accepter cette hypothèse. Les résultats ne sont pas probants, car le modèle ne converge pas pour  $k'$ ,  $L_{\infty}$  libres et  $n=-1$ . D'autres considérations théoriques peuvent être faites. Ceci pourrait être repris lors d'une étude spécifique sur le patudo.

#### 6.6. Pertinence du modèle de Richards-Nelder

Les différents essais d'ajustement au modèle de Richards-Nelder se heurtent à l'absence de recaptures en nombre suffisant de grands albacores. Des essais d'ajus-

tements similaires effectués avec les données sur le patudo se heurtent au même problème, pour la même raison. Parrack et Phares (1979) ont aussi rencontré ce problème pour des marquage-recaptures de thon rouge (*Thunnus thynnus*).

Mais par ailleurs, l'ajustement de données de marquage à un modèle de Von Bertalanffy permet d'obtenir des valeurs de la longueur infinie vraisemblables. C'est ce qui avait été fait pour l'albacore en utilisant seulement le jeu des 53 albacores marqués et recapturés à plus de 65 cm. (tableau 1; Bard 1984 a,b). C'est également vrai pour le patudo, (Cayré *et al.*, *op. cit.*) et le thon rouge (*supra*).

On arrive à une double conclusion sur l'emploi des données de marquage-recaptures pour déterminer la croissance des thons:

Il est possible qu'il existe une légère inflexion de la croissance chez les jeunes de diverses espèces de thons. Et la courbe de Richards-Nelder permet bien de la modéliser. Le cas de l'albacore semble le plus marqué toutefois. En revanche, en l'absence d'un nombre significatif de grands poissons recapturés, cette même courbe modélise mal le paramètre Longueur infinie. A l'inverse l'usage d'une courbe de Von Bertalanffy comme modèle permet de déterminer plus aisément (mais pas toujours; voir Laurs et Wetherall 1981) des valeurs vraisemblables pour la longueur asymptotique. Mais alors la mise en évidence d'une éventuelle inflexion disparaît... Ne faut-il pas chercher à modéliser la croissance des thons avec des courbes à 5 paramètres?

#### 6.7. Age absolu

Chez l'albacore la phase non recrutée est peu connue. Or il est nécessaire de savoir sa durée moyenne pour fixer l'âge absolu de l'albacore. Seule, semble-t-il, la détermination de l'âge d'individus par la méthode des accroissements journaliers des otolithes pourrait résoudre le problème. Wild (1986) a ainsi déterminé l'âge de nombreux albacores du Pacifique. Aucune lecture directe de l'âge de petits albacores n'a été faite en Atlantique. Cependant si l'on considère que l'espèce *Thunnus albacares* est la même dans les trois grands océans tropicaux, on peut utiliser à titre d'hypothèse un travail récent de lecture d'otolithes effectués sur de très petits albacores pêchés sous des "payaos", aux îles Philippines (*fide* Suzuki, *com. pers.*). Ce travail montre l'existence d'une stase de croissance ralentie entre 35 et 60 cm environ, et surtout l'existence d'une *première stase de croissance très rapide* pour les albacores de 15 à 35 cm environ. On peut alors admettre que les albacores juvéniles de moins de 35 cm grandissent très vite. Ainsi un albacore de 35 cm serait âgé en moyenne de 120 jours environ, un albacore de 40 cm de 180 jours.

Une telle croissance très rapide des juvéniles semble de règle chez les thonidés. On peut ainsi citer en Méditerranée le cas du germon (*T. alalunga*), et du thon rouge (*T. thynnus*) (Arena 1979, 1980).

Si l'on transpose aux albacores de l'Atlantique, le recrutement des petits albacores dans le fond du Golfe de Guinée se ferait à l'âge d'environ 3 à 6 mois. Ce recrutement a lieu en juin-juillet principalement (Fonteneau 1980). Or la principale période de ponte de l'albacore en atlantique oriental, sur l'équateur, a lieu d'octobre à mars (Bard et Capisano, ce volume). Il semble qu'il n'y ait qu'une seule cohorte principale recrutée annuellement. Le délai correspond bien, et cu-

rieusement on pourrait fixer la date de naissance moyenne de l'albacore de l'Est Atlantique au 1<sup>er</sup> janvier de l'année de son recrutement!

## 7. CONCLUSION

L'usage d'un modèle de croissance à inflexion dit de Richards-Nelder permet de décrire de façon satisfaisante la croissance de l'albacore en Atlantique pour la gamme de taille 35 à 130 cm. Cette modélisation par une courbe unique permet de prendre en compte 101 valeurs de marquage/recaptures jusqu'à présent inutilisées, et ce justement pour les plus longs intervalles de temps à la mer. Ceci constitue donc un progrès sensible.

L'inflexion est telle que le taux de croissance des petits albacores de 35 à 55 cm est faible. Mais ce qui a été appelé une "croissance étrange" et qui constitue la stance de croissance lente de l'albacore ne dure pas autant que ce que l'on considérerait par le passé. Donc la stance de croissance lente dure un trimestre de moins environ. Ceci peut avoir des conséquences sur les taux d'exploitation déduits des analyses de cohortes. Enfin, il est possible que ce type de croissance soit une caractéristique de l'espèce, avec des modulations selon les océans toutefois.

Une autre conclusion est que tant que l'on ne disposera pas de données de marquage-recapture de grands poissons en quantité substantielle, avec identification du sexe, il ne sera pas possible de modéliser parfaitement la croissance de l'albacore.

La seule alternative serait la lecture directe de l'âge sur les pièces dures. En particulier par la lecture des accroissements journaliers des otolithes. L'examen par les soins de A. Wild de 9 otolithes d'albacores marqués à la tétracycline en Atlantique (1980-1981) suggère que cette lecture y est possible.

