

Cohortes
Bancs
Échantillonnage
Sardinelle
Menhaden

Cohorts
Schools
Sampling
Sardine
Menhaden

La variabilité des tailles à l'intérieur des cohortes et des bancs de poissons 2 : Application à la biologie des pêches

Pierre Fréon
Office pour la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer
(ORSTOM), 24, rue Bayard, 75008 Paris

Reçu le 17/4/84, révisé le 3/9/84, accepté le 12/9/84.

RÉSUMÉ

A partir des observations réalisées sur la variabilité des tailles individuelles à l'intérieur des cohortes et des bancs de poissons pélagiques côtiers (*voir première partie*), on a étudié l'adéquation de diverses stratégies d'échantillonnage aux objectifs suivants : évaluation de la taille moyenne dans un banc ou dans l'ensemble des captures; évaluation de la composition en âge d'un banc ou de l'ensemble des captures; constitution d'une clé taille/âge; évaluation des paramètres de croissance de la population.

Au niveau du traitement des données concernant ces espèces, on a analysé le bénéfice qui peut être retiré de la connaissance de la variance dans les bancs et les cohortes, en particulier pour les techniques d'analyse de fréquences de taille plurimodales.

Lors d'analyses des résultats sur ces espèces, la relation entre la taille moyenne et l'écart type dans les cohortes pourra servir à vérifier la cohérence entre les hypothèses de croissance et celles sur la structure du stock (reproduction, migration) en utilisant des modèles de simulation.

Le type particulier d'agrégation des poissons pélagiques côtiers, lié à l'ampleur de la variabilité des tailles individuelles dans les cohortes en milieu tropical, peut engendrer de lourdes erreurs dans l'échantillonnage des tailles et des âges, et en conséquence invalider les estimations des paramètres biologiques et les évaluations de potentiel de production qui en résultent.

Oceanol. Acta, 1985, 8, 1, 87-99.

ABSTRACT

Body length variability in fish schools and cohorts. II: Application to fishery biology.

From observations on body length variability in schools and cohorts of coastal pelagic fish (*see first part*), the characteristics of various sampling techniques have been analysed, in relation to the following objectives: mean length estimation in a school or in the total catch; age structure in a school or in the total catch; constitution of a length/age key; evaluation of growth parameters in the population. As regards data processing in connection with tropical coastal pelagic species, we analysed the benefit that may be obtained from the knowledge of body length variability in cohorts and schools, particularly for the techniques used to separate plurimodal length frequency distributions.

During data analysis on these species, the relationship between mean length and standard deviation in cohorts may be used to verify the coherence between hypotheses concerning growth and stock structure (reproduction, migrations), using simulation techniques.

The type of aggregation which is peculiar to coastal pelagic fish, and which is associated with the large body length variability in cohorts of tropical species, can lead to serious sampling errors where age or length are concerned, and consequently invalidate the resulting biological parameter estimations and potential production evaluation.

Oceanol. Acta, 1985, 8, 1, 87-99.

INTRODUCTION

Dans la première partie de ce travail (Fréon, 1984), on s'est attaché à décrire la variabilité des tailles individuelles à l'intérieur des bancs et des cohortes d'espèces pélagiques côtières tropicales. On en a conclu que, dans les bancs, l'écart type des distributions de fréquences de tailles tend à augmenter avec la taille moyenne. Dans les cohortes, du fait de l'étendue de la période de reproduction et de la variabilité des croissances individuelles, l'écart type de la distribution des fréquences de taille tend à augmenter rapidement au cours de la phase de croissance accélérée, puis à décroître ensuite, de telle sorte qu'il est rarement comparable à celui des bancs, pour une même taille moyenne. En corollaire, le banc peut rarement être représentatif d'une cohorte : s'il est constitué de petits individus, ceux-ci appartiennent généralement à une ou parfois plusieurs fractions de cohortes, tandis que s'il est constitué de gros poissons, ces derniers proviendront de plusieurs cohortes. Enfin nous avons vu qu'en milieu tropical on observait fréquemment des bancs regroupant plusieurs espèces de morphologies similaires.

Pour beaucoup d'engins de pêche d'espèces pélagiques côtières, la capture d'un lancer s'effectue généralement au détriment d'un seul banc, capturé en partie ou en totalité (senne tournante, senne de plage, carrelet, épervier). L'échantillon qu'analysera le biologiste des pêches portera donc souvent sur un seul banc de poissons. L'utilisation de modèles de production structuraux nécessitera l'analyse d'un grand nombre de ces échantillons dont l'obtention est souvent onéreuse et l'étude toujours longue à réaliser. Il convient donc de définir l'effectif minimum, ou taille, des échantillons et d'en limiter le nombre afin d'utiliser de façon rationnelle les ressources financières et humaines disponibles (le terme « taille de l'échantillon » ne sera plus employé dans la suite du texte afin d'éviter des confusions avec la taille des individus).

Nous n'aborderons ici que l'application à l'échantillonnage des tailles et des âges pour les espèces pélagiques côtières tropicales, paramètres les plus utilisés en biologie des pêches. On envisagera ensuite les inférences nécessaires pour obtenir une image de la population sous-jacente, et les biais résultant du type particulier d'agrégation des poissons pélagiques vivant en bancs, au niveau d'applications telles que l'étude de la croissance ou l'évaluation et la gestion des stocks. Certains de ces aspects ont déjà fait l'objet de publications, auxquelles on fera référence.

EFFECTIF MINIMUM POUR ESTIMER LA TAILLE MOYENNE DANS UN SEUL BANC

Le problème est simple lorsqu'on ne s'intéresse qu'à la taille des individus. Si l'on suppose que les longueurs individuelles dans un banc se répartissent selon une loi normale, ce qui souvent approche la réalité, on peut déterminer l'effectif optimum n des échantillons en fonction de la largeur i du demi-intervalle de confiance que l'on souhaite obtenir de part et d'autre de la moyenne pour une probabilité P donnée :

$$n = Z_{\alpha}^2 \sigma^2 / i^2, \quad (1)$$

où Z_{α} est le carré de l'écart réduit, égal à 3.84 et 6.63 lorsque les probabilités retenues α sont égales à 5 % et 1 % respectivement (Snedecor, Cochran, 1957). On considère ici que l'on se trouve dans le cas d'un échantillonnage aléatoire simple (E.A.S.).

On a vu que dans un banc, σ est fonction de la taille moyenne. On pourra donc fixer l'effectif minimal de l'échantillon en fonction de grands groupes de tailles échantillonnés, pouvant correspondre à des engins ou à des périodes de pêche. Ainsi, pour la pêcherie sardinière dakaroise, en se fixant un intervalle de confiance i de $\pm 0,5$ cm sur la moyenne avec un seuil de sécurité de 95 %, on a pu calculer les effectifs minima pour les principales tailles modales rencontrées lors des débarquements, sachant que ceux-ci sont fréquemment constitués d'un seul banc, ou de bancs de structure identique car issus d'une même concentration (cf. 1^{re} partie). Les effectifs obtenus varient de 12 à 50 pour les principales tailles modales observées dans les captures des espèces les plus abondantes (tab. 1).

EFFECTIF MINIMUM POUR ESTIMER L'ÂGE DES INDIVIDUS D'UN SEUL BANC

Lorsque l'on calcule l'effectif minimum d'un échantillon à prélever sur un banc pour déterminer l'âge des individus, le problème devient plus complexe : d'une part les âges se répartissent rarement selon une loi normale à l'intérieur d'un banc, d'autre part le biologiste cherchera plus à obtenir la proportion des individus par classe d'âge, que l'âge moyen du banc. On peut donc rechercher l'effectif minimum théorique n de l'échantillon en fixant préalablement la largeur i du demi-intervalle de confiance que l'on

Tableau 1

Effectif minimum théorique n d'un échantillon à prélever sur un débarquement correspondant à un seul banc, de distribution de fréquence unimodale, en fonction des principales tailles modales des espèces dans les captures de la pêche sardinière dakaraise (formule (1), où $i = 0.5$ cm; $\alpha = 5\%$; $\sigma =$ limite supérieure de l'intervalle de confiance de 90 % des observations d'écart type).

