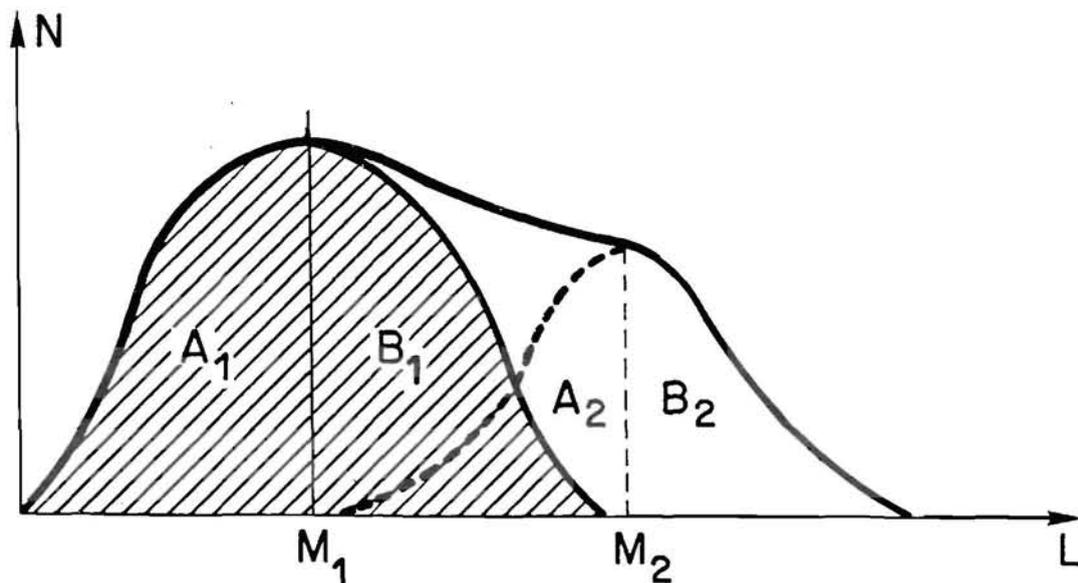




Laboratoire des Pêches
IFREMER BREST

Institut Français de Recherche Scientifique
pour le Développement en coopération
ORSTOM

**COMPARAISON DE METHODES DE DECOMPOSITION
DE DISTRIBUTIONS POLYMODALES DE FREQUENCES
DE LONGUEURS EN DISTRIBUTIONS
UNIMODALES SUCCESSIVES
(NORMSEP - MIX - MAXIMUMS SUCCESSIFS),
APPLICATION AUX "BOSSUS"
(*Pseudotolithus elongatus*) DU CONGO**



JUIN 1989

J.C. LE GUEN
Y. MORIZUR

**COMPARAISON DE METHODES DE DECOMPOSITION
DE DISTRIBUTIONS POLYMODALES DE FREQUENCES
DE LONGUEURS EN DISTRIBUTIONS
UNIMODALES SUCCESSIVES
(NORMSEP - MIX - MAXIMUMS SUCCESSIFS),
APPLICATION AUX "BOSSUS"
(*Pseudotolithus elongatus*) DU CONGO**

J.C. LE GUEN
Directeur de recherche de l'ORSTOM
Professeur à l'ENSAR

Y. MORIZUR
Chercheur à l'IFREMER Brest

COMPARAISON DE METHODES DE
DECOMPOSITION DE DISTRIBUTIONS
POLYMODALES DE FREQUENCES DE
LONGUEURS EN DISTRIBUTIONS
UNIMODALES SUCCESSIVES
(NORMSEP - MIX - MAXIMUMS SUCCESSIFS),
- APPLICATION AUX "BOSSUS" (*Pseudotolithus elongatus*)
DU CONGO

RÉSUMÉ

A partir des mensurations effectuées sur des échantillons de *Pseudotolithus elongatus* au Congo dans les années 60 et des sous-échantillons récoltés pour l'estimation de l'âge par interprétation des otolithes, nous avons pu comparer les résultats obtenus dans la décomposition des distributions de fréquences de longueurs en distributions unimodales successives par différentes méthodes.

La méthode des maximums successifs a donné des résultats pratiquement identiques à celle des "lectures d'âges". Les programmes NORMSEP et MIX ont donné pour leur part des résultats beaucoup plus difficiles à homologuer d'un point de vue biologique en dépit de leurs finesses mathématiques. Les distributions de fréquences de longueurs d'une cohorte étant souvent symétriques, l'application de la méthode des maximums successifs est fortement conseillée en l'absence de certitude sur la normalité.

ABSTRACT

Length measurements on *Pseudotolithus elongatus*' samples from the Congo were recorded in the 60^s. Subsamples were collected in order to be "aged" by otoliths' reading. The size frequency distributions were splitted into successive unimodal distributions by different methods. Their results were compared.

The results obtained from the "successive maximums' method" were similar to those from the "otoliths' reading". The programs NORMSEP and MIX gave results far more difficult to interpret biologically speaking in spite of their mathematical quality.

Because many length frequency distributions of a cohort are symmetrical in nature, we suggest applying the "successive maximums' method" if there is no evidence of normality.