La figure 9 représente la courbe de croissance de l'albacore atlantique, telle que nous la proposons.

## 8. LITTERATURE CITEE

- Arena, P., 1979. Aspects biologiques et comportements des concentrations génétiques du thon rouge en Méditerranée. Actes Coll. CNEXO 8: 53-57.
- Arena, P., 1980. Risultati preliminari di studi sull' eta, l'accrescimento e la prima maturita sessuale dell'alalunga *Thunnus alalunga* (Bonn., 1788) del Tirreno. Memorie di Biologia e di Oceanografia, Vol. X (3): 71-81.
- Bard, F. X., 1984a. Croissance de l'albacore (*Thunnus albacares*) atlantique d'après les données des marquages. ICCAT Rec. Doc. Sci. XX(1): 104-116.
- Bard, F. X., 1984b. Aspect de la croissance de l'albacore Est-Atlantique (*Thunnus albacares*) à partir des marquages. ICCAT Rec. Doc. Sci. XXI(2): 108-114.

- Bard, F. X., 1989. Etat des marquages recaptures d'albacore (*Thunnus albacares*) en Océan Atlantique. ICCAT Rec. Doc. Sci. XXX(1): 131-137.
- Bard, F. X. et C. Capisano, 1991. Actualisation des connaissances sur la reproduction de l'albacore (*Thunnus albacares*) en Océan Atlantique. Ce volume.
- Bard, F. X. et E. L. Scott, 1991. Sept traversées transatlantiques d'albacores marqués. Thons migrateurs ou sédentaires? Ce volume.
- Bouvier, A., C. Chabanet et S. Huet, 1989. Logiciel SNL. Institut National de Recherche Agronomique, INRA, Jouy en Josas, France.
- Capisano, C. et A. Fonteneau, 1991. Analyse des fréquences de longueur, du sex-ratio et des zones de reproduction de l'albacore, *Thunnus albacares*, de l'Atlantique. Ce volume.
- Cayré, P., J. B. Amon Kothias, J. M. Stretta et T. Diouf, 1988. Chapitre 6. Biologie des thons. In: Ressources, pêche et biologie des thonidés tropicaux de l'Atlantique Centre-Est. Fonteneau et Marcille Eds. FAO Doc. Tech. Pêches, 292, Chap. 6:157-268.
- Fonteneau, A., 1980. Croissance de l'albacore (*Thunnus albacares*) de l'Atlantique Est. ICCAT Rec. Doc. Sci. IX (1):152-168.
- Fonteneau, A., 1990. A Comparative Study of Yellowfin Tuna in the Eastern Pacific and in the Eastern Atlantic. ICCAT SCRS/90/61, 81p.
- Gaertner, D., and M. Pagavino, 1991. Observations sur la croissance de l'albacore, *Thunnus albacares*, dans l'Atlantique Ouest. Ce volume.
- Huet, S. and A. Messeau, 1989. NL A Statistical Package for General Nonlinear Regression Problems. Compstat 986:326-331.
- Knight, W. R., 1968. Asymptotic Growth, An Example of Nonsense Disguised as Mathematics. J. Fish. Res. Bd. Canada 25(6):1303-1307.
- Laurs, M. and J. Wetherall, 1981. Growth rates of North Pacific albacore (*T. alalunga*) based on tag returns. U.S. Fish. Bull. 79(2):293-301.
- Le Guen, J. C. and G. T. Sakagawa, 1973. Apparent Growth of Yellowfin Tuna from the Eastern Atlantic Ocean. Fish. Bull. NOAA/NMFS, 71:175-187.
- Miyabe, N., 1984. On the Growth of Yellowfin and Bigeye Tuna Estimated from the Tagging Results. ICCAT Col. Vol. Sci. Pap., XX(1):117-122.

- Nelder, J. A., 1961. The Fitting of a Generalization of the Logistic Curve. *Biometrics*, 17:89-110.
- Nelder, J. A., 1962. An Alternative Form of a Generalized Logistic Equation. *Biometrics*, 18:614-616.
- Parrack, M. L., and P. L. Phares, 1979. Aspects of the Growth of Atlantic Bluefin Tuna Determined from Mark-Recapture Data. ICCAT Col. Vol. Sci. Pap. VIII(2):356-366.
- Richards, F. J., 1959. A Flexible Growth Function for Empirical Use. *J. Exper. Botany* 10(2):290-300.
- Teissier, G., 1936. Les lois quantitatives de la croissance. *Annales Physiologie et Physicochimie biologiques* 12.
- Wild, A., 1986. Growth of Yellowfin Tuna *T. albacares* in the Eastern Pacific Ocean Based on Otolith Increments. *IATTC Bull.*, 18 (6):423-482.

Tableau 1. Effectifs du jeu optimal utilisables pour une étude de croissance classés par année de marquage, et trois classes de croissance, à savoir:

Classe 1 : albacores marqués et recapturés à moins de 65 cm

Classe 2 : albacores marqués à moins de 65 cm et repris  
à plus de 65 cm

Classe 3 : albacores marqués et recapturés à plus de 65 cm.

Les temps de liberté sont égaux ou supérieurs à 30 jours.

Table 1. Numbers of the optimum set which can be used in a growth study categorized by year of tagging, and three growth classes, which are:

Class 1: tagged and recovered yellowfin less than 65 cm

Class 2: yellowfin tagged at less than 65 cm and recovered at more than 65 cm.

Class 3: yellowfin tagged and recovered over 65 cm.

Time at liberty is equal to or over 30 days.