Theoretical minimum size n of a sample to be drawn from a landing corresponding to a single school, with unimodal frequency distribution, according to the main modal length of the species as captured by the Senegalese sardine fishery (formula (1), where $i = 0.5$ cm; $\alpha = 5\%$; $\sigma =$ upper 90% confidence limit of the observed standard deviations).

Espèces	Tailles modales (cm)	Écart-type (cm)	Effectif minimum (n) de l'échantillon
<i>Caranx rhonchus</i>	28	1.70	44
<i>Chloroscombrus chrysurus</i>	19	1.47	33
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	25	1.46	33
<i>Sardinella aurita</i>	10	0.90	12
	22	1.55	37
	27	1.80	50
<i>Sardinella maderensis</i>	10	0.85	11
	22	1.61	40
<i>Scomber japonicus</i>	24	1.35	28
	29	1.51	35
<i>Trachurus trecae</i>	22	1.36	28

Tableau 2

Effectif minimum n d'un échantillon pour déterminer la proportion théorique P d'une classe d'âge dans la capture d'un banc avec une précision absolue donnée. Entre parenthèses, précision relative ($100 i/p$ ou $100(P_2 - P_1)/2p$ ou $|p - P_1|/p$).

Minimum size n of a sample for determining the theoretical proportion P of an age group in a captured school, with a given absolute precision. In parenthesis, calculation of the relative precision ($100 i/p$ ou $100(P_2 - P_1)/2p$ or $|p - P_1|/p$).

Intervalle considéré	Précision absolue de l'estimation	Formule	Proportion p d'une classe d'âge dans le banc				
			10 %	20 %	50 %	80 %	90 %
			10 %	(5 %)	(2 %)	(1.3 %)	(1.1 %)
Demi-intervalle (i)	$i = 1\%$	(6)	3 557	6 246	9 704	6 246	3 557
Intervalle $P_2 - P_1$	$P_2 - P_1 = 2\%$	(11)	3 460	6 145	9 600	6 145	3 460
Intervalle $P_2 - P_1$	$P_2 - P_1 = 2\%$	(16)*	3 559	6 244	9 700	6 244	3 559
$p - P_1$ (si $p < .5$) ou $P_2 - p$ (si $p > .5$)	$ p - P_1 = 1\%$	(14) ou (15)	3 860	6 473	9 700	6 473	3 860
			(30 %)	(15 %)	(6 %)	(3.8 %)	(3.3 %)
Demi-intervalle (i)	$i = 3\%$	(6)	416	715	1 100	715	416
Intervalle $P_2 - P_1$	$P_2 - P_1 = 6\%$	(11)	387	681	1 063	681	387
Intervalle $P_2 - P_1$	$P_2 - P_1 = 6\%$	(16)*	419	714	1 096	714	419
$p - P_1$ (si $p < .5$) ou $P_2 - p$ (si $p > .5$)	$ p - P_1 = 3\%$	(14) ou (15)	516	789	1 096	789	516
			(50 %)	(25 %)	(10 %)	(6.3 %)	(5.6 %)
Demi-intervalle (i)	$i = 5\%$	(6)	156	265	404	265	156
Intervalle $P - P$	$P_2 - P_1 = 10\%$	(11)	141	244	380	244	141
Intervalle $P - P$	$P_2 - P_1 = 10\%$	(16)*	159	263	400	263	159
$p - P_1$ (si $p < .5$) ou $P_2 - p$ (si $p > .5$)	$ p - P_1 = 5\%$	(14) ou (15)	215	308	400	308	215

* Résolue par itérations. * Solved by iterations.

souhaite obtenir de part et d'autre de la proportion observée p afin d'estimer la proportion vraie P dans le banc avec une probabilité α . Si en première approximation on remplace P par son estimation p , on obtient (Cochran, 1977, p. 75) :

$$n = Z_{\alpha}^2 pq / i^2, \tag{2}$$

où $q = (1 - p)$. Cependant cette formule ne prend pas en compte la correction de continuité des limites — qui peut s'avérer nécessaire dans le cas de petits échantillons — ni le fait que l'intervalle de confiance est en réalité dissymétrique par rapport à P , comme le remarque Frontier (1980). On a développé différentes formules, prenant en considération ces deux éléments (voir annexe), et on les a appliquées au calcul de quelques exemples (tab. 2). Les résultats diffèrent peu en fonction de la formule retenue. Ils montrent que l'obtention d'une précision relative raisonnable sur l'estimation de la proportion d'une classe d'âge dans un banc nécessite des effectifs très élevés, même si l'on néglige la précision sur les classes peu représentées. C'est seulement dans le cas des bancs de juvéniles, où généralement la classe dominante représente plus de 90 % des individus, que les effectifs échantillonnés peuvent être limités.

Ainsi, pour une classe représentant 50 % de la population d'un banc échantillonné, si l'on veut obtenir une estimation de cette proportion à $\pm 3\%$

(soit une précision relative de $\pm 6\%$) avec un seuil de sécurité de 95 %, il faudra en théorie déterminer l'âge de plus de 1 000 individus.

En pratique, il n'est pas pensable de concevoir un taux d'échantillonnage par banc aussi lourd. Fort heureusement, le biologiste des pêches cherche généralement à estimer non pas les tailles ou les âges individuels de chaque banc, mais ces caractéristiques pour l'ensemble des captures. En raison du mode particulier d'agrégation des espèces pélagiques côtières, le plan d'échantillonnage idéal ne saurait être un E.A.S. des débarquements.

ÉCHANTILLONNAGE DES TAILLES DE L'ENSEMBLE DE LA POPULATION EXPLOITÉE

On a vu que, pour beaucoup d'espèces pélagiques, les individus sont regroupés en bancs, eux-mêmes rassemblés en concentrations souvent homogènes. Laurec et Le Guen (1977) ainsi que Sharp (1978) ont analysé en détail les biais résultant de l'existence de ces structures fines lorsque l'on calcule des indices d'abondance. L'obtention d'une image représentative de la répartition des fréquences de taille des individus capturés pose d'autres problèmes et nécessite une stratégie d'échantillonnage bien pensée (Laurec *et al.*, 1983).

La faible variance des tailles à l'intérieur des bancs montre que l'on aura intérêt à limiter l'effectif des échantillons au profit de leur nombre, et à stratifier l'échantillonnage — ce qui constitue une recommandation peu originale — mais le choix des strates à retenir peut s'avérer très complexe dans le cas des espèces pélagiques côtières. En effet, les bateaux se rassemblent souvent sur une ou plusieurs concentrations, sans que l'on puisse noter systématiquement des associations privilégiées, par armement par exemple, ce qui justifierait une stratification par groupe de bateaux. On observe parfois une certaine répartition géographique des individus selon leur taille, qui légitime l'emploi de strates correspondantes. Le facteur déterminant peut être lié aux conditions hydrologiques, à la composition et abondance du plancton, ou même au type de fond et à sa bathymétrie, du fait que certaines espèces pélagiques côtières, à certains stades de leur vie, s'alimentent de détritus sédimentés (Nieland, 1980). Cependant, on note souvent une large variabilité des tailles à l'intérieur de strates spatio-temporelles restreintes, en raison du caractère migrateur des espèces considérées. Une stratégie adéquate serait de pouvoir effectuer un échantillonnage à trois niveaux : la concentration, le banc, et le sous-échantillon de poissons mesurés. En pratique, ceci est souvent irréalisable du fait que les limites spatio-temporelles de la concentration ne peuvent être déterminées qu'*a posteriori* et à la condition de pouvoir analyser un grand nombre d'échantillons.

On a pu résoudre le problème dans le cas des pêcheries sénégalaises par l'emploi d'une stratification par catégories de tailles, en usage chez les pêcheurs sous le nom de « moules ». Il s'agit de l'estimation à vue du nombre de poissons au kilogramme, exercice dans lequel les patrons pêcheurs excellent, comme l'ont prouvé de nombreux contrôles (cet usage des moules a été importé au Sénégal par les patrons de pêche français qui le pratiquent sur la sardine en Europe). Il ne s'agit pas ici d'une catégorie commerciale, en ce sens qu'il n'y a pas de tri du poisson, mais les pêcheurs sont en mesure de fournir l'indication pour chaque coup de filet. En définitive, cela revient à stratifier l'échantillonnage des tailles en groupes de tailles homogènes quant à leur moyenne, mais aussi à leur dispersion dans la mesure où le pêcheur donne toujours un intervalle de poids (exemple : 2 à 5 par kg; 3 à 4 par kg). Afin de parfaire les estimations, on utilise en fait pour chaque espèce une stratification à trois niveaux : mois, zone de pêche (combinant bathymétrie et aire) et moule. Chaque pêcherie constitue donc un cas particulier et des solutions appropriées devront être recherchées cas par cas. Pour l'estimation des moyennes et des variances, en fonction de la stratégie retenue, on fera appel aux formules habituelles (Cochran, 1977; Scherrer, 1983).