INTRODUCTION

Selon Daget et Le Guen (1975), une population est un système bioénergétique ouvert qui échange constamment de l'énergie avec son environnement. Une partie de l'énergie empruntée au milieu extérieur est transformée en matière vivante. Par le jeu de la reproduction, de la croissance individuelle et éventuellement de l'immigration en provenance d'autres populations de la même espèce, la biomasse, c'est-à-dire le poids total de matière vivante, tend à augmenter. En même temps, l'émigration éventuelle et surtout la mortalité, y compris celle due aux prédateurs et à l'exploitation par l'homme, tendent à réduire la biomasse. Si le bilan est positif, la population s'accroît ; dans le cas inverse, elle décline. La dynamique des populations a pour objet d'étudier les effets de ces forces antagonistes, non en termes de bilan énergétique mais en termes de structure démographique et subséquemment en termes de biomasse.

La population comportant en général des animaux de différents âges, il existe une pyramide des âges plus connue sous l'appellation de structure démographique qui est pourtant étymologiquement impropre (Laurec et Le Guen, 1981). C'est à partir des structures démographiques et de leur évolution liée à l'exploitation que peuvent être calculés les coefficients de mortalité totale, naturelle et due à la pêche Z, M et F.

Dans les cas les plus favorables, la reproduction prend place chaque année sur une courte période qui est la même pour l'ensemble de la population. On arrive à distinguer des cohortes de poissons nés la même année par leurs tailles qui se répartissent autour d'une valeur moyenne. On peut alors directement interpréter les histogrammes de fréquences de longueurs en termes de structures démographiques. Les histogrammes de fréquences de "longueurs prédorsales" des albacores (*Thunnus albacares*), à Pointe Noire au Congo en 1969, permettent ainsi de séparer distinctement les deux premiers groupes d'âges successifs dans les débarquements (figure 1).

L'utilisation des histogrammes de fréquences de longueurs pour étudier la croissance des espèces halieutiques a été introduite par Petersen (1892). Il est bon de rappeler que cette méthode consiste à suivre les accroissements des valeurs modales et est strictement limitée à la recherche des filiations temporelles des différents modes.

Il arrive fréquemment que les chercheurs confondent la méthode de Petersen avec celle de D'Arcy Thompson (1948) qui consiste à ne considérer qu'une distribution polymodale de fréquences de longueurs et à faire l'hypothèse que les valeurs modales successives correspondent à la taille moyenne de poissons de classes d'âge également successives. Cette confusion et ses dangers ont été signalés par Ricker (1958):

"Much early work by D'Arcy Thompson and others, using Petersen's method, was later shown to be inaccurate because a succession of modes had been treated as belonging to successive