<i>ANNEE</i>	<i>CLASSE 1</i>	<i>CLASSE 2</i>	<i>CLASSE 3</i>	<i>TOTAL</i>
1971	2	3	3	8
1972	25	16	15	56
1973	9	9	8	26
1974	9	2	1	12
1975	2	2	2	6
1978	1	0	0	1
1980	39	15	1	55
1981	111	39	15	165
1982	1	0	0	1
1983	7	2	0	9
1984	4	3	0	7
1986	8	9	7	24
1987	1	1	1	3
<b>TOTAL</b>	<b>219</b>	<b>101</b>	<b>53</b>	<b>373</b>

Table 2. Longueur (en centimètres) en fonction d'âges relatifs en année de l'albacore atlantique selon les modèles décrits dans le texte. Valeurs pour le Pacifique Est portées à titre de comparaison.

Table 2. Length (in centimeters) according to relative age in year of Atlantic yellowfin according to the models described in the text. Values for the eastern Pacific are given for comparison.

Age relatif	Modèle Composite Nelder	Modèle Richards à 180 cm	Modèle Forcé L <sup>∞</sup> Wild	Pacifique Est
0	35	35	35	35
0.5	44	44	45	52
1	53	56	58	72
1.5	62	71	73	92
2	79	90	91	112
2.5	102	112	111	130
3	121	130	130	144
3.5	136	132	146	156
4	147	133	159	165
4.5	156	-	167	171
5	164	-	172	176
5.5	171	-	176	180
6	171	-	178	182

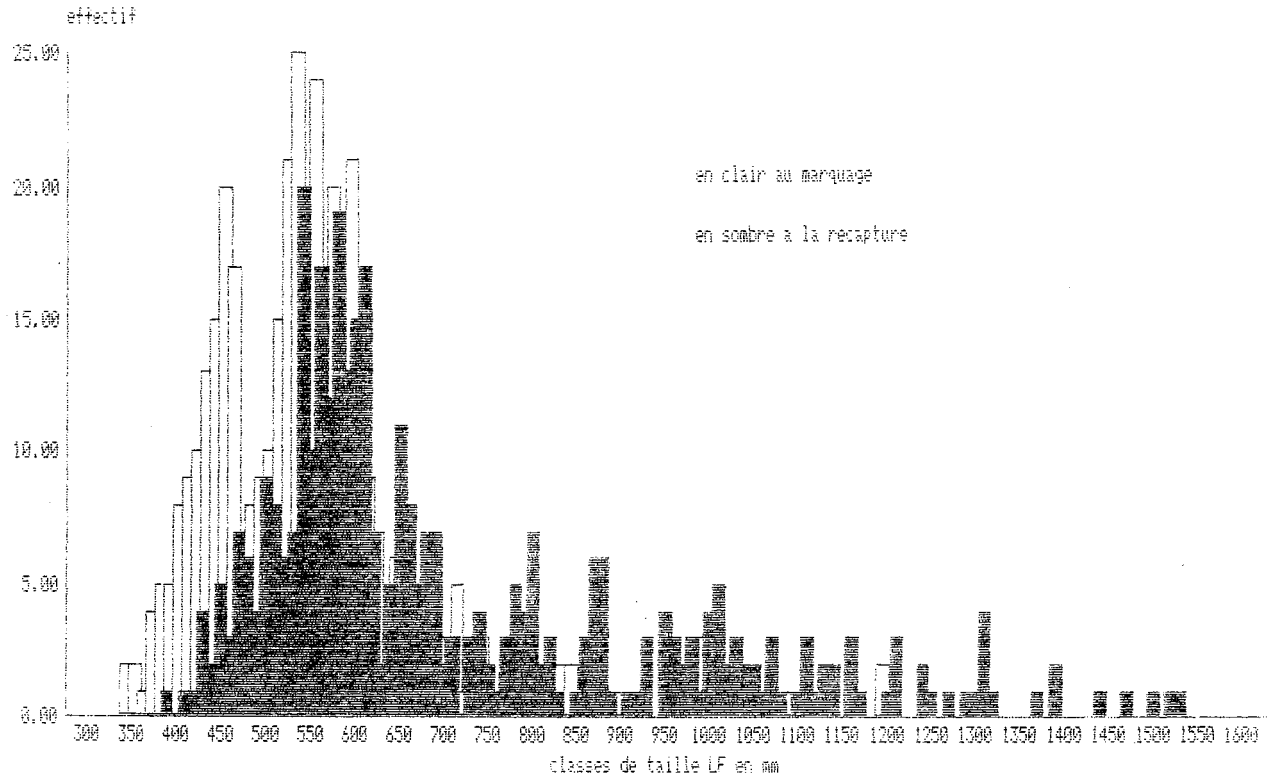


Fig. 1. Histogrammes des tailles d'albacores marqués puis recapturés. Jeu de données optimal. N=373.

Fig. 1. Histograms of sizes of yellowfin tagged and then recovered. Set of optimal data. N = 373.

