

Croissance du Listao dans l'Atlantique Est

F.X. BARD

Centre de Recherches Océanographiques, B.P. V 18, Abidjan, Côte d'Ivoire

ET L. ANTOINE¹

Centre National pour l'Exploration des Océans (CNEXO), Centre Océanologique de Bretagne, Brest, France

La croissance du listao a été étudiée à partir des marquages effectués dans l'Atlantique est de 1980 à 1982. Ceci fournit les paramètres d'une équation de croissance du type Von Bertalanffy. Il apparaît que les poissons à croissance rapide migrent hors de la zone des pêcheries, tandis que ceux à croissance lente restent accessibles. Les poissons de la zone tropicale nord présentent aussi une croissance plus rapide que ceux de la zone équatoriale. Les courbes de croissance ajustées sur les données de marquage présentant des estimations de taille infinie (L_{∞}) inférieures aux tailles maximales observées dans les prises, les meilleures estimations du paramètre K ont été obtenues en fixant L_{∞} à 800 mm. La meilleure estimation de K pour la zone équatoriale est de $K = 0,322$ années, tandis que celle pour la zone tropicale nord est de $K = 0,601$ années. Enfin une interprétation des âges absolus suggère que les listao de 40 cm de longueur caudale auraient 1 an ou moins.

Growth of skipjack was studied from results of tagging conducted in the east Atlantic between 1980 and 1982. This supplied the parameters for a growth equation of the Von Bertalanffy type. It appears that fish with rapid growth migrate outside the area of the fishery, while those with slow growth remain available to it. Fish from the north tropical zone also show more rapid growth than those from the equatorial zone. Since the growth curves derived from tagging data resulted in smaller maximum lengths (L_{∞}) than those observed in some catches, the best estimates of growth rates were developed by estimating the best fit of K after fixing L_{∞} at 800 mm. This resulted in values of $K = 0.322$ for equatorial skipjack and $K = 0.601$ for those in the north temperate zone. An attempt to estimate absolute age suggested that skipjack of 40 cm FL were 1 year or less in age.

El crecimiento del listado se estudió a partir del resultado obtenido del marcado realizado de 1980 a 1982 en el Atlántico Este, que proporcionó los parámetros de una ecuación de crecimiento de tipo von Bertalanffy. Según parece, los peces con crecimiento rápido emigran del área de la pesquería, mientras que los de crecimiento lento permanecen accesibles a ésta. Los peces de la zona tropical Norte muestran un crecimiento más rápido que los de la zona ecuatorial. Dado que las curvas de crecimiento deducidas de los datos de marcado ajustados presentan estimaciones de tallas infinitas (L_{∞}) inferiores a las tallas máximas observadas en algunas capturas, las mejores estimaciones del parámetro K se obtuvieron ajustando L_{∞} a 800 mm. La mejor estimación de K para la zona ecuatorial es de $K = 0,322$ años⁻¹, mientras que la de la zona tropical norte es de $K = 0,601$ años⁻¹. Una interpretación de la edad absoluta sugiere que los listados de 40 cm de longitud horquilla tenían un año o menos de edad.

1. Introduction

La croissance du listao (*Katsuwonus pelamis*) en océan Atlantique est encore mal connue, et les courbes utilisées jusqu'à présent dans les modèles de dynamique de population dérivent essentiellement des travaux sur le listao de l'océan Pacifique. En particulier en Atlantique est, où s'effectue la majorité des captures, on hésitait entre une croissance "lente" et une croissance "rapide" (ORSTOM 1976).

Aussi lors du Programme Listao, l'importante série de marquages effectués cherchait entre autres à évaluer la croissance réelle du listao.

Ce sont donc les résultats des marquages, après sélection des données, qui sont essentiellement à la base des conclusions ici présentées. Ces marquages s'étalent sur les années 1980 à 1982, et les reprises sur les années 1980 à 1983. Les marquages ont été effectués par onze pays, dont huit en Atlantique est (Table 1 et Fig. 1). En fait, l'essentiel concerne des listaos marqués et repris en Atlantique est. De plus, aucune recapture transatlantique n'a eu lieu. La suite de cet exposé se réfère donc au listao de l'est atlantique, d'où le titre.

Enfin, il faut rappeler que les marquages ne permettent pas de conclure sur l'âge absolu, et donc on a fait appel à des techniques de lecture de pièces dures pour tenter de recalibrer les courbes de croissances relatives déduites des marquages.

Table 1. Résumé des expériences de marquage de listaos en Atlantique est (1980-1982). En Atlantique ouest, le Brésil, Cuba et les USA ont marqué respectivement 52, 591 et 1412 listaos.

Pays	Année	Mois de marquage	Nombre marqué	Nombre repris	
				<30 jours	<30 jours
Cap Vert	1981	10	2672	48	19
	1982	10	4551	704	25
Côte d'Ivoire	1980	8, 9, 12	195	1	10
	1981	4, 5	909	16	46
Corée	1981	10	175	0	1
	1982	5, 6	170	1	5
Japon	1980	8, 9	5976	64	284
	1981	7, 8	7000	83	606
Espagne (Canaries)	1980	6, 7	437	69	41
	1981	7, 10	701	59	56
	1982	8	1829	103	179
Sénégal	1980	5, 7-8	229	6	1
	1981	10	1391	131	28
	1982	6, 7	2794	735	193
Portugal (Açores)	1981	7	11	0	0
	1982	7	92	3	0
URSS	1980	11, 12	119	?	3
	1981	11, 12	874	?	3

¹ Adresse actuelle: Centre Océanologique du Pacifique, B.P. 7004 Taravao, Tahiti (Polynésie Française).