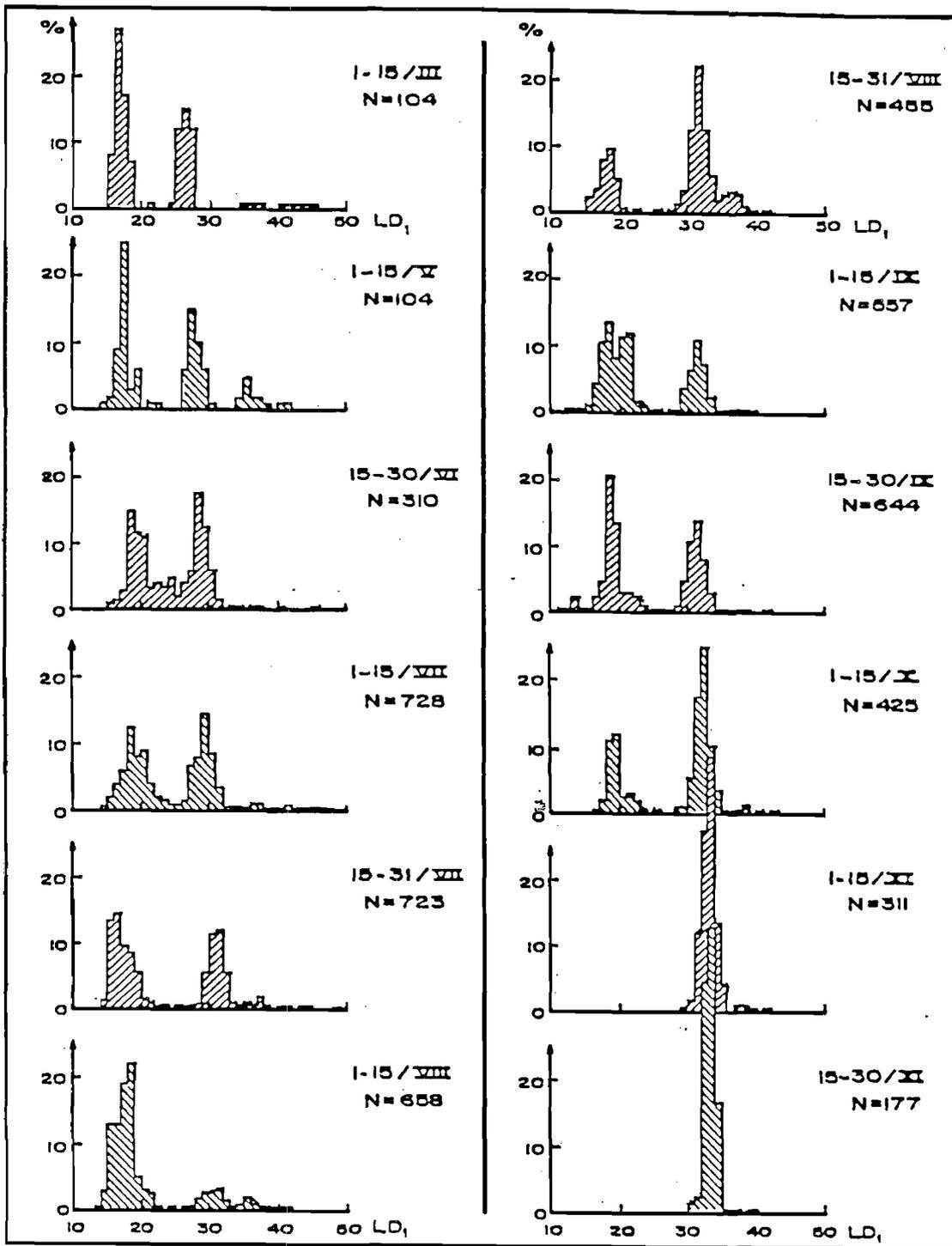


Figure 1 - Distributions en pourcentage des longueurs prédorsales des albacores (*Thunnus albacares*) mesurés à Pointe Noire en 1967 (LE GUEN et al : 1969)

year-classes, when in fact they represented only dominant year classes which were separated by one or more scarce broods". Quoiqu'il en soit la méthode de Petersen est associée aujourd'hui à la décomposition des distributions polymodales en groupes unimodaux successifs de longueurs qui peuvent servir aux recherches de filiations modales mais aussi s'interpréter en groupes d'âges. Le problème de cette décomposition en distributions unimodales successives est devenu fondamental en gestion des stocks. Il n'a de solution définie que si l'on fait certaines hypothèses sur les distributions. Pour résoudre le problème de nombreux chercheurs (Harding, 1949 ; Cassie, 1954 ; Partlo, 1955 ; Tanaka, 1956 ; Bhattacharya, 1967 ; Tomlinson, 1970 ; Badia et Do-Chi, 1978 ; Pauly et David, 1981 ; Shepherd, 1986 ; etc...) ont retenu l'hypothèse de la normalité des distributions.

Gheno et Le Guen (1968) ont utilisé une méthode de décomposition des distributions polymodales, dite des "maximums successifs" n'exigeant que le respect de la symétrie mais n'excluant pas la normalité. Par la suite Daget et Le Guen (1975) ont explicitement écrit que l'hypothèse de normalité n'est pas nécessaire à l'emploi de cette méthode.

Nous nous proposons, à partir des histogrammes de fréquences de longueur de "bossus" (*Pseudotolithus elongatus*) au Congo de 1964 à 1968 (Le Guen, 1971), d'analyser les structures démographiques obtenues par différentes techniques de transformation des distributions de longueurs, et de voir dans quelle mesure elles entraînent par la suite des variations dans les estimations des coefficients de mortalité totale Z.

I - UTILISATION DES HISTOGRAMMES DE FRÉQUENCES DE LONGUEURS DE *PSEUDOTOLITHUS ELONGATUS* AU CONGO, AVEC LECTURE D'ÂGES, POUR LE CALCUL DES MORTALITÉS

A - Échantillonnage

De décembre 1964 à janvier 1969, le centre O.R.S.T.O.M. de Pointe Noire au Congo a mesuré près de 30 000 "bossus".

L'échantillonnage et le traitement des échantillons tel qu'il fut conduit à cette époque ont été décrits par Le Guen (1971) que nous citons in extenso.

"Les *Pseudotolithus elongatus* fréquentant le plateau continental près de l'estuaire du Congo pêchés par les chalutiers de Pointe-Noire, constituent le stock que nous nous sommes proposé d'étudier. Le but d'une étude de dynamique des populations est de connaître et de prévoir les variations de ce stock en fonction de l'effort de pêche déployé. Les trois chalutiers d'un armement local opérant sur ce stock, ont des caractéristiques communes (25 m, 330 CV) et travaillent de façon homogène depuis 1960, date à laquelle les patrons ont commencé à pêcher nuit et jour (Poinsard, 1966).

Dans l'état actuel de nos connaissances, le meilleur échantillon utilisable pour suivre l'évolution du stock pêché sera constitué par les captures des chalutiers, d'autant plus que tous les bossus sont conservés à bord sans aucun rejet à la mer.

Dans la pratique, nous avons disposé des débarquements de bossus correspondant à une marée de 5 à 7 jours. Périodiquement (tous les quinze jours la première année, tous les deux mois les années suivantes), la pêche de l'un des trois bateaux au hasard des retours de marée a servi d'échantillon. Comme ces apports représentaient généralement plusieurs tonnes de poisson, il a été nécessaire d'en prélever un sous-échantillon, dont la récolte a été conduite de la façon suivante.