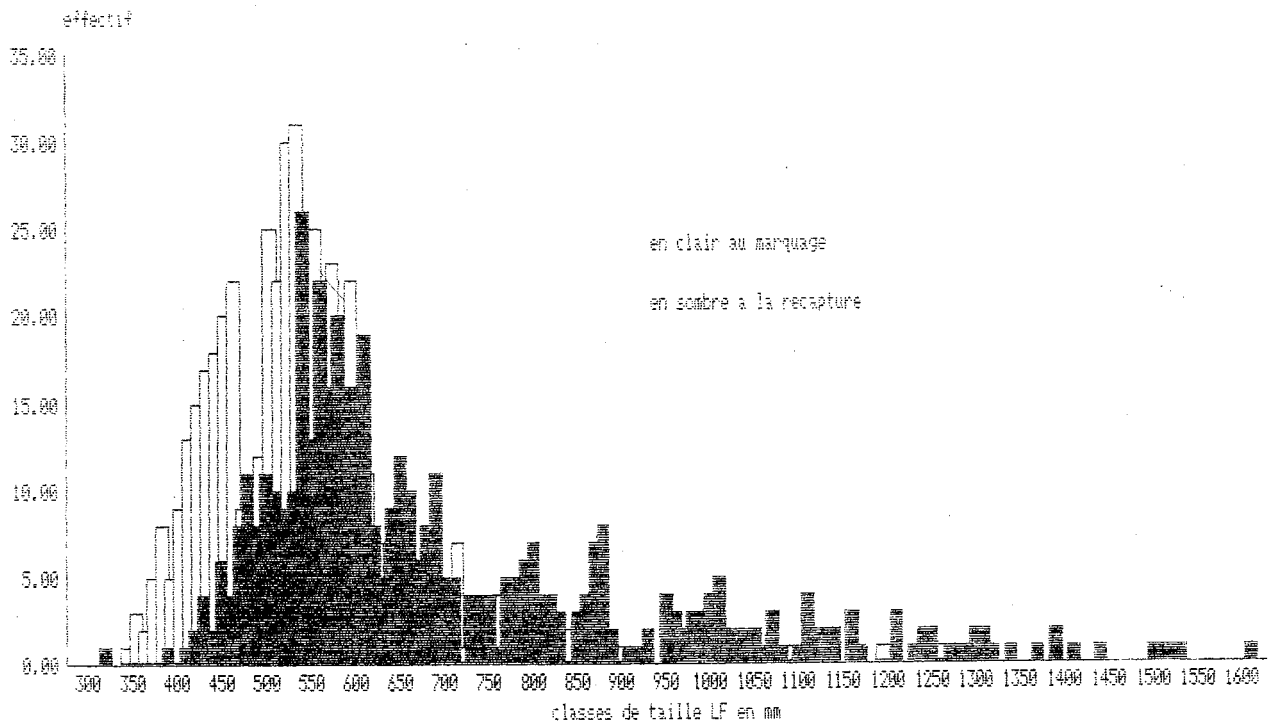


Fig. 2. Histogrammes des tailles d'albacores marqués puis recapturés. Jeu de données médiocre. N=472.

Fig. 2. Histograms of sizes of yellowfin tagged and then recovered. Set of poor data. N = 472.

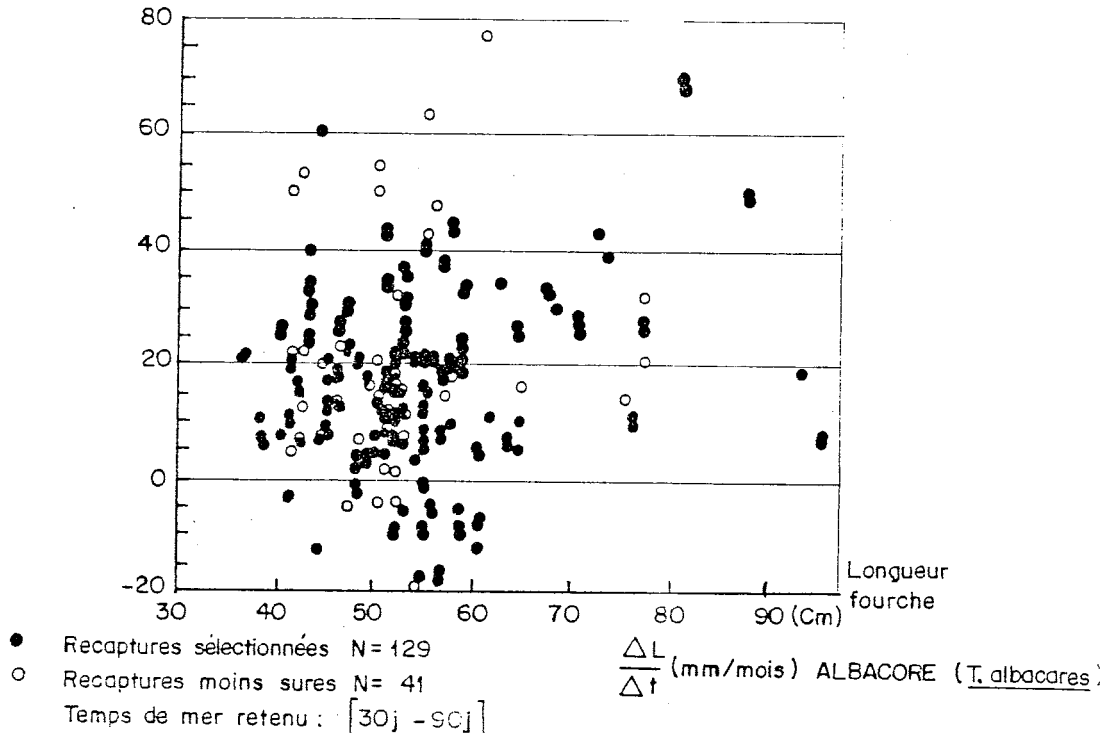


Fig. 3. Taux d'accroissement en longueur des albacores restés en liberté entre 30 et 90 jours, en fonction de la taille au marquage. On voit que ces taux de croissances s'accroissent progressivement au-delà de 55 cm environ.

Fig. 3. Growth rate in length of yellowfin remaining at liberty between 30 and 90 days, according to the size at tagging. It can be seen that these growth rates increase progressively beyond 55 cm.