ÉCHANTILLONNAGE DES ÂGES POUR L'ENSEMBLE DES CAPTURES

Échantillonnage simple des âges

Plusieurs méthodes sont couramment employées pour évaluer les structures d'âge des captures totales. La plus élémentaire consiste à utiliser seulement un échantillonnage simple des âges, lorsque l'on peut les déterminer facilement par interprétation des pièces anatomiques. On a vu, dans la première partie de ce travail, que le regroupement en bancs et en concentrations pouvait s'expliquer par des similitudes de taille et non d'âge, en particulier pour la gamme 3 des grandes tailles (fig. 12, 1^{re} partie). Au niveau des gammes de tailles 1 et 2, il est plus difficile de savoir si l'éclatement d'une cohorte en plusieurs bancs, où les tailles moyennes sont différentes, résulte de nécessités physiologiques liées seulement à la taille ou aussi à l'âge. Les travaux de Kroger et Guthrie (1973), sur les jeunes menhadens, semblent indiquer que les migrations des juvéniles sont d'autant plus amples que leur taille est grande. Quoi qu'il en soit, au niveau de l'ensemble de la population, les variables taille et âge étant liées, la répartition des classes d'âge annuelles dans le milieu ne sera évidemment pas plus aléatoire que celle des tailles, et l'on devra rechercher la meilleure stratégie d'échantillonnage. On tentera ici aussi de prendre en compte la concentration de poissons, ce qui suppose implicitement que les bancs qui la constituent présentent une certaine homogénéité dans les proportions

Tableau 3

Comparaison des effectifs par classe d'âge dans des couples de bancs (B1 et B2) de *Brevoortia tyrannus* appartenant à une même concentration (C1 à C15) : 20 individus ont été prélevés sur chaque banc, et âgés.

Comparison of year-class size in pairs of schools (B1 and B2) of *Brevoortia tyrannus* deriving from the same concentration (C1 to C15): 20 units have been drawn from each school, and aged.

Classe d'âge	Concentrations (C) et bancs (B)															
	C1		C2		C3		C4		C5		C6		C7		C8	
	B1	B2	B1	B2	B1	B2	B1	B2	B1	B2	B1	B2	B1	B2	B1	B2
0	20	20	19	19	20	17	2	2								
I			1			2	11	12	20	20	20	19	18	20	18	19
II						1	6	5					1		1	
TOTAL	20	20	20	19*	20	20	19*	19*	20	20	20	19*	19*	20	19*	19*

Classe d'âge	Concentrations (C) et bancs (B)													
	C9		C10		C11		C12		C13		C14		C15	
	B1	B2	B1	B2	B1	B2	B1	B2	B1	B2	B1	B2	B1	B2
I	18	19	11	13	12	10	13	16	16	14	14	17		
II	1		8	7	8	9	5	3	3	6	4	3		
III			1			1	2	1	1		1			
IV														
V														
TOTAL	19*	19*	20	20	20	20	20	20	20	20	19*	20	20	20

* Âge indéterminé pour un individu de l'échantillon

* Undetermined age for one unit of the sample

des différentes classes d'âges. C'est ce que nous avons tenté de mettre en évidence chez *Brevoortia tyrannus* en comparant des échantillons provenant de différents bancs appartenant à une même concentration (capturés le même jour dans une zone de pêche très restreinte). Les résultats indiquent une bonne uniformité dans la répartition des âges d'un banc à l'autre (tab. 3). Cependant, il serait souhaitable de pratiquer ce test sur des cas plus nombreux, avec des effectifs plus importants et sur d'autres espèces, avant d'en tirer des conclusions plus générales.

Double échantillonnage selon les tailles et les âges

Si les strates sont nombreuses, le nombre total d'individus dont il faudra déterminer l'âge chaque année pourra sembler prohibitif. Pour tenter de le diminuer sans perdre de précision, on peut appliquer la technique du double échantillonnage selon les tailles et les âges, qui consiste à échantillonner les âges à l'intérieur des classes de tailles (Ketchen, 1950; Kimura, 1977). Ceci suppose implicitement une contrainte plus rigide encore que dans le cas précédent : les espérances des proportions de divers groupes d'âge à l'intérieur des classes de taille, devront être les mêmes parmi les divers échantillons disponibles, *i.e.* les bancs dans la plupart des cas. Cette hypothèse paraît cohérente si l'on raisonne au

niveau de l'ensemble d'une population dont les individus sont répartis de façon aléatoire et échantillonnés au hasard. Au niveau des poissons regroupés par banc, même si l'on choisit des strates spatio-temporelles qui correspondent à des concentrations distinctes, l'hypothèse pourrait ne pas être respectée: on peut imaginer que d'un banc à l'autre le jeu des regroupements serait tel que la structure âge-taille serait différente, bien que les tailles moyennes puissent être identiques. Les données mises à notre disposition sur le menhaden (*Brevoortia tyrannus*) ne semblent pas l'indiquer et montrent une assez bonne homogénéité des structures âge-taille inter-banc dans une même concentration (fig. 1). Cependant les effectifs sont bien trop faibles pour obtenir une réponse satisfaisante par des tests statistiques et ce sujet mériterait d'être approfondi. Chez les thonidés par exemple, les travaux de Sharp (1982), fondés sur des similarités génétiques entre individus, indiquent que dans certains cas les bancs constitueraient un regroupement relativement stable dans le temps, ce qui permet d'imaginer des structures taille-âge hétérogènes d'un banc à l'autre. On ne traitera pas ici de l'optimisation du double échantillonnage, sujet déjà étudié par Mackett (1963), bien que le programme informatique correspondant (Abramson, 1971) ne s'applique pas aux stratégies complexes d'échantillonnage.

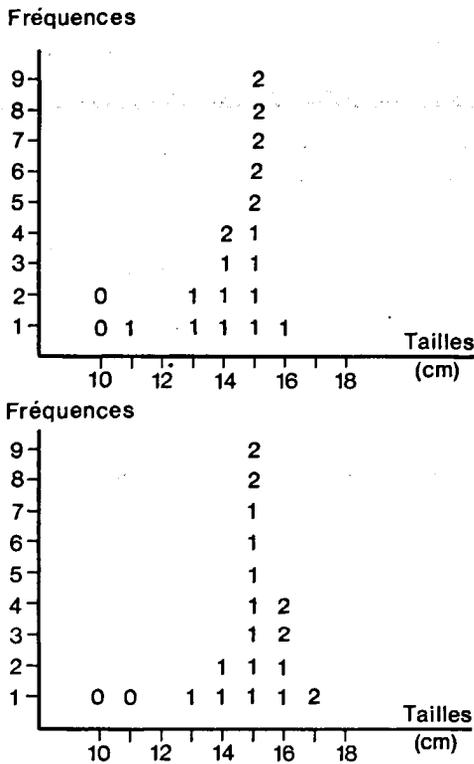


Figure 1
 Un exemple de comparaison de la répartition des âges par classe de taille dans deux bancs de *Brevoortia tyrannus* provenant d'une même concentration : histogramme de fréquences de taille en bâton, où chaque chiffre représente le groupe d'âge de l'un des 19 individus de l'échantillon (âge 0, 1, ou 2 ans).
A comparative example of the distribution of ages by length class inside two schools of Brevoortia tyrannus deriving from the same concentration: size frequency histogram in which each figure represents the age group of each of the 19 individuals from the sample (age 0, 1, or 2 years).