Le hall d'opération de tri se trouve à 800 mètres environ du quai et les poissons y sont transportés par camion dans des paniers. Chaque camion est vidé sur la table de tri où on procède à la séparation par espèces. Les "bossus" sont eux-mêmes séparés en "gros" et "petits". Lors de notre travail d'échantillonnage, l'armement nous a permis d'ordonner aux trieurs de ne plus séparer gros et petits "bossus".

Lors de l'arrivée d'un camion, trois trieurs désignés mettaient tous les "bossus" dans un même panier. Les trois trieurs ont travaillé sur un nombre n de camions fonction de l'abondance du "bossu" dans les débarquements. Tous les paniers de "bossus" fournis par les trois trieurs ont été pesés et leur distribution de fréquences des longueurs totales (pointe du museau - extrémité de la nageoire caudale) par classes de 1 centimètre, notée dans un carnet de travail. Les classes sont définies par des nombres successifs écrits verticalement. Pour chaque poisson mesuré au centimètre près par défaut, un trait est marqué en face de la classe correspondante. Sur ce carnet, on indique la date de débarquement, le nom du chalutier et les remarques diverses sur le déroulement de la marée.

Le sous-échantillon choisi constituant le matériel de base de notre étude, nous avons examiné d'assez près sa représentativité.

Pour cela, nous avons comparé trois sous-échantillons de 1000, 500 et 100 poissons à la totalité du débarquement d'un chalutier représentant 7 060 "bossus". A partir de la distribution de fréquences de longueurs observée pour les 7 060 "bossus", nous avons calculé les distributions théoriques pour 1 000, 500 et 100 poissons. Ces distributions comprennent respectivement 19, 18 et 13 classes de taille dont l'effectif dépasse 5. Nous avons employé le test du χ^2 pour comparer entre elles les distributions réellement observées et les distributions théoriques. Les χ^2 obtenus pour 1000, 500 et 100 longueurs sont respectivement de 8,91 pour 18 degrés de liberté, 7,78 pour 17 degrés de liberté et 6,17 pour 12 degrés de liberté. Les écarts entre les distributions observées et les distributions théoriques peuvent donc être attribués au hasard du sous-échantillonnage au seuil de 0,90 dans le cas du sous-échantillon de 100 poissons et de 0,95 dans le cas des sous-échantillons de 500 et 1 000 poissons. Dans la pratique, comme il n'y a aucune difficulté à mesurer un grand nombre de "bossus", nous avons choisi de prendre des sous-échantillons d'environ 500 poissons lors des débarquements des navires.

Nous avons d'autre part pris un sous-échantillon de 500 "bossus" sur un navire ayant pêché à la même période que celui qui a fait l'objet de l'étude précédente. Comparant la distribution obtenue à la distribution théorique précédente pour 500 poissons, le χ^2 obtenu a été de 9,98 pour 17 degrés de liberté, ce qui correspond au seuil 0,90.

L'inconvénient du test de χ^2 est de ne pas tenir compte du signe de la déviation par rapport à la valeur théorique de chaque classe et de ne pas déceler des erreurs systématiques possibles. Aussi avons-nous employé un test supplémentaire, qui est le T test de David (David, 1947). Il consiste à tenir compte de la probabilité suivant laquelle le nombre de séquences des signes + et - des déviations est due au hasard.

Nous avons appliqué ce test aux deux échantillons de 500 poissons précédemment observés en comparant leurs distributions à la distribution théorique pour les classes où l'effectif est plus grand que 10 poissons. On a alors 13 classes et les déviations s'écrivent :

+ - + - - - + + + - + - +
 + + + - + + - + - + + + -

Les probabilités pour que les nombres de séquences T soient plus petits que 9 et 8 pour ces deux exemples s'écrivent :

$$[P(T) \leq 9] = 0,87 \text{ et } [P(T) \leq 8] = 0,90$$

Le test* ne met en évidence aucun biais systématique et contribue en quelque sorte à renforcer les conclusions du test de χ^2 .

Pour chaque bateau échantillonné, nous avons donc mesuré au centimètre** près par défaut environ 500 poissons. En outre, 5 poissons*** par classe de 1 cm ont été conservés pour des études au laboratoire comportant les mesures de la longueur totale au millimètre près et du poids au gramme près, la détermination des stades sexuels mâles et femelles, le poids des ovaires au milligramme près, les prélèvements des otolithes pour la lecture de l'âge.

Les 40 échantillons, prélevés au port, de décembre 1964 à janvier 1969 ont permis d'étudier la dynamique du stock soumis à la pêche. Toutefois, le caractère saisonnier de la pêche au "bossu" a régulièrement créé en saison froide une lacune dans nos échantillons récoltés au port. Les études biologiques entreprises, particulièrement l'interprétation des structures des otolithes, ont nécessité six sorties de l'"OMBANGO" en saison froide près de l'estuaire du Congo. Au cours de ces sorties, trois coups de chalut d'une heure ont été donnés sur les fonds de 10, 20 et 30 mètres, sur la radiale de Kipundji (voir carte n°1). Tous les *P. elongatus* pêchés ont été mesurés et 5 poissons par intervalle de 1 cm conservés comme précédemment pour études au laboratoire.