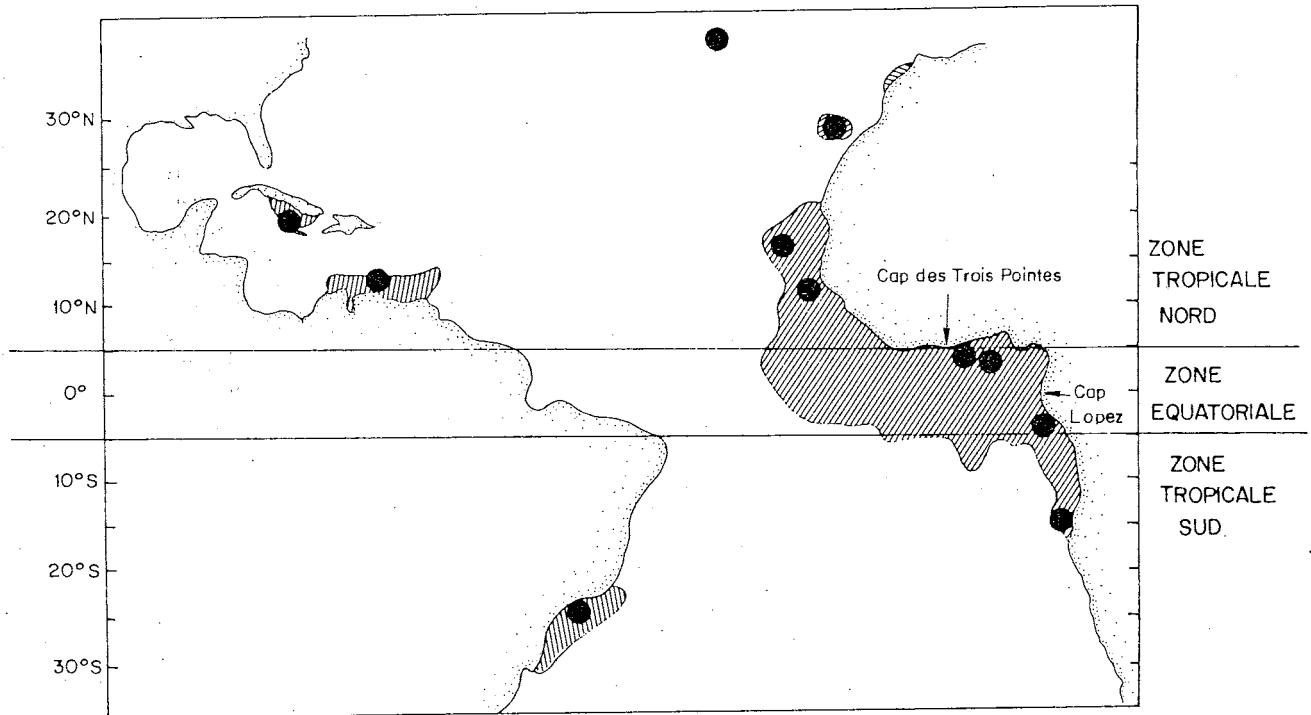


Figure 1. Zones de pêches actuelles des listaos en Océan Atlantique (hachures). Les positions centrales des marquages effectués sont portées par des cercles noirs correspondant aux pays suivants. En Atlantique est, du nord au sud: Portugal (Açores), Espagne (Canaries), Cap-Vert, Sénégal, Corée, Japon, Côte d'Ivoire, URSS. En Atlantique ouest, du nord au sud: Cuba, USA, Brésil.

2. Matériel et Méthodes

2.1 MARQUAGES ET MESURES

Quels que soient les opérateurs, les marquages ont été effectués par les mêmes méthodes grâce à la coordination de la Commission pour la Conservation des Thonidés de l'Atlantique (ICCAT). Les listaos et des jeunes albacores (*Thunnus albacares*) ou patudo (*Thunnus obesus*) étaient marqués par la technique dite de la "canne et appât vivant", avec une marque à dard de vinyl. Les poissons sont ainsi remis à l'eau très vite avec un dommage minimum. Pendant l'opération de marquage les thons sont mesurés grâce à une réglette peinte sur les côtés du berceau de marquage. La mesure est faite au centimètre près, généralement par défaut.

A la recapture les listaos étaient mesurés au centimètre, voire au millimètre près par défaut lorsque le manipulateur était un scientifique. Toutefois de nombreux poissons n'ont été mesurés que par des personnes de bonne volonté, mais pour lesquelles il était impossible de savoir si la mesure était faite par excès ou défaut. Souvent même la taille mesurée était la longueur ronde. Il s'ensuit une erreur d'au moins ± 1 cm, ce qui est peu admissible puisque les estimations préliminaires des taux de croissance annuels sont de l'ordre de 15 à 7 cm/an (Bard et al. 1983).