Clé âge/longueur

La méthode de Ketchen (1950) appliquée dans le cadre d'un échantillonnage déjà stratifié, au niveau du temps et des zones de pêche par exemple, suppose que l'on calcule une clé âge/longueur indépendamment pour chaque strate spatio-temporelle, afin d'effectuer des inférences par strate avant de cumuler les résultats. Dans certains cas, où la détermination de l'âge est longue et onéreuse, on est tenté de restreindre les lectures d'âge en utilisant une clé unique âge/longueur, déterminée à partir d'un nombre limité d'individus provenant d'une faible partie des échantillons prélevés pour l'étude des tailles, voire d'échantillons indépendants. Cette pratique peut être source de lourdes erreurs. Hormis les aléas bien connus liés aux variations spatio-temporelles de la croissance (Westreim, Ricker, 1978), on se heurte une fois de plus, dans le cas des poissons pélagiques, aux conséquences du phénomène d'agrégation. En effet, celle-ci se fait par taille et non par âge, de telle sorte que dans certains bancs on surestime la taille moyenne des jeunes individus d'un âge donné, ou l'on sous-estime celle des plus âgés : souvent dans un banc où se regroupent plusieurs classes d'âge, les individus les plus petits du banc sont en fait les plus gros de leur classe d'âge et *vice-versa* (fig. 2, bancs B2 et B3).

Ceci est en tous points comparable au biais mentionné par Ricker (1975) dans l'estimation des âges à partir d'échantillons provenant d'un engin de pêche sélectif : le banc joue ici le rôle de la sélectivité du filet. Si, pour diverses raisons, on est conduit à déterminer une clé âge-longueur à partir d'échantillons ne pouvant provenir d'un double échantillonnage systématique, on s'attachera à obtenir une allocation de ces échantillons à peu près proportionnelle à celle des captures totales, pour une taille modale et une saison données.

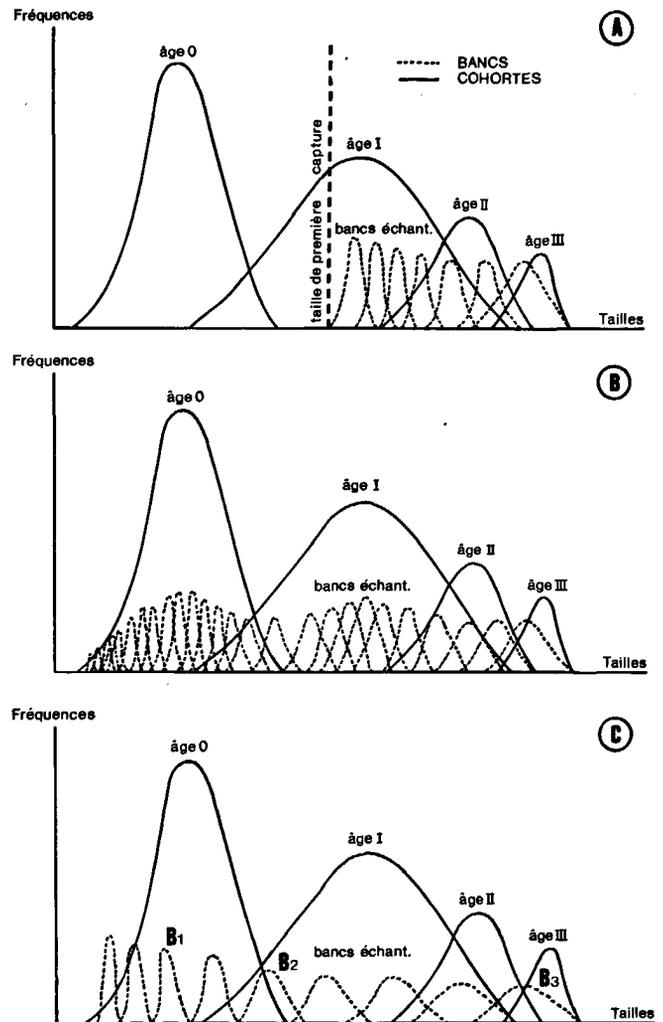


Figure 2
 Différents schémas d'échantillonnage des bancs pour la détermination de la croissance (bancs échantillonnés en pointillé) :
 A : Cas le plus défavorable (âge I) : utilisation des captures commerciales uniquement (surestimation de la taille moyenne, sous-estimation de la variance).
 B : Cas idéal : utilisation de données expérimentales et commerciales, avec pondération des effectifs de divers types de banc par leur abondance relative dans le milieu.
 C : Compromis : répartition uniforme des bancs (bonne estimation des tailles moyennes, surestimation de la variance).
Different sampling strategies for growth determination (sampled schools in broken lines) :
 A : Most unfavourable case (age I) : use of commercial captures only (overestimation of the medium size, underestimation of the variance).
 B : Ideal case: use of experimental and commercial data, weighting the number of the different types of sampled schools according to their relative abundance.
 C : Compromise: uniform unweighted distribution of sampled schools (proper mean length estimation, overestimation of the variance).

Opportunité de ces techniques dans le cas des espèces pélagiques côtières tropicales

Devant ces nombreuses difficultés, on conçoit aisément qu'il soit souhaitable de pratiquer le double échantillonnage fixe des âges, ou dans certains cas d'échantillonner simultanément l'âge et la taille (ou seulement l'âge) de tous les individus prélevés, même si l'on doit en réduire les effectifs. Cependant, les calculs d'effectifs théoriques pour obtenir une précision acceptable des proportions des classes d'âge indiquent que même dans les cas les plus favorables, on devra déterminer l'âge de plusieurs milliers, voire dizaines de milliers d'individus par an.

On a modifié le programme AGEKOM afin de rechercher quels seraient les effectifs minimums à mesurer et âger afin d'obtenir une précision relative de $\pm 5\%$, avec une sécurité de 95 %, sur les proportions P des différentes classes d'âge ($1.96 \sigma_P / P = .05$), en fonction du rapport entre le coût d'une détermination d'âge et celui d'une mensuration. On a estimé que ce rapport était de l'ordre de 20 dans notre exemple sur la pêcherie sardinière sénégalaise de *Sardinella aurita*, cette forte valeur rendant compte de la différence de salaire entre personnel qualifié (lectures d'âge) et non qualifié (mensurations), dans un pays en voie de développement. On a utilisé les distributions de fréquences de taille observées durant une époque où deux classes modales sont capturées (janvier 1981), et une clé âge/longueur « vraisemblable », que l'on a estimée à partir de la courbe de croissance (Boely *et al.*, 1982 *b*) et des études de la variabilité exposées dans la première partie de ce travail.

Si, dans un premier temps, on suppose que cette clé résulte d'un E.A.S. des captures de ce mois, et que ces dernières proviennent d'une strate spatio-temporelle uniforme (bien que ce ne soit pas le cas comme nous le verrons), on note que les effectifs minimums à « âger » sont de l'ordre de plusieurs milliers, même si l'on néglige la classe 12-18 mois (pratiquement absente des débarquements en raison des migrations de cette espèce), ainsi que la classe < 6 mois, partiellement recrutée (tab. 4). On remarque également que l'avantage du double échantillonnage sur l'E.A.S. des âges n'est pas toujours évident.

En fait, la technique d'échantillonnage antérieurement exposée pour cette pêcherie permet d'analyser séparément les concentrations qui sont à l'origine des débarquements de ce mois. Si l'on applique alors les mêmes calculs à chacune de ces concentrations, on aboutit à des effectifs minimums plus faibles que précédemment, mais qui restent de l'ordre du millier d'individus pour lesquels l'âge devra être déterminé. Ces considérations, s'ajoutant aux difficultés de lecture d'âge en milieu tropical, aux insuffisances des modèles structuraux appliqués aux espèces pélagiques côtières, et souvent aux faibles ressources financières dont disposent les pays des régions intertropicales, incitent à une réflexion approfondie avant de lancer de tels programmes d'échantillonnage.

Certains auteurs ont proposé des modèles structuraux n'utilisant que les données de taille et l'équation de la courbe de croissance, ce qui peut paraître séduisant quand on a conscience des difficultés habituelles (Jones, 1981). La méthode est intéressante si l'estimation des paramètres de croissance est plus fiable que la séparation des cohortes dans les captures — ce qui n'est pas toujours le cas comme nous le verrons — et si les tailles des cohortes successives ne se chevauchent pas trop.