* Ce test est très voisin du "Run Test" (test des Séries) de S. Siegel (1956) qui donne les mêmes résultats.

** Les conditions de mensurations au débarquement ne permettaient pas d'envisager l'utilisation de classes de taille d'un demi-centimètre.

*** Pour des raisons pratiques les sous-échantillons étaient constitués en prélevant un nombre déterminé de poissons constant dans chaque strate de longueur (Le Guen, 1966). L'inconvénient théorique par rapport aux allocations proportionnelles (Chevalier et Mesnil, 1986) n'est pas grand, vu le nombre d'otolithes étudiés. Cependant on aurait certainement pu réduire le nombre de lectures d'otolithes (environ 2000 en 1965) ou améliorer son caractère représentatif si on avait pu utiliser les allocations "optimales" (Sherrer, 1983).

Les échantillons de "bossus" vivant à l'intérieur de l'estuaire du Congo étant inaccessibles, nous avons pêché à la senne de plage dans l'estuaire du Kouilou une fois par mois en 1967 et 1968. Tous les bossus pêchés ont été mesurés et 5 poissons par intervalle de 1 cm conservés comme précédemment pour études biologiques. Au total, 3 800 poissons ont ainsi été mesurés à l'intérieur de l'estuaire du Kouilou.

L'extension du biotope favorable aux "bossus" sur les fonds marins proches de l'estuaire du Kouilou est très réduite et le stock échappe généralement à la pêche. Toutefois, lorsque la mer est très calme, les chalutiers de 25 m peuvent pêcher dans les petits fonds (8 m) assez près des rouleaux. Nous avons pu obtenir quatre échantillons de "bossus" en provenance du Kouilou à partir de ces navires. D'autre part, en 1968 un très petit chalutier le "SIROCCO" a commencé à pêcher à Pointe-Noire et nous avons pu, en décembre 1968, obtenir deux échantillons en provenance des fonds de 6 à 8 mètres, alors qu'au même moment "l'OMBANGO", opérant sur les fonds de 10 mètres, n'obtenait aucune prise de "bossus". Au total, nous avons pu mesurer 2 600 "bossus" en provenance des fonds marins proches de l'estuaire du Kouilou".

B - Lecture de l'âge

L'étude de la dynamique des poissons de la Côte occidentale d'Afrique s'était longtemps heurtée aux difficultés de détermination de l'âge. Poinsard et Troadec (1966) ont appliqué aux otolithes de deux *Sciaenidés* ouest-africains (*Pseudotolithus senegalensis* et *P. typus*) la technique de brûlage mise au point par Christensen (1964) sur les otolithes de soles. Ils ont réussi par cette méthode à régler le problème de détermination de l'âge en milieu tropical. Le Guen (1971) a employé cette technique pour déterminer l'âge des *Pseudotolithus (Fonticulus) elongalus*.

La technique de brûlage après meulage jusqu'au nucleus a révélé ainsi une série d'anneaux alternativement brun foncé (hyalin) et blanc (opaque) dont le nombre varie en fonction de la taille du poisson. Ces anneaux apparaissent périodiquement comme cela se produit dans les mers tempérées. L'examen du dernier anneau sur de nombreux otolithes a permis de conclure au synchronisme d'une part entre la formation des anneaux devenant opaques au brûlage et la saison froide, et d'autre part entre la formation des anneaux devenant hyalins au brûlage et la saison chaude.

Les saisons de ponte dans l'estuaire du Congo où se situe la pêcherie étudiée ayant été déterminées, les lectures d'otolithes s'appuient sur l'existence des deux périodes annuelles de naissance:

- Grande crue : mi-octobre à fin janvier.
- Petite crue : mi-mars à mi-mai.

Selon que le poisson nait au début ou à la fin de la période d'eaux chaudes et dessalées, son nucleus sera noir hyalin ou blanc opaque.

La grande majorité des otolithes a un large nucleus noir.

Les poissons qui possèdent un tel nucleus sont nés en grande crue. On peut centrer la date de naissance de ces poissons sur le 1er janvier.

Certains otolithes ont un nucleus blanc. Les poissons correspondants sont nés en petite crue avant la saison froide et sont très rares en général.

La lecture des anneaux suivant le nucleus est simple puisque les deux saisons marines -eaux dessalées et chaudes, eaux salées et froides- impriment leurs marques sur les otolithes sous la forme de deux anneaux distincts annuels.

Dans la pratique il est donc possible, en lisant du bord de l'otolithe vers le nucleus, de remonter de la date de capture à la date de naissance. Nous présentons dans le tableau 1 un exemple de clef âge-longueur telle qu'elle fut établie pour chaque échantillon.

Lors de l'établissement des clefs âge-longueur, les otolithes ont été lus séparément par deux lecteurs. La précision de la lecture peut s'évaluer par le pourcentage d'accords de ces lecteurs (sur plus de 2 000 otolithes observés).