On a donc adopté la règle suivante: seules les recaptures où le listao a été mesuré par une personne

scientifiquement compétente ont été retenues. Cette procédure élimine un bon nombre de données, mais les premières études citées ci-dessus ont montré qu'en incluant les données "non scientifiques" on obtenait des résultats aberrants.

Par ailleurs, les mesures au marquage des Japonais avaient été effectuées au centimètre supérieur, alors que lors des recaptures la mesure était généralement au centimètre inférieur. En conséquence, au traitement, ces longueurs au marquage sont affectées de $-0,5$ cm. De plus, au cas où la recapture n'est attribuable qu'à un mois donné, le jour de recapture est arbitrairement fixé au 15 de ce mois. Ce cas est relativement rare. Par ailleurs, pour éviter le biais d'un arrêt de croissance consécutif au choc du marquage, un délai minimal de trente jours à la mer a été retenu (>30). Ceci a en outre l'avantage d'éviter une pondération excessive par de trop nombreuses recaptures à très court terme.

Enfin il s'est posé la question d'un éventuel rétrécissement à la congélation en saumure des listaos. Une expérience auxiliaire a montré que cette crainte était vaine (Bard et al. op. cit.).

Après élimination de toutes ces données déficientes, l'effectif total de marquages-recaptures utilisable est de 530 listaos. Le détail par pays de marquage est en Table 2. Les données de base sont donc le triplet: Longueur au marquage L_1 , Longueur à la recapture: L_2 , Temps écoulé: Δt .

2.2 STRATES GEOGRAPHIQUES

Le choix des strates géographiques est important. En effet il semble que les échanges entre les divers secteurs de pêche au listao en Atlantique est soient fréquents et donc qu'un stock unique existe (Rapport de la Conférence, le présent volume). Mais cela n'exclut pas l'existence possible de compartiments écologiques où la croissance des listaos varierait. Le statut écologique opportuniste qu'on lui attribue généralement, en particulier dans le Pacifique sud (Lawson et al, 1984), le laisse supposer.

Table 2. Effectifs de listaos recapturés utilisables pour l'évaluation de la croissance en Atlantique est.

Pays	Période	Effectif	Zone
Japon	1980-1981	345	Equatorial
Côte d'Ivoire	1980-1981	21	Equatorial
Corée	1981-1982	3	Equatorial
Sénégal	1980-1982	131	Tropical N
Cap-Vert	1981-1982	27	Tropical N
URSS	1981-1982	3	Tropical S
Total		530	

L'analyse des croissances a donc été faite en séparant sur des critères océanographiques trois zones distinctes d'étude. Les limites sont les parallèles 5°N et 5°S (Fig. 1).

La zone tropicale nord est soumise à un réchauffement saisonnier des eaux en été boréal (mai-octobre). Elle est aussi plus riche en ressources micronectoniques de par la présence d'upwellings.

La zone équatoriale a une température plus constante dans l'année, mais semble moins riche en ressources trophiques. La zone tropicale sud est symétrique de la zone tropicale nord. Le réchauffement y a lieu en été austral (octobre-mars).

De par l'étude faite sur les mêmes marquages des migrations (Miyabe et Bard ce volume), on peut alors sélectionner simplement les données selon les aires et nations de marquage (Table 2).

- Zone Equatoriale: Japon, Côte d'Ivoire, Corée
- Zone Tropicale Nord: Sénégal, Cap-Vert
- Zone Tropicale Sud: URSS.

2.3 TRAITEMENT DES DONNEES

2.3.1 Le but essentiel recherché est d'établir une courbe descriptive de la croissance du listao, utilisable dans les modèles analytiques de dynamique de population. Il a donc été choisi l'adaptation au modèle de Von Bertalanffy par la méthode de Fabens (1965).

L'équation en est:

$$L_2 = L_1 e^{-K\Delta t} + L_\infty (1 - e^{-K\Delta t})$$

Les paramètres K et L_∞ en sont déduits par ajustement sur le critère des moindres carrés. Deux programmes d'ajustement ont été utilisés: BGC4 de Tomlinson (1971), d'usage simple, et une version particulière du logiciel GENSTAT qui a l'inconvénient d'exiger un ordinateur de grande capacité mémoire; ceci a restreint son usage.

2.3.2 Il est évidemment souhaitable de pouvoir juger de la fiabilité des estimations de K et L_∞ qui apparaissent à l'usage comme plutôt sensibles aux recaptures à long terme. Deux méthodes ont été utilisées.

— Une méthode souple est celle dite du "Jackknife". Elle consiste sur un jeu de N données à effectuer N fois l'ajustement en omettant la i ème donnée avec i variant de 1 à N . On en déduit un jeu de N pseudovaleurs des paramètres recherchés. Les moyennes des pseudovaleurs sont des estimateurs des paramètres, et de leur matrice des variance/covariance, on déduit celle des paramètres eux-mêmes. Cette méthode du Jackknife est robuste, non biaisée et adaptée aux ajustements non linéaires (Duncan 1978).