CHOIX DES DONNÉES POUR L'ÉTUDE DE LA CROISSANCE

Si l'on étudie la croissance des espèces pélagiques côtières par l'interprétation des pièces anatomiques, on encourt le même risque de biais que celui mentionné pour l'établissement de la grille âge/longueur, mais ici le palliatif sera différent : on ne cherchera pas à obtenir une image de la répartition des âges pour les classes de taille exploitées (fig. 2A), mais plutôt pour l'ensemble de la population cible. Afin d'obtenir une répartition parfaitement représentative de la population, il faudrait disposer d'échantillons prélevés sans sélectivité, par pêche commerciale ou expérimentale, sur des bancs dont les tailles couvriraient toute la gamme existante, puis être en mesure d'appliquer à chacun d'entre eux un facteur de pondération proportionnel à l'abondance dans le milieu naturel (fig. 2B). Ceci est en pratique irréalisable, en particulier pour les jeunes individus. On pourra limiter les biais en choisissant des échantillons, *i.e.* des bancs, dont les tailles modales se répartiront de façon uniforme sur la gamme de taille accessible par pêche (fig. 2C) : la taille moyenne par âge sera dans ce cas probablement bien estimée; en revanche, la distribution des tailles autour de cette moyenne sera faussée (surestimation de l'écart type). En pratique le problème se pose souvent différemment, particulièrement en milieu tropical où la croissance est très rapide, et où la détermination de l'âge par l'intermédiaire des pièces anatomiques est souvent impossible avant un an, c'est-à-dire au cours d'une phase pouvant correspondre à plus de la moitié de la croissance en taille d'un animal donné. On utilise alors l'analyse des fréquences de longueur selon diverses techniques dérivées de la méthode de Petersen. Une fois de plus le mode d'agrégation en bancs de certaines espèces va venir fausser, dans bien des cas, les interprétations des figures obtenues. En effet, la méthode suppose qu'en raison de la durée limitée de la période de reproduction, les tailles observées dans la distribution de fréquence, à un instant donné, correspondent aux tailles des différentes classes d'âge. Le risque sera donc d'attribuer à une classe d'âge une taille modale qui proviendrait en fait du suréchantillonnage d'un seul banc ou d'une concentration homogène en taille : celle-ci, comme nous l'avons vu, peut représenter un mélange de plusieurs cohortes, ou, au contraire, correspondre à une fraction de jeune cohorte pas nécessairement

Tableau 4

Exemple de calcul des effectifs minimums des échantillons d'âge et de taille nécessaires pour obtenir une précision relative ($1.96 \sigma_p/P$) de $\pm 5\%$ sur la proportion des classes d'âge dans les débarquements de *Sardinella aurita* de la pêche sénégalaise en janvier 1981, pour un rapport : coût mensuration/coût d'une détermination d'âge = 20 (programme AGEKOM modifié; voir texte). D.E. : double échantillonnage; E.A.S. : échantillonnage aléatoire simple.

Example of computation of minimum sample sizes for the ageing and measuring required to obtain a relative precision ($1.96 \sigma_p/P$) of $\pm 5\%$ on the year class proportions in the *Sardinella aurita* landings of the Senegalese fishery in January 1981, for a ratio : one ageing cost/one measuring cost = 20 (AGEKOM programme modified; see text). D.E.: double sampling; E.A.S.: simple random sampling.

Classe taille (cm)	Nombre total mois $\times 100$	Nombre concentration 1 $\times 100$	Nombre concentration 2 $\times 100$	Structure d'âge des captures					
				<6 mois	6-12 mois	12-18 mois	18-24 mois	24-36 mois	>36 mois
14	68	68		2	1				
15	730	730		6	3				
16	1 764	1 764		5	5				
17	2 938	2 938		2	11				
18	2 907	2 907		1	20				
19	1 825	1 825			25	1			
20	888	888			17	1			
21	650	602	48		8	2			
22	761	595	166		5	3			
23	854	380	474		4	3			
24	1 379	61	1 318		2	5	3		
25	2 424		2 424			4	5		
26	2 942		2 942			2	10		
27	3 795		3 795				15	9	
28	4 829		4 829				10	21	4
29	6 929		6 929				5	35	10
30	6 429		6 429				1	20	17
31	2 429		2 429					1	10
32	262		262					4	4

CAPTURES TOTALES DU MOIS

p : Proportions par classe d'âge (%)	4.62	23.9	7.04	19.7	31.0	13.7
Précision absolue 95 % : ($1.96 \sigma_p$) 100	0.23	1.19	0.35	0.99	1.55	0.69
D.E. : effectif minimum à mesurer	81 740	13 161	49 526	16 673	8 833	21 855
D.E. : effectif minimum à « âger »	22 672	1 689	15 656	4 195	2 433	7 965
E.A.S. : effectif minimum à « âger »	34 912	5 414	18 355	4 982	3 341	9 527

CAPTURES CONCENTRATION 1

p : Proportions par classes d'âge (%)	15.7	79.0	5.14	0.14	0	0
Précision absolue 95 % : ($1.96 \sigma_p$) 100	0.79	3.95	0.26	0.01		
D.E. : effectif minimum à mesurer	20 049	895	49 526	3×10^6		
D.E. : effectif minimum à « âger »	6 394	346	15 656	9×10^5		
E.A.S. : effectif minimum à « âger »	6 504	464	57 332	2×10^7		

CAPTURES CONCENTRATION 2

p : Proportions par classes d'âge (%)	0	2.11	7.81	27.5	40.3	22.3
Précision absolue 95 % : ($1.96 \sigma_p$) 100		0.11	0.39	1.37	2.01	1.12
D.E. : effectif minimum à mesurer		189 051	45 057	10 361	5 376	13 625
D.E. : effectif minimum à « âger »		48 079	13 732	2 947	1 823	3 904
E.A.S. : effectif minimum à « âger »		269 752	19 733	3 499	2 284	4 985

représentative de la taille moyenne de tous les individus du même âge dans la population. On pourra limiter ce risque par un échantillonnage stratifié, ou bien à plusieurs niveaux, sans être certain, comme nous l'avons vu, que celui-ci atteigne parfaitement son but.

Ici encore, le recrutement dans la pêcherie peut n'intéresser que la fraction des individus les plus gros d'une cohorte (fig. 2A), le pêcheur ou son engin de pêche sélectionnant les bancs d'individus présentant une taille suffisamment grande. Dans ce cas, le premier mode observé ne sera pas représentatif de l'ensemble de la cohorte. De plus, si la reproduction est étalée dans le temps, on pourra observer un premier mode (voire plusieurs) stationnaire. Tel est le cas pour les sardinelles du Sénégal où, en dépit d'une vitesse de croissance très rapide, on observe durant plusieurs mois une étonnante stabilité des tailles capturées, liée également au phénomène d'émigration (Boely *et al.*, 1982 a).

Dans le cas de reproduction étalée tout au long de l'année, la tentation est grande de vouloir appliquer la méthode de Petersen sur des fractions de cohorte, ce qui sous-entend qu'il y aurait des pulsations dans la reproduction. Plusieurs exemples existent dans la littérature et nous avons également appliqué ce raisonnement pour établir, à partir des données de pêche à la senne de plage, la croissance des jeunes *Sardinella aurita* au Sénégal (Boely *et al.*, 1982 b). On peut alors utiliser deux procédures. La première consiste à rassembler les fréquences de taille d'un maximum d'échantillons prélevés sur une courte période (une semaine par exemple), et à rechercher les modes et leur progression dans le temps. Il s'agit là de la méthode de Petersen appliquée à de courts intervalles de temps, mais les filiations modales ne sont pas toujours aisées à établir, et parfois une même figure peut conduire à différentes interprétations. La deuxième procédure est beaucoup plus hasardeuse : elle consiste à rechercher la filiation modale d'un échantillon à l'autre, c'est-à-dire d'un banc à l'autre dans le cas des jeunes poissons pélagiques côtiers. Or on ignore s'il existe une phase suffisamment longue de stabilité du regroupement (gamme de taille 1, fig. 12, première partie) pour permettre de telles études sur plusieurs mois, ou si, au contraire, les échanges entre bancs sont permanents et très précoces (gamme 2), se produisant bien avant que l'on puisse les mettre en évidence par lecture des pièces anatomiques. Pour *Sardinella aurita* tout ou moins, cette dernière hypothèse nous semble la plus probable, compte tenu des observations éthologiques mentionnées dans la première partie de cette étude. Les deux procédures ont cependant été utilisées pour l'étude de la croissance de cette espèce au Sénégal, aussi les résultats doivent-ils être considérés comme provisoires, même si l'on considère que l'étude des moyennes vertébrales permettait de s'assurer que l'on suivait toujours la même cohorte saisonnière, comme l'avaient déjà fait Gheno et Le Guen (1968) au Congo.