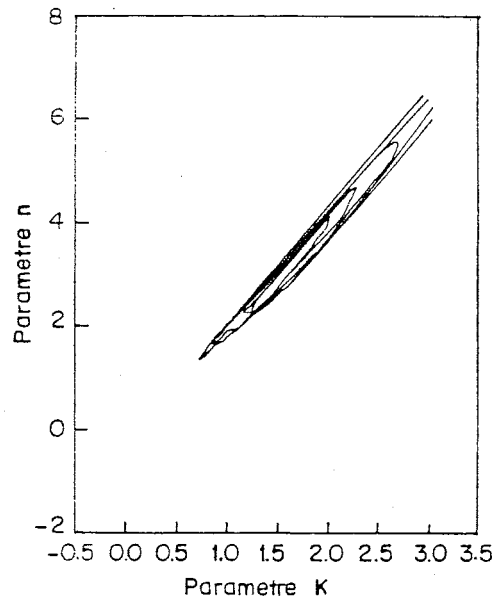


Fig. 4. Isocontours de vraisemblance dans le plan des paramètres n et k. Premier ajustement sur le jeu optimal. On constate que ces paramètres sont très fortement corrélés. Le modèle est modifié en conséquence (voir texte).

Fig. 4. Likelihood isoplethes in the plane of parameters n and k. First fitting on the optimal set. It is noted that these parameters are very highly correlated. The model was modified accordingly.

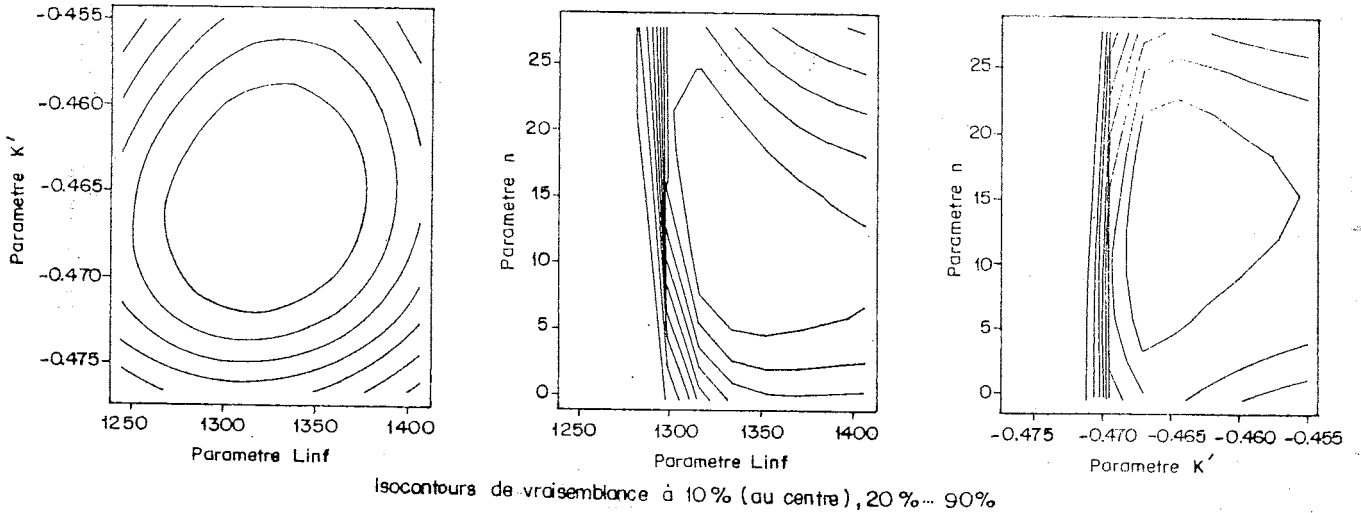


Fig. 5. Isocontours de vraisemblance dans les 3 plans définis par les trois paramètres  $n$ ,  $k'$ ,  $L^\infty$ . On constate qu'il n'y a pas a priori de minima locaux.

Fig. 5. Likelihood isopleths in the three planes defined by the parameters  $n$ ,  $k'$ ,  $L^\infty$ . It is shown that there are no "a priori" local minima.