— L'autre méthode requiert l'usage du logiciel GENSTAT (Astier et al. 1982). Pour une gamme de valeurs raisonnables on recherche les configurations possibles de K et L_∞ et les isolignes des carrés résiduels. Le carré résiduel minimal définit la solution moyenne. Une surface d'équiprobabilité se détermine en affectant la somme optimale des carrés résiduels par la statistique:

$$1 + \frac{2}{ddl} \times F_{2/ddl} (1-\alpha)$$

$$\alpha = 0,05, F = F \text{ de Fisher.}$$

La somme des carrés résiduels ainsi affectée détermine un intervalle de confiance. Comme déjà précisé, l'usage de GENSTAT n'est pas aisé, et nous nous sommes donc bornés à un seul essai pour comparaison avec les résultats de la méthode du Jackknife.

Pour des raisons logistiques nous nous sommes donc surtout cantonnés à l'usage du Jackknife. En fait BGC4 est lent, et son usage N fois serait prohibitif en temps ordinateur. Nous avons donc fait appel à une variante décrite par Fox et al. (1980), qui ne requiert qu'un seul ajustement non linéaire et définit des pseudovaleurs par approximations utilisant des matrices de dérivées partielles. Un programme dit XJACK a été écrit en conséquence, disponible sur demande.

3. Résultats

3.1 CROISSANCE EN ZONE EQUATORIALE

Les tailles au marquage des listaos dans cette zone sont homogènes, essentiellement de 40 à 50 cm (Bard et al. op. cit.). Les temps à la mer sont importants, se répartissant comme suit:

t:	30 j-6 mois	6 mois-1 an	1 an et plus
N:	266	75	28

Le premier essai d'ajustement à l'ensemble des données fournit un L_{∞} de 663,5 mm. Or, le critère le plus simple de la validité de l'ajustement est le L_{∞} déduit. L'existence de grands listaos atteignant 80 cm et même un peu au delà est certaine en Atlantique équatorial (Fig. 2) et tropical (Kume 1977b). Pour qu'un modèle de croissance soit raisonnable, L_{∞} doit donc approcher 80 cm. Ce n'est pas le cas. Ce premier ajustement n'est donc probablement pas bon.

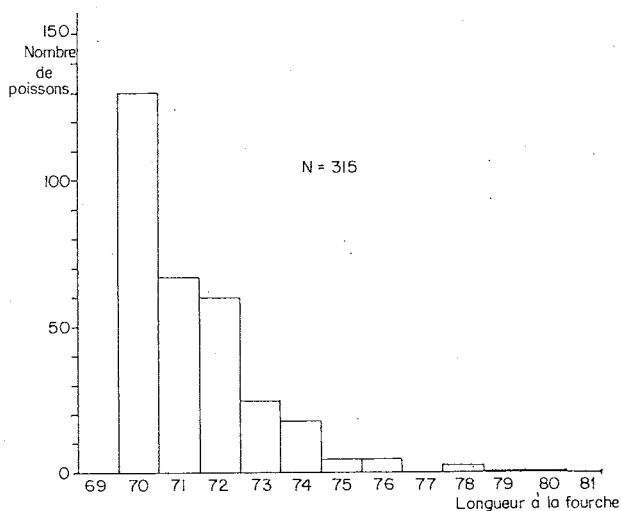


Figure 2. Présence de gros listaos de plus de 70 cm dans les échantillons de la flottille FISM en zone équatoriale (1976-1981).

Les listaos de l'Atlantique est ont la particularité de disparaître des pêcheries de surface dès qu'ils dépassent une certaine taille. Cela se montre sur les courbes des fréquences des tailles pêchées, qui deviennent très faibles pour l'intervalle 60-70 cm (ORSTOM 1976).

Une des causes du mauvais ajustement pourrait donc être l'émigration des listaos à croissance rapide hors des zones de pêche. Pour vérifier ceci, nous avons procédé à des essais d'ajustement en restreignant les temps maximaux à la mer avec les bornes exclusives suivantes:

- 30-122 jours, soit 4 mois
- 30-183 jours, soit 6 mois
- 30-366 jours, soit 1 an

ce qui correspond à des phases précises des circuits migratoires (Miyabe et Bard le présent volume). Le résultat des ajustements (Table 3) montre que pour un temps maximal à la mer de un an, L_{∞} atteint 74,1 cm. Ce délai de un an correspond à un cycle complet qui ramène une partie des listaos marqués en majorité entre mai et septembre dans le golfe de Guinée à leur point de départ.

Table 3. Paramètres décrivant la croissance du listao.

	Jour de mer	K	L_{∞}	N	Ellipse
L. Equatoriaux	30<t< 122	0,336	771,9	178	1
	30<t< 183	0,444	692,9	266	2
	30<t< 366	0,375	741,5	341	3
	30<t<1000	0,503	663,5	369	4
L. Tropicaux N.	30<t< 366	1,297	671,7	158	5

Si l'on porte alors sur cette courbe de moins d'un an, les droites reliant L_1 à L_2 , correspondant aux listaos ayant séjourné plus d'un an, on constate une distribution asymétrique (Fig. 3a). Ceci est encore plus net pour les listaos ayant séjourné plus de 1 an et 3 mois en mer (Fig. 3b).