CALCUL DES PARAMÈTRES DE L'ÉQUATION DE VON BERTALANFFY

Du fait que la croissance des différents individus d'une même cohorte est fortement variable, le mode de calcul des paramètres de l'équation de Von Bertalanffy introduit une sous-estimation de la valeur moyenne de K, comme l'a montré Sainsbury (1980). Le biais sera surtout important si l'on analyse des données d'accroissement de taille (marquage, méthode de Petersen par exemple) et si la variabilité relative de K (coefficient de variation) est importante; l'étude des écarts type par classe d'âge suggère que tel est bien le cas chez les espèces pélagiques côtières que nous avons étudiées. En revanche, les résultats obtenus par détermination de l'âge absolu (lecture des pièces osseuses par exemple) sont acceptables.

En conséquence, lorsque l'on utilise la méthode de Petersen, ou une méthode dérivée, il est recommandé de tenter de déterminer une date de naissance moyenne des groupes d'âge, par l'étude de l'ichtyoplancton et de la maturité sexuelle en particulier, afin d'utiliser les formules relatives aux âges absolus plutôt qu'aux âges relatifs.

Afin de pallier les difficultés liées d'une part à la décomposition des fréquences de taille plurimodales, et d'autre part à l'estimation des paramètres de croissance, Schnute et Fournier (1980) ont proposé une approche originale qui consiste à effectuer simultanément les deux tâches. Ceci présente l'avantage de fournir une interprétation des données plus objective et cohérente. En contrepartie, la méthode impose deux contraintes majeures:

- a) réaliser un échantillonnage relativement représentatif de la population quant à la proportion des classes d'âge, ce qui nous ramène aux problèmes précédemment évoqués;
- b) effectuer des hypothèses déterminantes sur la structure des écarts type à l'intérieur des classes d'âge, faute de quoi le modèle présente trop de degrés de liberté et peut donc conduire à des solutions multiples. Ce problème se rencontre également dans les programmes qui n'effectuent que la décomposition d'un mélange de distributions normales, tels que NORMSEP (Hasselblad, 1966; Abramson, 1971).

Une meilleure connaissance des relations entre taille moyenne (ou âge) et écart type à l'intérieur des cohortes peut permettre de réduire le nombre de degrés de liberté, et par là d'effectuer, à l'aide des programmes précédents, des choix décisifs entre des solutions opposées. Ceci peut être obtenu à l'aide d'estimations approximatives de la durée de la période de ponte, de la vitesse de croissance et de sa variabilité (on peut estimer à ce niveau que σ_K est proportionnel à K), en fonction de l'appartenance taxonomique, des conditions hydroclimatiques et de la richesse du milieu. Le programme de simulation (en basic étendu) utilisé pour les calculs présentés dans la première partie de ce travail (fig. 2) est disponible auprès de l'auteur. Le but est d'obtenir

une évaluation grossière des paramètres de la relation entre les tailles moyennes L et les écarts type σ_L . Comme nous l'avons vu, pour la phase exploitée, cette relation est souvent de la forme:

$$L = a \sigma_L + b. \quad (3)$$

Les valeurs des paramètres de régression ont délibérément été omises dans la première partie de l'article car ils n'ont pas de signification statistique, en raison de la structure des données. Ils représentent cependant une approximation suffisante pour ce type d'approche, qui a pour unique finalité d'obtenir des valeurs initiales raisonnables, pour des calculs itératifs.

Si la décomposition des fréquences plurimodales se réalise plus facilement avec les valeurs des paramètres de la relation (3), obtenus à partir des bancs, qu'avec ceux obtenus à partir des cohortes, il sera alors fort probable que l'on ait dissocié des bancs ou des concentrations, mais non des cohortes (voir chapitre précédent).

Par ailleurs nous avons vu, à propos de l'étude du menhaden, que la simulation de la relation entre taille moyenne et écart type dans les cohortes pouvait permettre, dans une certaine mesure, de vérifier la compatibilité entre les paramètres de croissance d'une part, et les données sur la reproduction et la structure du stock d'autre part. Cependant, il est bien évident que l'on ne peut pas espérer raisonnablement obtenir tous les paramètres d'un stock à partir d'une ou deux sources d'information, telles que la distribution des tailles et les structures anatomiques indiquant la croissance.

Notons enfin que si les taux de croissance sont utilisés avec la méthode du rétrocalcul de l'âge, on devra se souvenir de l'existence du phénomène de Lee (1912), et de façon générale de tous les phénomènes de mortalité différentielle selon la taille, auxquels on palliera par les méthodes usuelles, parfaitement résumées par Ricker (1969; 1975).

CONSÉQUENCES SUR L'ÉVALUATION ET LA GESTION DES STOCKS

On ne développera pas ici les conséquences du phénomène d'agrégation sur l'évaluation des ressources par l'intermédiaire des modèles globaux, ceci ayant déjà fait l'objet de nombreux travaux, dont ceux de Clark (1974), Laurec et Le Guen (1977) Clark et Mangel (1978), Sharp (1978), Ultang (1980) et Saville (1980). Au niveau des modèles structuraux, les biais mentionnés ci-dessus auront pour conséquence d'introduire des erreurs dans les paramètres (croissance et mortalité en particulier), lesquelles se répercuteront sur les évaluations des stocks. Le cas de la propagation des erreurs dans l'analyse des cohortes a déjà été analysé (Ultang, 1977; Mesnil, 1980).

Au niveau de la gestion des stocks pélagiques côtiers, le phénomène supplémentaire qui nous paraît essentiel est le regroupement de différentes espèces au sein d'un même banc. Dans certains cas l'association est si fréquente qu'il devient très difficile de gérer indépendamment les deux stocks (tab. 5). La seule

Tableau 5 :

Taux de mélange de *Sardinella aurita* (*S.a.*) ou de *Sardinella maderensis* (*S.m.*) avec d'autres espèces dans la senne des sardiniers dakarois en 1979 (seuil de 95 % du poids de l'espèce dominante appliqué à la définition des « prises monospécifiques »).

Mixing rate of Sardinella aurita (S.a.) or Sardinella maderensis (S.m.) with other species in the purse seine of sardine-boats from Dakar in 1979 (threshold of 95% of the dominant species weight applied to the definition of « monospecific catches »).

Mois	Prises totales par espèce		Prises monospécifiques		Prises plurispécifiques			
	<i>S.a.</i> (t)	<i>S.m.</i> (t)	<i>S.a.</i> (%)	<i>S.m.</i> (%)	% <i>S.a.</i> mélangée à :		% <i>S.m.</i> mélangée à :	
					<i>S.m.</i> (%)	Autres (%)	<i>S.a.</i> (%)	Autres (%)
I	751	22	89	0	7	4	64	36
II	1 146	0	82	0	0	18	0	0
III	1 093	0	33	0	0	67	0	0
IV	380	10	93	60	0	7	0	40
V	1 459	220	60	0	32	8	74	26
VI	1 831	1 507	4	13	93	3	85	2
VII	1 409	2 572	1	34	98	1	65	1
VIII	152	1 158	0	76	92	8	21	3
IX	392	1 245	13	78	64	23	19	3
X	868	876	35	17	62	3	74	9
XI	1 249	883	25	10	71	4	75	15
XII	2 866	224	76	3	22	2	92	5
TOTAL (t) (%)	13 596 —	8 716 —	6 130 45	3 176 36	6 064 45	1 402 10	5 140 59	401 5

possibilité d'intervention séparée sur les deux stocks sera de moduler la pêche durant les saisons ou les périodes de vie où les espèces sont dissociées, ce qui n'est jamais aisé, et fréquemment impossible. Il reste la solution de considérer que les deux espèces occupent la même niche écologique et de s'autoriser à effectuer un modèle unique de production, bien que cette issue ne soit pas toujours parfaitement justifiée. On retrouve ici encore une similitude avec les espèces démersales, dont plusieurs peuvent être capturées dans un même coup de chalut.