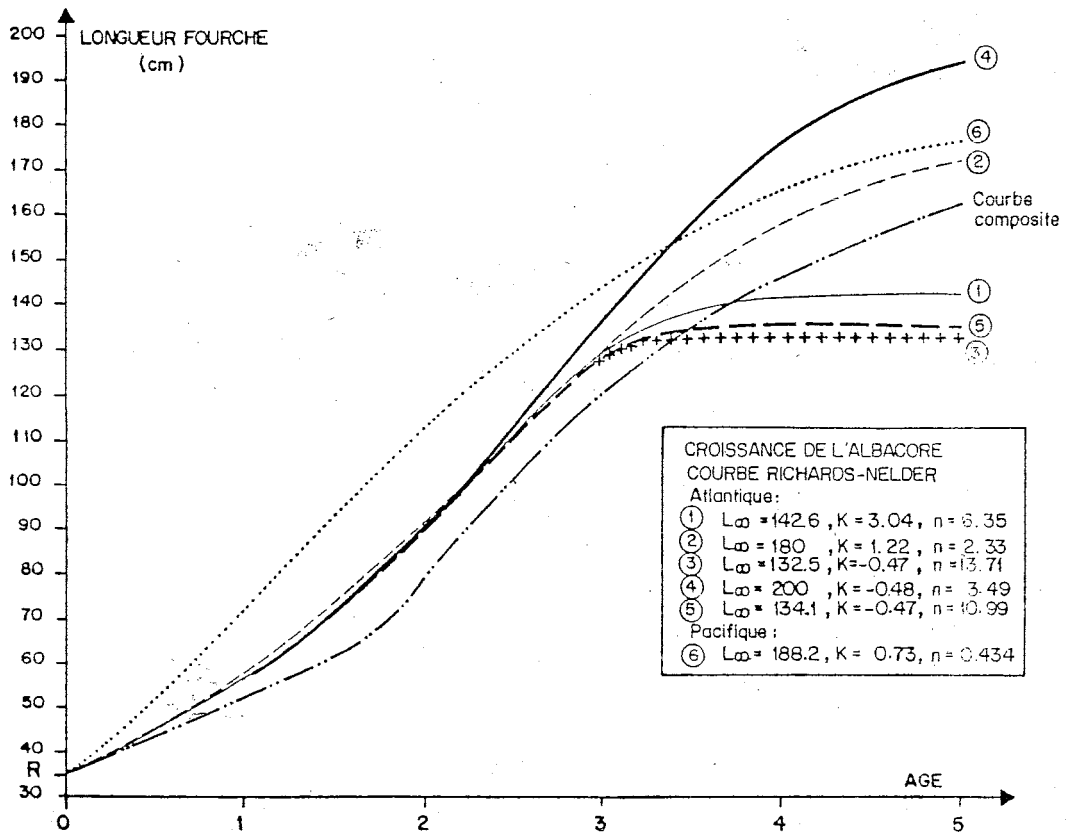


Fig. 6. Tracés, en temps relatif à compter de la taille de recrutement de 35 cm, des différentes courbes de croissances calculées pour l'albacore de l'Atlantique selon les différents modèles décrits dans le texte. Tracé de la courbe composite d'après les paramètres de Bard. Tracé pour comparaison de la croissance de l'albacore du Pacifique Est selon Wild.

Fig. 6. Yellowfin growth curve, calculated for the Atlantic, indexed to time of recruitment at size 35 cm, according to different models described in the text. Composite curve line from Bard's parameters. For comparison, growth curve of eastern Pacific yellowfin from Wild.

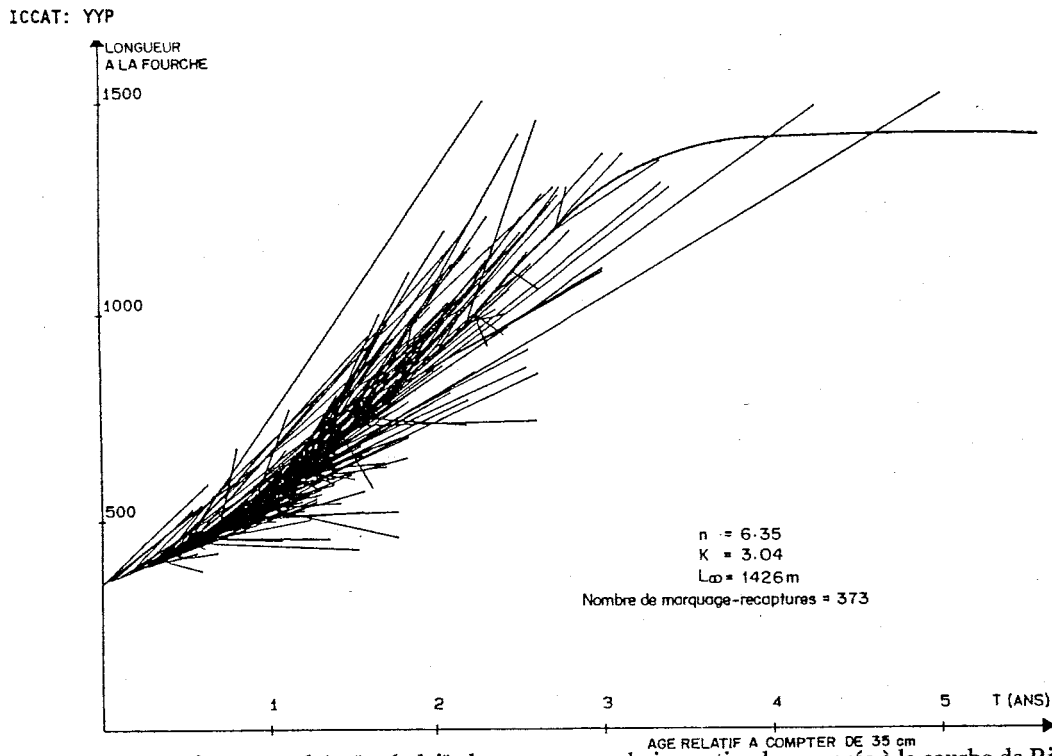


Fig. 7A. Representation approchée, "en balai", des marquages du jeu optimal comparés à la courbe de Richards-Nelder ajustée. On suppose donc que l'âge théorique au marquage correspond exactement à la taille observée.

Fig. 7A. Growth calculated from tag release/recapture data fitted to the Richards-Nelder adjusted curve. It is supposed therefore, that the theoretical age at tagging corresponds exactly to the size observed.