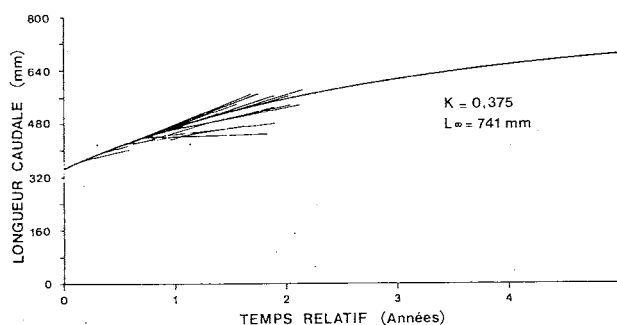


Figure 3a. Recaptures de listaos en zone équatoriale après plus de douze mois et moins de quinze mois de liberté.

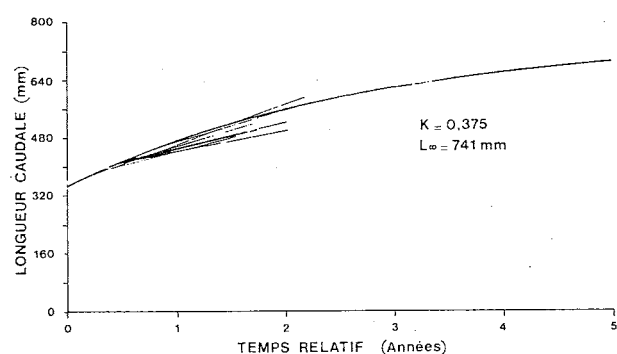


Figure 3b. Recaptures de listaos en zone équatoriale après plus de quinze mois de liberté.

Ces observations confortent donc l'hypothèse d'une émigration différentielle hors des zones de pêche selon le taux de croissance individuel des listaos. En ce cas les listaos restant accessibles après plus d'un an, ont une croissance plus lente que la moyenne, et biaisent l'ajustement.

Une autre explication serait l'existence d'une composante saisonnière dans les rythmes de croissance, les recaptures à long terme étant plus importantes pendant une période de croissance ralentie.

Cependant, les retours de marques utilisés qui proviennent surtout des marquages du Japon et de la Côte d'Ivoire sont réguliers dans le temps (Bard le présent volume) et l'examen des taux de croissance mensuels sur des périodes courtes suivant les marquages ne montre aucune hétérogénéité. Il faut, toutefois se souvenir que les expériences de marquage n'ont eu lieu qu'à certaines périodes.

Sans rejeter absolument cette deuxième explication, elle paraît bien moins probable que la première hypothèse. On peut enfin rappeler que les listaos migrent précisément dans la zone équatoriale guidés essentiellement par la recherche de nourriture, et ainsi intègrent les variations trophiques tout au long de l'année (Stretta et Slépoukha le présent volume).

Les listaos atteignant une certaine taille (60 à 70 cm) accroissent leurs capacités éco-physiologiques (Sharp and Dizon 1978) et peuvent exploiter les ressources des zones de l'Atlantique central, hors des pêcheries traditionnelles (Fig. 1). Ils demeurent alors dans ces zones très peu pêchées, et nous ne pouvons pas conclure actuellement sur leur croissance.

Pour toutes ces raisons, l'ajustement fait sur les temps de mer inférieur à un an reste notre meilleure estimation pour la zone équatoriale, avec les paramètres $K = 0,375$, $L_{\infty} = 741,5$ mm.

3.2 CROISSANCE EN ZONES TROPICALES

3.2.1 En zone tropicale nord les poissons marqués mesurent de 40 à 55 cm. Mais leurs temps à la mer sont brefs, presque tous inférieurs à six mois. Ceci est dû à une émigration rapide de ces listaos hors des zones de pêche (Cayré et al., "Composition en taille des listaos", le présent volume).

L'ajustement du modèle de croissance choisi à ces seules données tropicales nord conduit à des paramètres, à notre avis, irréalistes ($K = 1.297$; $L_{\infty} = 672$ mm, Table 3). Durant cette période ils ont présenté une croissance rapide de l'ordre de 2 cm par mois, ce qui est nettement plus que celle attribuée aux listaos équatoriaux, de l'ordre de 1 cm par mois (Fig. 4). Si l'on rapporte sous forme de segments les marquages-recaptures à la croissance équatoriale, on constate une nette hétérogénéité (Fig. 4). La croissance des listaos en zone nord serait donc particulière. De plus si l'on examine les taux de croissance en fonction de la période de marquage, soit juin en début de migration estivale, soit octobre en fin de celle-ci,

ceux-ci s'avèrent différents (Fig. 5). Les taux de croissance pour les listaos de 40 à 50 cm sont nettement plus élevés au début de la migration estivale. Pour les listaos de 50 à 60 cm une tendance similaire mais bien moins concluante existe.

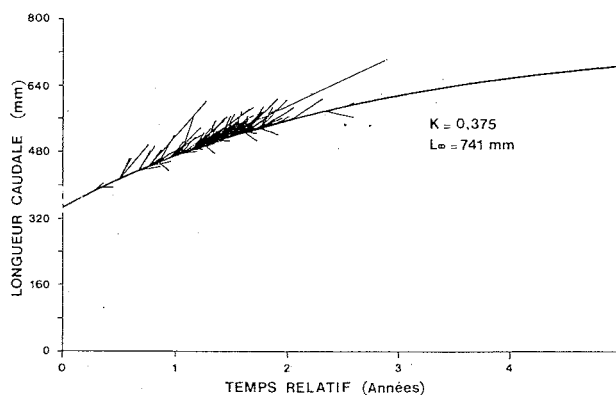


Figure 4. Recaptures de listaos de la zone tropicale nord, comparées à la croissance moyenne en zone équatoriale.