CONCLUSION

Dans les pêcheries pélagiques, le banc constitue généralement la cible unitaire de capture, et la notion de cohorte, chère au biologiste des pêches, n'a pas plus de support matériel pour le pêcheur qu'elle n'en a pour le poisson. Ce chercheur est donc conduit à estimer l'importance numérique des cohortes par un plan d'échantillonnage généralement complexe. Il utilisera les techniques usuelles de l'échantillonnage à plusieurs niveaux ou de stratification, mais ici il est souvent difficile de définir des strates ou des unités d'échantillonnage homogènes, en raison des migrations de ces espèces qui sont peu inféodées au type de fond.

Les concentrations, où se rassemblent plusieurs bancs ayant des structures de taille et d'âge similaires, constituent théoriquement des unités primaires d'échantillonnage idéales. Cependant elles sont souvent difficiles à identifier, sauf *a posteriori* ou dans certains cas tels que celui exposé concernant la pêcherie sardinière sénégalaise. De plus, l'homogénéité des concentrations n'est peut-être pas une règle générale applicable à toutes les espèces pélagiques. Cette homogénéité est requise au plus haut niveau si l'on utilise la technique du double échantillonnage des tailles et des âges, puisqu'elle suppose une distribution semblable des âges à l'intérieur des classes de taille lorsque, dans une même concentration, on passe d'un banc à un autre.

La plupart des engins de pêche des espèces pélagiques côtières, contrairement au chalut de fond, ne sont pas sélectifs quant à la taille des individus capturés parmi la fraction exploitée de la population, et le biologiste des pêches s'en réjouit. Malheureusement, le mode d'agrégation de ces espèces est tel que la capture d'un banc, par une senne tournante par exemple, peut être assimilée au résultat de la pêche d'un chalut très sélectif, par échappement et par évitement, sur une population de poissons répartie de façon aléatoire, avec ici autant de types de chalut

qu'il existe de types de bancs. Pour cette raison, le choix des échantillons dans lesquels on étudiera les pièces anatomiques, pour déterminer la grille âge/longueur ou la croissance, devra être raisonnée. tout comme dans le cas des espèces démersales. De plus, si l'on utilise la méthode de Petersen, ou celles qui en dérivent, pour calculer indirectement la vitesse de croissance, on risquera d'attribuer à une classe d'âge une classe modale qui n'est autre que celle d'un banc ou d'une concentration, suréchantillonnée. L'usage de cette méthode donnera des résultats encore plus hasardeux si on l'applique à des échantillons non regroupés, pratique courante pour l'étude de la croissance des juvéniles. Les filiations modales obtenues peuvent n'avoir aucun lien avec l'augmentation réelle de taille de la classe d'âge.

En raison de la forte variabilité des taux de croissance individuels chez les espèces pélagiques côtières tropicales, la méthode de calcul des paramètres de croissance moyens d'une population, décrite par l'équation de Von Bertalanffy, introduit une sous-estimation de K, en particulier si l'on utilise des données d'accroissement de longueur plutôt que des âges absolus.

Du fait que, pour certaines espèces pélagiques côtières tropicales, le regroupement des individus en bancs s'effectue plus sur des critères de taille qu'en fonction de l'appartenance spécifique, la gestion des stocks ne peut dans bien des cas s'envisager indépendamment pour chaque espèce.

Il est évident que toutes les erreurs d'estimation des paramètres biologiques et des structures de population qui viennent d'être évoquées, fausseront les résultats des divers modèles de production; elles peuvent invalider les conclusions que l'on peut en tirer sur l'évaluation des potentiels et la gestion des stocks. Dans le cas des poissons pélagiques côtiers, une étude plus approfondie des mécanismes d'agrégation et de la variabilité des tailles individuelles semble constituer une voie de recherche fructueuse, en particulier lorsque la croissance est rapide et que la durée de la période de reproduction n'est pas négligeable par rapport à la durée de la phase de forte croissance des individus.

Remerciements

Je remercie tous les collègues qui ont bien voulu me faire part de leurs commentaires sur cet article, et plus particulièrement S. Frontier, Ph. Gros, A. Laurec et S. Garcia pour leurs suggestions.

RÉFÉRENCES

- Abramson N.J., 1971. Computer programs for fish stock assessment, *FAO Fish. Tech. Pap.*, **101**, 1-54.
- Boély T., Chabanne J., Fréon P., Stequert B., 1982 a. Cycle sexuel et migrations de *Sardinella aurita* sur le plateau continental ouest-africain, des îles Bissagos à la Mauritanie, *Rapp. PV Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, **180**, 350-355.
- Boély T., Fréon P., Stequert B., 1982 b. La croissance de *Sardinella aurita* (Val. 1847) au Sénégal, *Océanogr. Trop.*, **17**, 2, 103-119.
- Clark C.W., 1974. Possible effects of schooling on the dynamics of exploited fish populations, *J. Cons. Explor. Mer*, **36**, 1, 7-14.
- Clark C.W., Mangel M., 1978. Aggregation and fishing dynamics: a theoretical study of schooling and the purse seine tuna fisheries, *Fish. Bull.*, **77**, 2, 317-337.
- Cochran W.G., 1977. *Sampling techniques*, John Wiley and sons, New York, 428 p.
- Fréon P., 1984. La variabilité des tailles individuelles à l'intérieur des cohortes et des bancs de poissons; 1^{re} partie : observations et interprétation, *Oceanol. Acta*, **7**, 4, 457-468.
- Frontier S., 1980. *Abrégé de méthodes statistiques; application à la biologie, la médecine et l'écologie*, Masson, Paris, 242 p.
- Frontier S., 1983. *Stratégies d'échantillonnage en écologie*, Masson, Paris, 494 p.
- Gheno Y., Le Guen J.-C., 1968. Détermination de l'âge et croissance de *Sardinella eba* (Val.) dans la région de Pointe-Noire, *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, **6**, 2, 69-82.
- Haldane J.B.S., 1945. On a method of estimating frequencies, *Biometrika*, **33**, 222-225.
- Hasselblad V., 1966. Estimation of parameters for a mixture of normal distributions, *Technometrics*, **8**, 431-444.
- Jones R., 1981. The use of length composition data in fish stock assessment (with notes on VPA and cohorts analysis), *FAO Fish. Circ.*, **734**, 55 p.
- Ketchen K.S., 1950. Stratified subsampling for determining age distribution, *Trans. Am. Fish. Soc.*, **79**, 205-212.
- Kimura D., 1977. Statistical assessment of the age-length key, *J. Fish. Res. Board Can.*, **34**, 3, 317-324.
- Kroger R.L., Guthrie J.F., 1983. Migrations of tagged juvenile Atlantic menhaden, *Trans. Am. Fish. Soc.*, **102**, 2, 417-422.
- Laurec A., Le Guen J.-C., 1977. Cpue des senneurs et abondance; impact des structures fines, *Rec. Doc. Sci. ICCAT*, **6**, 30-54.
- Laurec A., Le Guen J.-C., Frontier S., 1983. Collecte de l'information pour une gestion rationnelle des stocks halieutiques, in : *Stratégies d'échantillonnage en écologie*, édité par S. Frontier, Masson, Paris, 385-486.
- Lee R.M., 1912. An investigation into the methods of growth determination in fishes, *Cons. Explor. Mer, Publ. de circonstance*, 63-35.
- Mackett D. J., 1963. A method of sampling the Pacific albacore *Thunnus germon* catches for relative age composition, *Proc. World Sci. Meet. Biol. Tunas Rel. Sp.*, *FAO Fish. Rep.*, **3**, 6, 1335-1366.
- Mesnil B., 1980. Théorie et pratique de l'analyse des cohortes, *Rev. Trav. Inst. Pêches Mar.*, **44**, 2, 119-155.
- Muller D.E., 1956. A method for solving algebraic equations using an automatic computer, *MTAC*, **10**, 68-81.
- Nieland H., 1980. Die nahrung von Sardinen, Sardinenellen, und mainfischen vor der westküste Afrikas, *Ber. Inst. Meeres. Christian-Albrechts-Univ. Kiel*, **75**, 137 p.
- Ricker W.E., 1969. Effects of size-selective mortality and sampling bias on estimate of growth, mortality, production and yield, *J. Fish. Res. Board Can.*, **26**, 3, 479-541.
- Ricker W.E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations, *Bull. Fish. Res. Board Can.*, **191**, 382 p.
- Sainsbury K. J., 1980. Effect of individual variability on the Von Bertalanffy growth equation, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **37**, 2, 241-247.
- Saville A., 1980. The assessment and management of pelagic fish stocks. A symposium hold in Aberdeen 3-7/7/1978, *Rapp. PV Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, **177**, 517 p.
- Scherrer B., 1983. Techniques de sondage en écologie, in : *Stratégie d'échantillonnage en écologie*, édité par S. Frontier, Masson, Paris, 63-162.
- Schnute J., Fournier D., 1980. A new approach to length frequencies analysis : growth structure, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **37**, 9, 1337-1351.
- Sharp G.D., 1978. Behavioral and physiological properties of tuna and their effects on vulnerability to fishing gear, in : *The physiological ecology of tunas*, edited by G.D. Sharp and A.E. Dizon, Academic Press, New York, San Francisco, London, 397-450.
- Sharp G.D., 1982. What is a tuna school?, *Doc. interne ICCAT*, 69 p.
- Snedecor G.W., Cochran W.C., 1957. *Statistical methods*, Iowa State College Press, Ames, Iowa, 593 p.
- Stark P.A., 1970. *Introduction to numerical methods*, MacMillan company, Collier-MacMillan limited, Londres, 95-96.
- Ultang O., 1977. Sources of errors in and limitations of virtual population analysis (cohort analysis), *J. Cons. Int. Explor. Mer*, **37**, 3, 249-260.
- Ultang O., 1980. Factors affecting the reaction of pelagic fish stocks to exploitation and requiring a new approach to assessment and management, *Rapp. PV Cons. Int. Mer*, **177**, 489-504.
- Westheim S.J., Ricker W.E., 1978. Bias using an age-length key to estimate age frequency distributions, *J. Fish. Res. Board Can.*, **35**, 184-189.