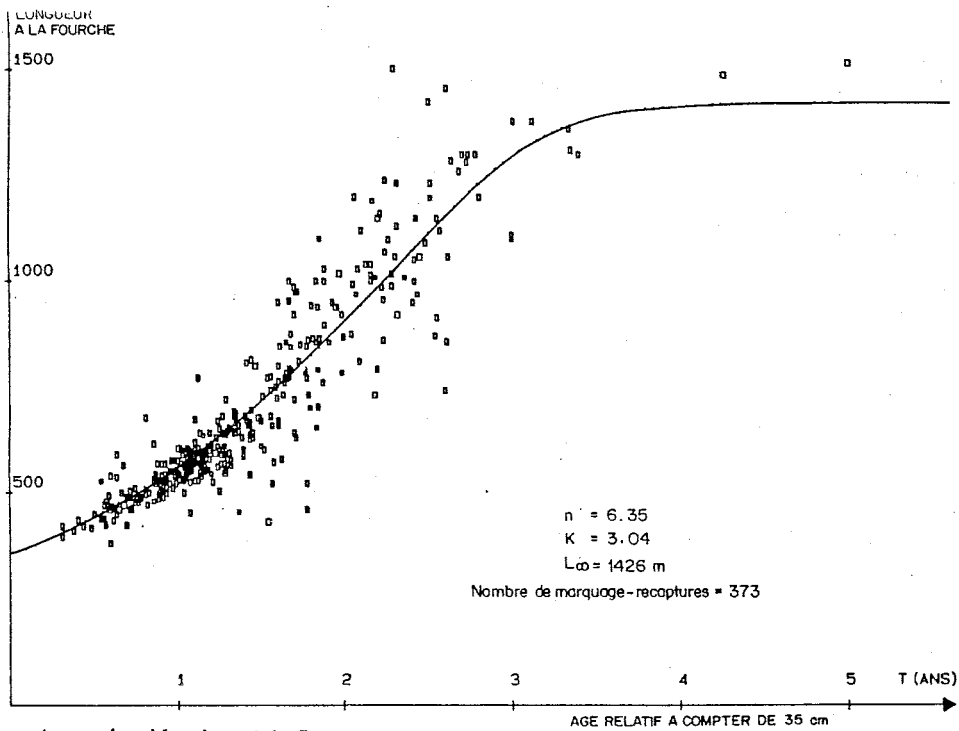


Fig. 7B. Représentation identique à la figure 7 A. Les segments de droite représentant le temps et la croissance sont omis pour plus de clarté.

Fig. 7B. Representation identical to Figure 7A. Growth lines in terms of time are omitted for clarity.

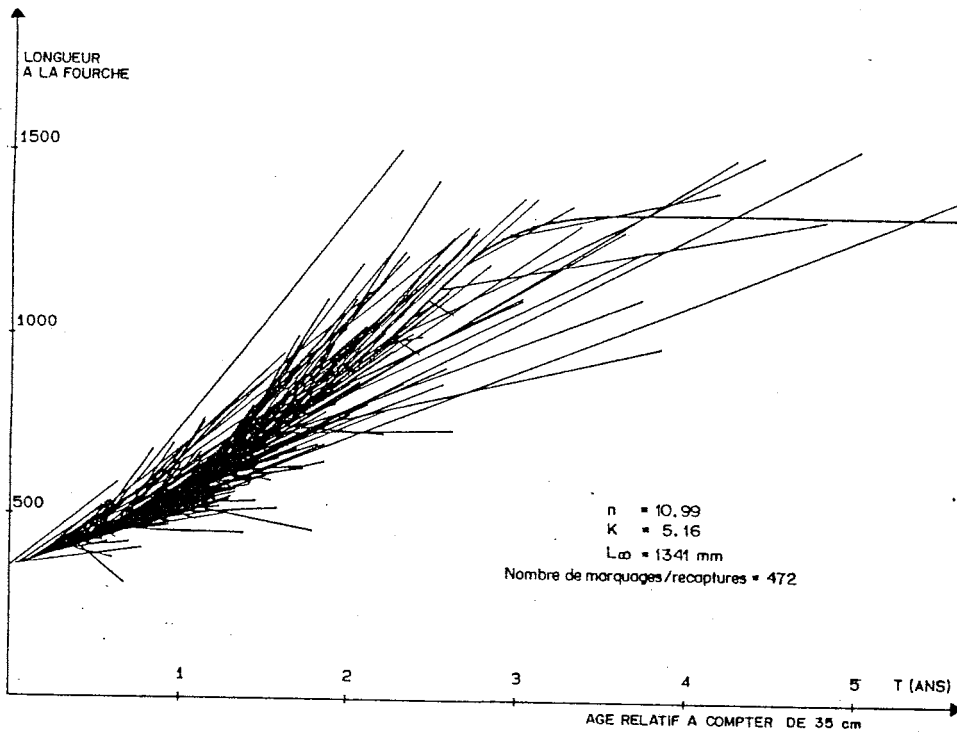


Fig. 8A. Représentation identique à la figure 7 A pour le jeu de données médiocres. N = 472.

Fig. 8A. Representation identical to Figure 7A for the set of poor data. N = 472.