Accord après première lecture : 80 %

Accord après deuxième lecture : 90 %

Les otolithes objet d'un désaccord constant ont été éliminés des clefs âge-longueur.

La validité des lectures d'âge par la technique des marques saisonnières sur les otolithes a été vérifiée par le suivi de la croissance par la méthode de Petersen (Le Guen, 1971). Par la suite des marques journalières ont été mises en évidence par la technique de Pannella (1971). Les âges lus à partir des marques saisonnières et journalières concordent, au moins en ce qui concerne les poissons immatures (Le Guen, 1976).

Nous disposons, donc, d'un ensemble de données qui permettent d'utiliser au mieux les distributions de fréquence de longueurs obtenues lors de l'échantillonnage au port.

Ainsi, le nombre de poissons N par classe de taille de un centimètre obtenu sur le "Camerounais" le 17 mars 1965 peut, à l'aide de la clef âge-longueur établie précédemment, être décomposé en nombre de poissons N₆₂, N₆₁, N₆₀, nés le premier janvier 1962, 1961, 1960 ... (Tab.1).

Comme on le voit dans le tableau 2, les nombres totaux de poissons nés en 1962, 1961, 1960... etc, permettent la traduction d'une distribution de fréquences de longueurs en structure démographique à partir de l'échantillon mesuré au port le 17 mars 1965.

C - Coefficients de mortalité totale Z

Les poissons dont la naissance a été estimée début janvier 1962 et qui ont été capturés le 17 mars 1965 font partie du groupe 3, ceux nés début 61 font partie du groupe 4, etc.

Tableau 1 EXEMPLE DE CLÉ AGE-LONGUEUR
 "bossus" capturés près de l'estuaire du Congo
 Navire : "Camerounais" - 17 mars 1965

| Lt
cm | 1962 | 1961 | 1960 | 1959 | 1958 | 1957 | 1956 |
|----------|-------|-------|-------|------|------|------|------|
| 10 | | | | | | | |
| 1 | | | | | | | |
| 2 | | | | | | | |
| 3 | | | | | | | |
| 4 | | | | | | | |
| 5 | | | | | | | |
| 6 | | | | | | | |
| 7 | | | | | | | |
| 8 | | | | | | | |
| 9 | | | | | | | |
| 20 | | | | | | | |
| 1 | | | | | | | |
| 2 | 2 | | | | | | |
| 3 | 2 | | | | | | |
| 4 | 3 | | | | | | |
| 5 | 2 | | | | | | |
| 6 | 2 | | | | | | |
| 7 | 3 | | | | | | |
| 8 | 4 | | | | | | |
| 9 | 4 | | | | | | |
| 30 | 4 | 1 | | | | | |
| 1 | 6 | 4 | | | | | |
| 2 | 6 | 4 | | | | | |
| 3 | 0 | 5 | | | | | |
| 4 | 1 | 5 | | | | | |
| 5 | | 4 | | | | | |
| 6 | | 5 | 1 | | | | |
| 7 | | 3 | 1 | | | | |
| 8 | | 1 | 4 | 0 | | | |
| 9 | | 1 | 4 | 1 | | | |
| 40 | | | 5 | 0 | | | |
| 1 | | | 4 | 1 | | | |
| 2 | | | 0 | 1 | 1 | | |
| 3 | | | 1 | 0 | 0 | | |
| 4 | | | | 2 | 0 | | |
| 5 | | | | 0 | 1 | | 1 |
| 6 | | | | 0 | | | |
| 7 | | | | 0 | | 1 | |
| 8 | | | | 1 | | | |
| 9 | | | | | | | |
| 50 | | | | | | | |
| Moy. | 28,33 | 34,09 | 39,40 | 43,0 | 43,5 | 47,0 | 45,0 |

Résultats obtenus par interprétation des otolithes des poissons sous-échantillonnés par classe de taille.

Dans chaque colonne figurent les nombres de poissons nés en janvier de chaque année.

Tableau 2 - Echantillon du 17 mars 1965 ("bossus" du Congo)
 Décomposition du nombre N par classes d'âge

| L _t | N | nombre de poissons nés en | | | |
|--|---|---------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| | | N ₆₂ | N ₆₁ | N ₆₀ | N ₅₉ |
| longueur
totale par
classe de 1 cm | nombre de
poissons par
classe de taille | 1962 | 1961 | 1960 | 1959 |
| 22 | 4 | 4 | | | |
| 23 | 21 | 21 | | | |
| 24 | 34 | 34 | | | |
| 25 | 57 | 57 | | | |
| 26 | 83 | 83 | | | |
| 27 | 89 | 89 | | | |
| 28 | 89 | 89 | | | |
| 29 | 72 | 72 | | | |
| 30 | 61 | 49 | 12 | | |
| 31 | 53 | 33 | 20 | | |
| 32 | 50 | 30 | 20 | | |
| 33 | 41 | 0 | 41 | | |
| 34 | 45 | 7 | 38 | | |
| 35 | 43 | | 43 | | |
| 36 | 26 | | 22 | 4 | |
| 37 | 26 | | 20 | 6 | |
| 38 | 15 | | 3 | 12 | |
| 39 | 20 | | 3 | 13 | 3 |
| 40 | 12 | | | 12 | 0 |
| 41 | 9 | | | 8 | 1 |
| 42 | 2 | | | 0 | 1 |
| 43 | 1 | | | 1 | 2 |
| 44 | 3 | | | | 0 |
| 45 | 1 | | | | 0 |
| 46 | 0 | | | | 0 |
| 47 | 0 | | | | 0 |
| 48 | 1 | | | | 1 |
| Total..... | 858 | 568 | 222 | 56 | 8 |