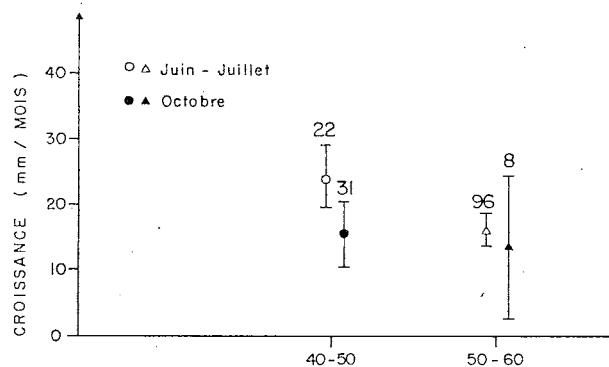


Figure 5. Taux de croissance mensuels des listaos marqués par le Sénégal et le Cap-Vert, selon la période de marquage. Temps de liberté considéré: 31 à 183 jours. Les segments encadrant la valeur moyenne valent deux écarts standards, N au dessus.

Ceci indique une possible composante saisonnière de la croissance dans une zone trophique en été boréal. Faute de recaptures suffisantes à moyen terme dans la période janvier-juin, il n'est pas possible de conclure totalement. Le mélange des listaos tant d'origine golfe de Guinée que Sénégal dans la zone dite du Libéria au premier trimestre (Cayré et al. le présent volume) ferait pencher en faveur d'un phénomène trophique saisonnier confirmant la grande flexibilité de croissance du listao. Enfin une ultime recapture confirme ceci: un listao marqué par le Sénégal en octobre 1981, a été repris après 749 jours de mer en novembre 1983 dans une zone très rarement pêchée de l'Atlantique centre-équatorial. Il mesurait 46 cm au marquage, a été repris à 70,2 cm. Ceci donne une croissance de 0,98 cm par mois, un taux proche de celui de la croissance équatoriale.

3.2.2 Pour ce qui est de la zone tropicale sud, il y a seulement trois recaptures, ce qui rend les conclu-

sions impossibles. De par l'évolution saisonnière symétrique à la zone tropicale nord des conditions hydrologiques, on peut conjecturer une croissance également saisonnière dans la zone tropicale sud.

3.3 LIMITES DE CONFIANCE DE K ET L_∞

3.3.1 L'application du Jackknife aux divers jeux de données définis ci-dessus permet le calcul de valeurs moyennes, variances et covariances de K et L_∞ (Table 4). On note l'importance des corrélations entre K et L_∞. Un domaine d'équiprobabilité des paramètres moyens L_∞, K, peut alors être bâti en assimilant la surface définie à une ellipse (Antoine et al. 1979) (Fig. 6). Les seuils de rejet de l'hypothèse nulle sont de p = 0,05.

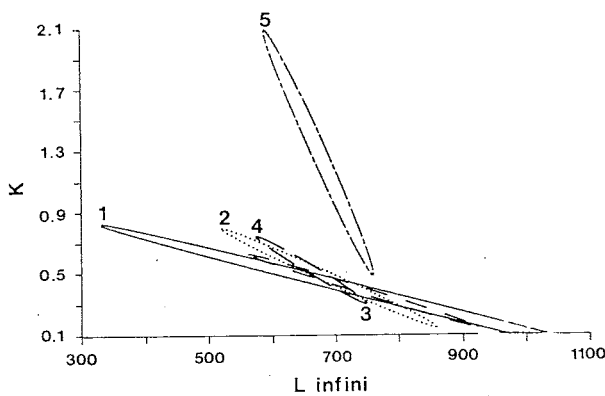


Figure 6. Domaine de confiance sous forme d'ellipses des paramètres des diverses courbes de croissance ajustées.
 Listao équatorial: (1): 30 à 122 jours en mer
 (2): 30 à 183 j
 (3): 30 à 366 j
 (4): 30 à 1000 j
 Tropical nord: (5): 30 à 366 j

On constate deux grands groupes.

- Les ellipses correspondant aux divers ajustements sur les données de la zone équatoriale sont voisines, à l'exception de celle incluant les recaptures de moins de quatre mois. Pour les autres cas, les valeurs possibles du couple L_∞, K sont telles que le L_∞ varie de 600 à 900 mm, pour K de 0,2 à 0,7.
- L'ellipse correspondant à la zone tropicale est singulière, ce qui est logique. Le domaine d'isoprobabilité qu'elle décrit permet en particu-

lier un jeu de paramètres réalistes avec un L_∞ voisin de 750 mm. Elle n'est pas sécante avec les ellipses correspondant à la zone équatoriale et ceci amène à distinguer donc une croissance en zone équatoriale, bien définie, et une croissance en zone tropicale nord dont nous ne connaissons que la phase estivale.

3.3.2 L'application de la méthode utilisant GENSTAT n'a été faite que pour un cas de par des contraintes logistiques. Il s'agit des listaos de la zone équatoriale pour moins d'un an à la mer (Fig. 7).