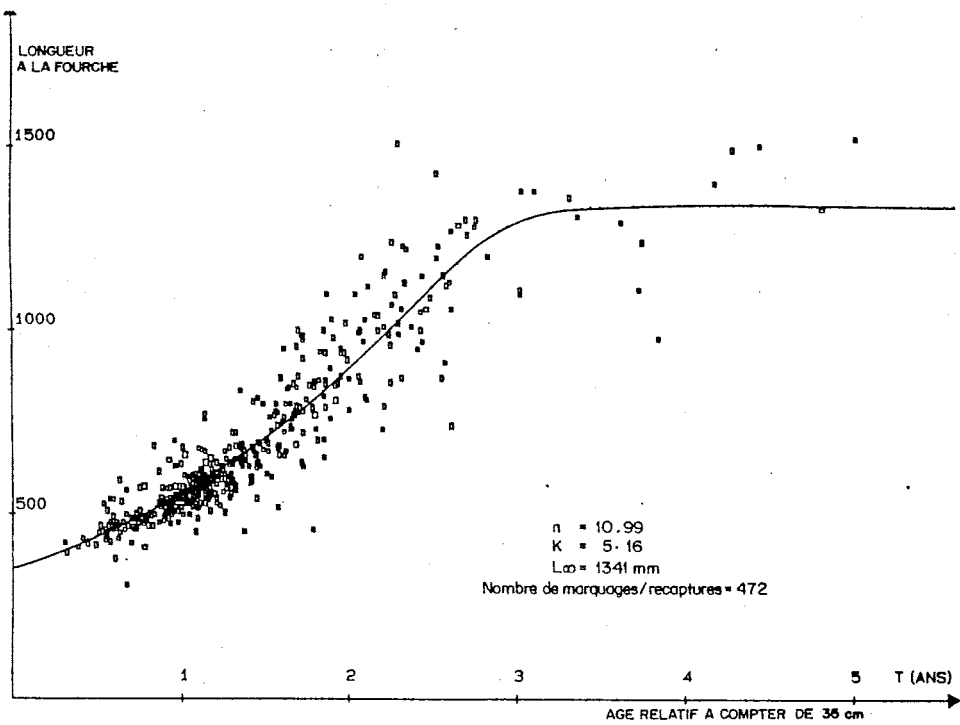


Fig. 8B. Représentation identique à la figure 8 A. Les segments de droite représentant le temps et la croissance sont omis pour plus de clarté.

Fig. 8B. Representation identical to Figure 8A. Growth lines in terms of time are omitted for clarity.

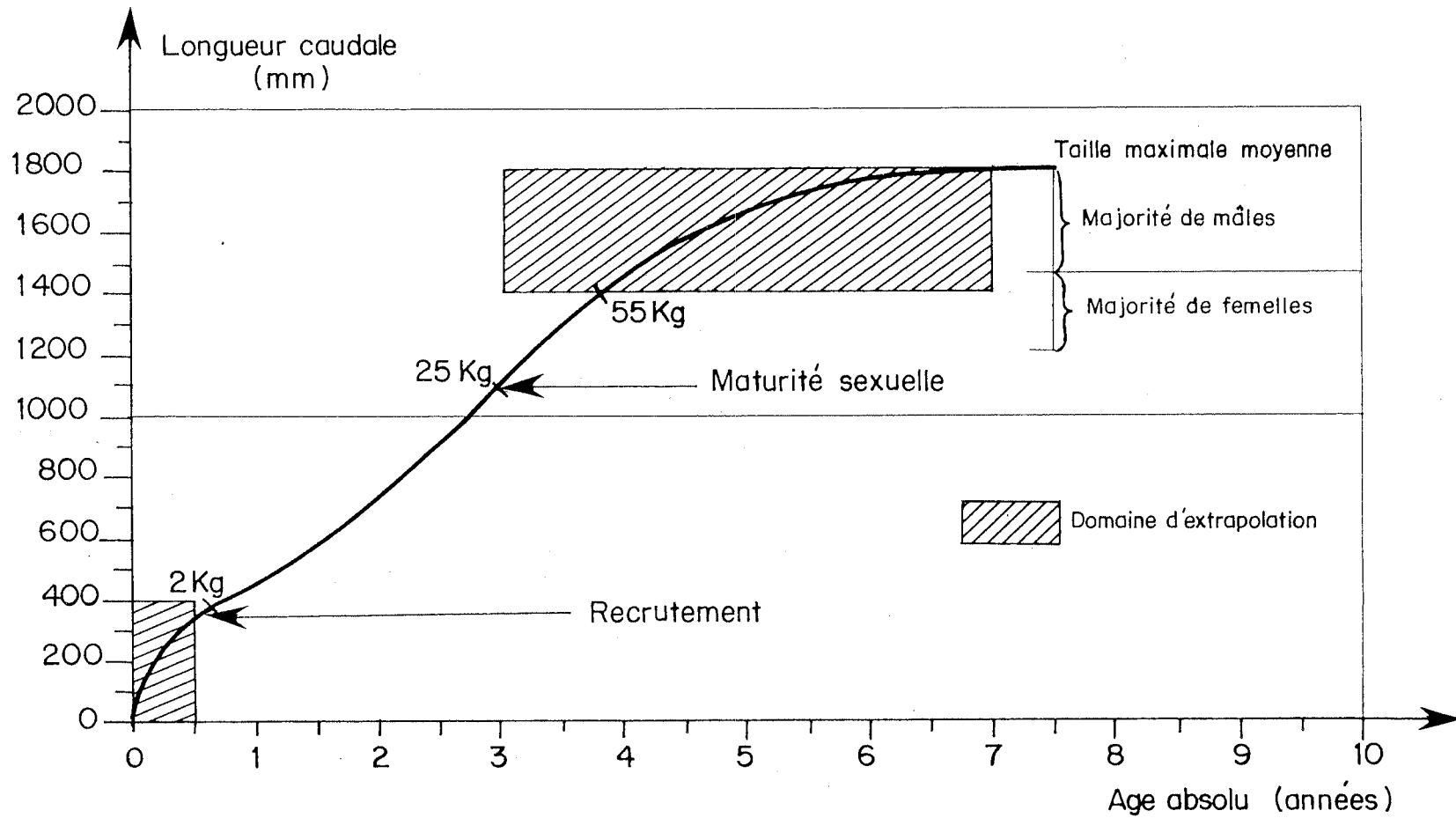


Fig. 9. Courbe de croissance en temps absolu de l'albacore de l'Océan Atlantique telle que proposée. Les parties hypothétiques sont représentées en grisé.  
 Fig. 9. Growth curve in absolute time of Atlantic yellowfin as proposed. The hypothetical parts are shaded.