Dans la pêcherie des "bossus" du Congo, le recrutement est resté constant de 1964 à 1968 (Le Guen, 1971), si bien que les coefficients de mortalité totale $Z_{n,n+1}$ des poissons entre n et $n+1$ ans ont pu être déterminés par la moyenne des valeurs du logarithme népérien de $\frac{N_n}{N_{n+1}}$ obtenues après étude de chacun des échantillons mesurés.

Celui du 17 mars 1965 a permis d'obtenir les coefficients de mortalité $Z_{n,n+1}$

$$Z_{3,4} = \log_e \frac{568}{222} = 0,93$$

$$Z_{4,5} = \log_e \frac{222}{56} = 1,37$$

$$Z_{5,6} = \log_e \frac{56}{8} = 1,94$$

Le coefficient moyen de mortalité totale Z entre 3 et 7 ans a été estimé par la méthode de Jackson (1939) à partir de la formule :

$$e^{-Z} = \frac{N_{62} + N_{61} + N_{60}}{N_{61} + N_{60} + N_{59}}$$

d'où l'on a tiré :

$$Z = \log_e \frac{568 + 222 + 56}{222 + 56 + 8} = 1,08$$

La formule de Heincke (1905; 1913)

$$e^{-Z} = \frac{N}{N - N_1} = \frac{N_{62} + N_{61} + N_{60} + N_{59}}{N_{61} + N_{60} + N_{59}}$$

donne un résultat pratiquement identique ($Z = 1,09$) du fait que l'effectif de la classe 1959 est faible comparé aux effectifs des autres classes. La formule de Heincke est d'une utilisation simple car elle ne nécessite que la recherche de l'effectif de la première cohorte, mais n'a pas l'exactitude de celle de Jackson. Elle peut être utilisée quand l'effectif de la dernière classe d'âge est réellement faible par rapport à l'effectif total sinon elle peut conduire à une surestimation trop importante.

D - Discussion

Nous avons exposé sur un exemple la méthode de travail développée à Pointe-Noire au Congo par Poinsard et Troadec (1966), Le Guen (1971) et Troadec (1971) pour l'étude des Sciaenidés exploités par les chalutiers. Dans le cas du *Pseudotolithus elongatus* une trentaine d'échantillons ont ainsi été traités. Une quarantaine de débarquements ont, en fait, été échantillonnés mais dans le cas de débarquements rapprochés (de l'ordre de la semaine) deux échantillons ont pu être regroupés.

D'un point de vue purement académique cette procédure nous paraît très satisfaisante. Ces études qui avaient également nécessité une bonne connaissance du milieu et de sa variabilité ont été, par contre, fortes consommatrices de temps-chercheurs et techniciens. La lecture de milliers d'otolithes est longue et fastidieuse...

Il est indispensable d'assurer le suivi scientifique d'un stock exploité, mais il n'est généralement pas possible de maintenir sur une base permanente une recherche lourde et chère. Dans ces conditions il est nécessaire de mettre au point des procédures de suivi les plus légères possibles. Cela peut être réalisé à partir de quelques distributions de fréquences de longueurs harmonieusement réparties dans le temps à condition qu'il soit possible de les convertir aisément en structures démographiques. La question principale qui se pose à l'halieute est de savoir si les méthodes de décomposition d'une distribution polymodale de fréquences de longueurs en distributions unimodales successives permettent de connaître les structures démographiques dans des conditions acceptables.

La normalité et la symétrie des distributions unimodales, justifiant l'emploi des méthodes de décomposition, sont généralement admises a priori. Cette attitude s'explique assez bien car il est rare de disposer de distributions unimodales que l'on peut en toute rigueur attribuer à un seul groupe d'âge. Avant d'utiliser les méthodes de décomposition des structures polymodales pour estimer directement les structures démographiques, nous examinerons un ensemble de distributions unimodales et particulièrement celles obtenues dans l'estuaire du KOUILOU et testerons sur elles les hypothèses de normalité et de symétrie.

II - ANALYSE DE DISTRIBUTIONS UNIMODALES DE FRÉQUENCES DE LONGUEURS DE PSEUDOTOLITHUS ELONGATUS

Des campagnes de pêche à la senne de plage ont été faites d'octobre 1965 à février 1969 à l'intérieur de l'estuaire du Kouilou au Nord de Pointe-Noire au Congo (Carte n°1). En partant de l'embouchure du fleuve à proximité de la barre et en remontant rive droite jusqu'à l'appontement du bac de Bas-Kouilou à deux kilomètres en amont, des séries de coups de senne ont permis la capture de "bossus" de 2 à 24 cm, tous immatures. La ponte a en effet lieu à l'intérieur de l'estuaire dans des eaux très dessalées et les juvéniles exigent des eaux à basse salinité. Ce n'est qu'à partir de l'âge de deux ans que les "bossus", quittant les estuaires du Kouilou et du Congo, s'installent sur les fonds marins proches, deviennent mûrs et apparaissent dans les prises des chalutiers.