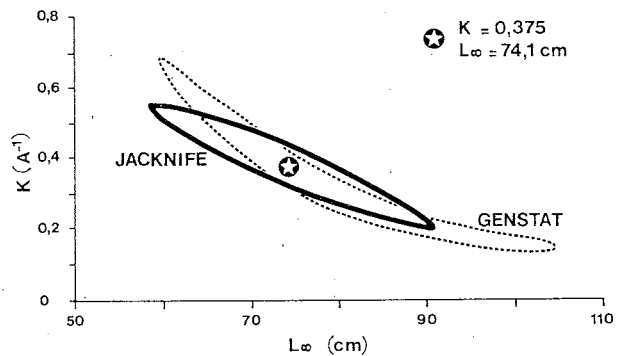


Figure 7. Comparaison des surfaces d'équiprobabilités calculées selon les méthodes du Jackknife et GENSTAT pour les listaos de la zone équatoriale.

On voit que la surface d'équiprobabilité a plutôt la forme d'une banane, telle que les domaines respectifs de L_∞ et K par rapport à la valeur ajustée sont asymétriques. En particulier, en comparant avec l'ellipse issue des mêmes données, on constate que le L_∞ admissible atteint 1,050 mm, tandis que K varie de 0,125 à 0,680. Ceci vaut probablement pour l'ensemble des surfaces d'équiprobabilité associées aux différents ajustements déjà effectués.

La conclusion essentielle de ces études de l'intervalle de confiance des paramètres est donc que les expériences de marquage de listao ne permettent qu'assez mal d'estimer L_∞ et corrélativement K. Les causes principales sont évidemment le faible nombre de recaptures à long terme, et le biais possible lié à l'émigration hors des zones de pêche.

Table 4. Paramètres de construction d'ellipses d'équiprobabilité de L_∞, K, déduits des pseudovaleurs issues de la méthode du Jackknife. (E = zone équatoriale, T = zone tropical nord).

Jeu de données	Zone	L _∞	K	Var L _∞	Var K	Cov K L _∞	N	R	Ellipse
30<t< 122 jours	E	781,1	0,328	67352,631	0,07029	-68,8813	178	0,997	1
30<t< 183 jours	E	691,7	0,451	9412,309	0,033021	-17,5121	266	0,993	2
30<t< 366 jours	E	744,9	0,370	10670,677	0,01783	-13,7361	341	0,996	3
30<t<1000 jours	E	633,7	0,503	2480,856	0,015548	- 6,1445	369	0,989	4
30<t< 366 jours	T	674,3	1,270	2464,841	0,20676	-22,3069	158	0,988	5

3.4 DISCUSSION.

3.4.1 La croissance relative

Le domaine de probabilité des paramètres définis pour le listao équatorial reste donc trop vaste. Il est alors logique de chercher à forcer le paramètre L_{∞} , puisque c'est le plus appréhendable. On a cité les tailles maximales observées, et L_{∞} doit être de cet ordre. On retient donc $L_{\infty} = 800$ mm, d'après les observations résumées par la Figure 2.

L'ajustement de K est alors aisé en utilisant les équations suivantes:

$$Y = K\Delta t \quad \text{avec } Y = -\text{Ln} \frac{(L_{\infty}L_2)}{(L_{\infty}L_1)}$$

selon une méthode décrite par Laurs et Wetherall (1981). En ajustant la droite $Y = K\Delta t$, par les moindres carrés, on déduit une estimation de K et sa variance associée. Divers essais ont été menés par régression prédictrice sur la variable indépendante Δt (Table 5).

Table 5. Paramètres K estimés, écart-type de l'estimation, et proportion de variance expliquée, en forçant L_{∞} à 800 mm pour différents jeu de données.

	Jeu de données	K	σK	R ²	N
Equatoriaux	30<t< 366 jours	0,322	0,020	0,437	341
	30<t<1000 jours	0,220	0,014	0,517	369
Tropicaux N.	30<t< 366 jours	0,601	0,056	0,386	158

En ce qui concerne la zone équatoriale, le jeu de données le plus réaliste est celui qui concerne les listaos pour moins d'un an à la mer, peu affectés par les biais lié à l'émigration. En forçant alors L_{∞} à la valeur plus raisonnable de 800 mm on obtient alors une valeur de \hat{K} de 0,322 avec $\sigma K = 0,020$, d'où $0,283 < K < 0,361$.

Ceci a décrit une croissance relative correspondant aux tailles représentées dans les pêches telle que, en posant r l'époque de recrutement des individus d'une taille égale à 40 cm, on a:

Année révolue	r	r+1	r+2	r+3
Longueur caudale (cm)	40,0	51,0	59,0	64,8

La courbe correspondante est portée en Figure 8 conjointement à celle déduite de l'ajustement direct sur le même jeu de données.

Les paramètres ainsi fixés et la courbe subséquente décrivent donc la croissance du listao en zone équato-

riale. Il s'agit nettement d'une croissance de type lent, de l'ordre de 1 cm/mois pour la gamme des tailles actuellement pêchées.