ANNEXE

Calcul des effectifs minimums pour estimer la proportion des âges dans un banc

La correction pour population finie ne se justifie pas dans le cas des bancs de poissons pélagiques, d'effectif toujours très élevé. L'intervalle de confiance i avec correction de continuité des limites peut se calculer de la façon suivante, en utilisant les symboles déjà définis (Snedecor, Cochran, 1957) :

$$i = Z_{\alpha} \sqrt{Pq/n} + 1/2n. \quad (4)$$

Le développement de cette formule nous a conduits à déterminer n comme étant la racine la plus élevée d'une équation du second degré :

$$4i^2 n - 4(Z_{\alpha}^2 pq + i)n + 1 = 0, \quad (5)$$

$$\text{soit : } n = (-B + \sqrt{B^2 - 4A})/2A \quad (6)$$

$$\text{où : } A = 4i^2 \text{ et } B = -4(Z_{\alpha}^2 pq + i)$$

Frontier (1980) remarque cependant que l'intervalle d'estimation de P n'est pas symétrique par rapport à p et que ses bornes P_1 et P_2 sont les racines d'une équation du second degré, laquelle peut s'écrire (en généralisant la formule pour une probabilité α) :

$$(p - P_i)^2 = Z_{\alpha}^2 P_i (1 - P_i)/n \quad (7)$$

$$\text{soit : } P_i = P_1, P_2 = (2npZ_{\alpha}^2 \pm \sqrt{4Z_{\alpha}^2 npq + Z_{\alpha}^4})/2(n + Z_{\alpha}^2), \quad (8)$$

d'où l'on tire n , soit en fonction de l'une des deux bornes P_i :

$$n = Z_{\alpha}^2 P_i (1 - P_i) / (p - P_i)^2, \quad (9)$$

soit en fonction de l'intervalle $P_2 - P_1$:

$$P_2 - P_1 = \sqrt{4Z_{\alpha}^2 npq + Z_{\alpha}^4} / (n + Z_{\alpha}^2); \quad (10)$$

dans ce cas n est la racine la plus élevée d'une équation du second degré, soit :

$$n = (-B + \sqrt{B^2 - 4AC})/2A \quad (11)$$

$$\text{où : } A = (P_2 - P_1)^2;$$

$$B = 2Z_{\alpha}^2 (P_2 - P_1)^2 - 4Z_{\alpha}^2 pq \text{ et}$$

$$C = Z_{\alpha}^4 (P_2 - P_1)^2 - Z_{\alpha}^4.$$

Si l'on applique la correction de continuité des limites, on peut ici encore obtenir les effectifs n_1 ou n_2 en fonction de l'une des deux bornes P_1 ou P_2 :

$$p - P_1 = Z_{\alpha} \sqrt{P_1 (1 - P_1)/n} + 1/2n \quad (12)$$

$$\text{et } P_2 - p = Z_{\alpha} \sqrt{P_2 (1 - P_2)/n} + 1/2n. \quad (13)$$

Dans ce cas n_1 et n_2 correspondent aux deux racines suivantes :

$$n_1 = (-B_1 + \sqrt{B_1^2 - 4A_1C})/2A_1 \quad (14)$$

$$n_2 = (-B_2 + \sqrt{B_2^2 - 4A_2C})/2A_2 \quad (15)$$

$$\text{où : } A_1 = P_1^2 - 2pP_1 + p^2;$$

$$A_2 = P_2^2 - 2pP_2 + p^2$$

$$B_1 = Z_{\alpha}^2 P_1^2 + P_1 - Z_{\alpha}^2 P_1 - p;$$

$$B_2 = Z_{\alpha}^2 P_2^2 - P_2 - Z_{\alpha}^2 P_2 + p$$

$$C = 1/4.$$

Le calcul de n en fonction de l'intervalle $P_2 - P_1$ résulte d'une équation moins facile à résoudre :

$$P_2 - P_1 = (2 + \sqrt{D_1} + \sqrt{D_2})/2A, \quad (16)$$

où D_1 et D_2 sont les discriminants correspondant aux équations du second degré qui permettent de calculer P_1 et P_2 , soit :

$$P_1 = (-B - \sqrt{D_1})/2A \text{ et}$$

$$P_2 = (-B + \sqrt{D_2})/2A \quad (17)$$

$$\text{où : } A = n + Z_{\alpha}^2;$$

$$B_1 = -2np + 1 - Z_{\alpha}^2;$$

$$B_2 = -2np - 1 - Z_{\alpha}^2$$

$$D_1 = Z_{\alpha}^2 (4np - 2 + Z_{\alpha}^2 - 4np^2 + 4p - 1/n);$$

$$D_2 = Z_{\alpha}^2 (4np + 2 + Z_{\alpha}^2 - 4np^2 - 4p - 1/n)$$

L'équation (16) peut se résoudre par diverses méthodes, partiellement (Muller, 1956) ou totalement (Stark, 1970) itératives. On aura alors avantage à utiliser la valeur obtenue par l'équation (11) comme valeur initiale.

En appliquant ces diverses formules à quelques exemples, on se rend compte que la correction de continuité des limites offre un certain intérêt lorsque n est inférieur à 200, c'est-à-dire pour de faibles précisions relatives (tab. 2).

Si l'on ne s'intéresse qu'à l'intervalle de confiance global ($P_1 - P_2$), les formules (6), (10) ou (16) procurent des résultats peu différents les uns des autres. En revanche, si pour plus de rigueur on se fixe comme objectif de ne pas voir la proportion théorique P sortir du demi-intervalle le plus étroit (soit $P - P_1 > 0$ si $p < 0.5$ ou $P_2 - P > 0$ si $p > 0.5$), avec une probabilité α , alors les valeurs de n obtenues à partir des formules (10) ou (16) seront supérieures aux précédentes, et ce d'autant plus que p sera différent de 0.5 (tab. 2).

On notera enfin que toutes les formules précédentes ne sont pas valables pour des faibles proportions (p ou $q < 0.1$). Dans ces cas, on peut avoir recours à la méthode d'échantillonnage inverse de Haldane (1945), qui consiste à échantillonner en continu jusqu'à l'obtention d'un effectif minimum des individus présentant la plus faible proportion dans la population.