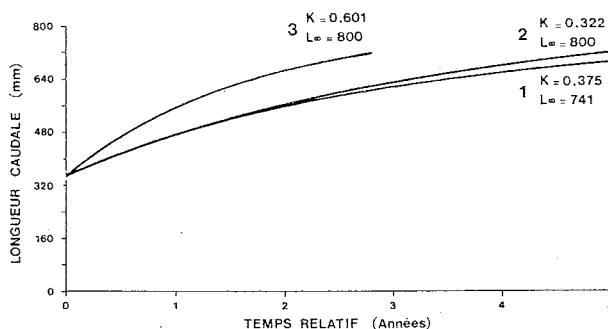


Figure 8. Courbes de croissances comparées des listaos en zone équatoriale: ajustée (1), forcée (2). Courbe de croissance forcée des listaos en zone tropicale nord (3).

En ce qui concerne les listaos de la zone tropicale nord, il apparaît qu'ils croissent de façon significativement plus rapide que les listaos de la zone équatoriale, du moins pendant l'été boréal. Les paramètres déduits des ajustements sont peu réalistes du fait du manque de recaptures à moyen terme, dans la période de l'hiver boréal et au-delà. On peut donc là encore tenter de forcer L_{∞} par la même méthode, sur le jeu de données disponibles. En forçant L_{∞} à 800 mm, les valeurs de K sont alors (Table 5):

$$\hat{K} = 0,601 \quad \text{avec } \sigma K = 0,056, \quad \text{d'où } 0,491 < K < 0,710$$

La courbe correspondante est en Figure 8. Ceci décrit la phase de croissance des listaos entre mai et octobre. Cayré et al. ("Composition en taille des listaos", le présent volume) concluent également à une variation saisonnière de cette croissance, sur des données de marquage similaires.

En hiver boréal, ces listaos rejoignent donc la zone équatoriale. Ils semblent émigrer définitivement de la zone tropicale nord, puisque aucun n'y a été repris passé six mois (Cayré et al. *op. cit.*). Il semble alors qu'ils suivent la croissance lente de la zone tropicale, à en juger par la recapture à long terme déjà citée. La courbe de croissance de ces listaos, issus en bonne part du golfe de Guinée (Bard et Miyabe le présent volume), passant environ six mois en zone tropicale puis revenant en zone équatoriale, serait donc composite, et il n'est guère possible de la décrire pour le moment.

3.4.2 L'âge absolu

Les marquages ne peuvent fournir que des informations sur une croissance relative. Pour la recaler (soit donc donner une valeur à r), il faut faire appel à des informations extérieures.

Une considération biologique est que les jeunes thonidés en général dépendent d'écosystèmes différents de ceux des thons adultes, ce qui rend très douteuse l'extrapolation des courbes de croissance vers les petites tailles (Bard 1981).

Ainsi, pour le listao, les nombreuses références concernant le Pacifique et l'Atlantique donnent une longueur à l'âge d'un an de 27 à 42 cm. Cette dernière valeur, la plus récente, concerne le listao du Pacifique central, d'après les lectures de stries supposées journalières sur les otolithes (Uchiyama and Struh-saker 1981). Cela correspond à une strophe de croissance nettement plus rapide que pour les stades ultérieurs. On pouvait espérer vérifier ceci sur le listao atlantique par l'étude de pièces dures.

Des lectures de coupes de rayons épineux ont été faites dans le cadre du Programme Listao (Antoine et Mendoza le présent volume); en outre des marquages spéciaux à la tétracycline ont été effectués pour déterminer le nombre d'anneaux qui se déposaient sur ces rayons par unité de temps.

Les résultats sont qu'un listao peut former entre trois et quatre anneaux en sept à neuf mois pour des tailles de 40 à 50 cm (Antoine et Mendoza le présent volume). Par ailleurs le nombre d'anneaux déposés pour les individus de moins de 40 cm est de deux à trois (moyenne 2,7). Ceci permet de dire que les listaos de 40 cm pourraient être âgés de un an ou moins, bien qu'on ne puisse guère conclure avec certitude, faute d'une bonne connaissance des stades juvéniles.

5. Conclusion

L'analyse des marquages de listao en Atlantique est permet les conclusions suivantes:

— La croissance en zone équatoriale (5°N, 5°S) est du type lent et peut être décrite en valeur relative pour les listaos présents dans les pêcheries actuelles, soit donc la gamme de taille 40–65 cm par les paramètres de Von Bertalanffy

$$K = 0,322, L_{\infty} = 800 \text{ mm.}$$

— Une émigration différentielle selon les taux de croissance individuels existe probablement après un an passé dans la zone des pêcheries. Les individus croissant le plus vite émigreraient les premiers.

— En zone tropicale nord (latitude supérieure à 5°N) il apparaît que les listaos présents bénéficient d'une croissance plus rapide pendant l'été boréal. Toutefois cette croissance semble saisonnière, et il est possible que les taux de croissance de ces listaos diminuent lorsqu'ils migrent vers la zone équatoriale en hiver boréal. La croissance estivale suivrait un loi de paramètres $K = 0,601$ $L_{\infty} = 800$ mm

On ne peut guère conclure sur l'âge absolu du listao en Atlantique est. Toutefois il est possible que les listaos de 40 cm aient un an révolu ou même moins.

Remerciements

Nous remercions vivement MM. Laloë et Cayré pour l'usage du logiciel GENSTAT au Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye, et M. Gohin pour l'initiation aux méthodes du Jackknife.