Les coups de senne donnés dans l'estuaire du Kouilou ont permis la capture de "bossus" dont les distributions de fréquences de longueurs étaient souvent unimodales. Dans le cas de distributions polymodales la décomposition en distributions unimodales était la plupart du temps évidente. Sur la figure 2 nous avons présenté quelques histogrammes obtenus à Bas-Kouilou.

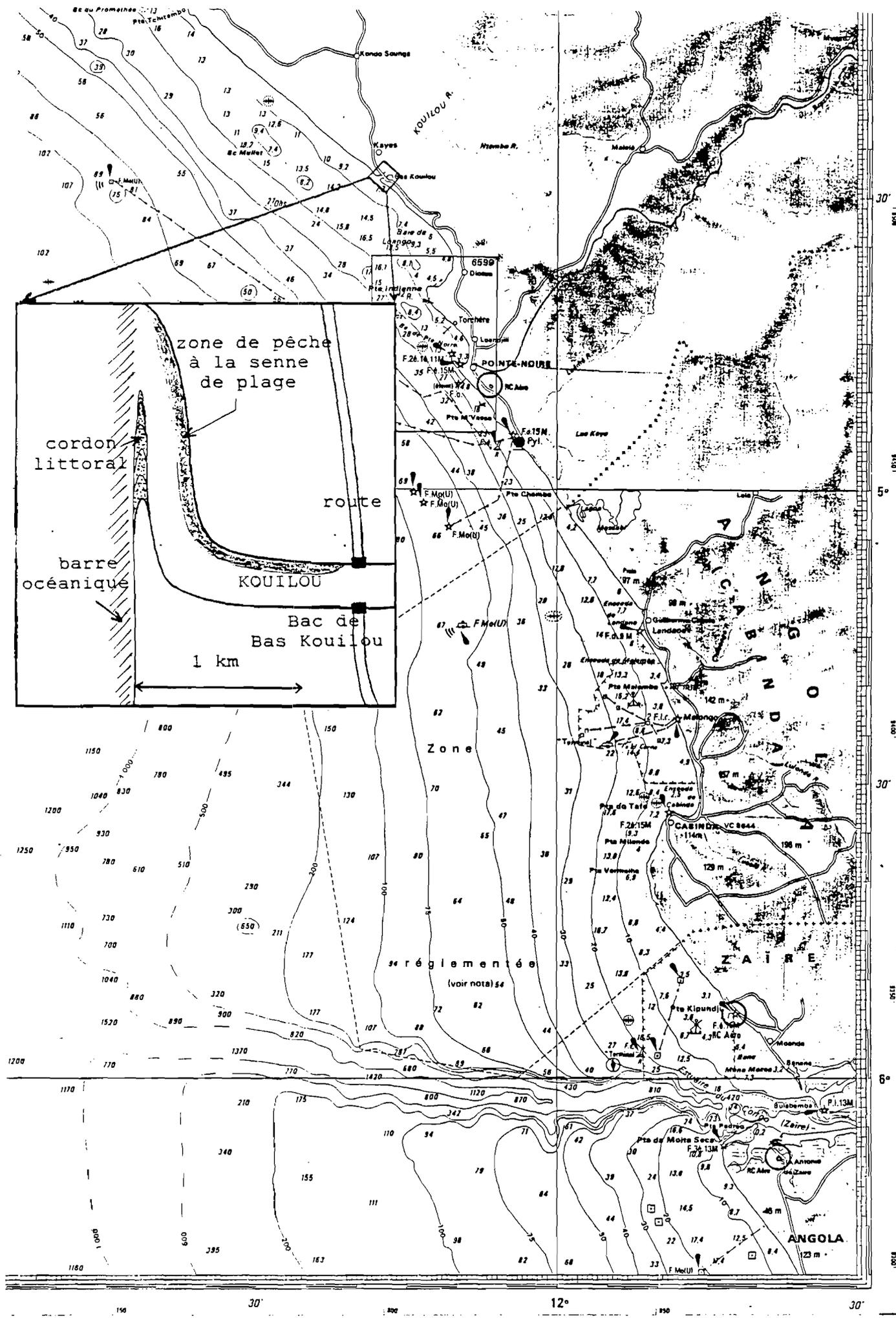
Dans l'estuaire du Kouilou les saisons de ponte des "bossus" correspondent, comme dans celui du Congo, aux crues du fleuve. Les dates de naissance ont pu être fixées dans ces conditions au 1er janvier et au 1er mai.

Les lectures d'âge sur les otolithes ont permis de vérifier que les distributions unimodales observées correspondaient pratiquement toujours à des poissons de la même cohorte.

Nous disposons finalement de 38 distributions unimodales de fréquences de longueurs par classes de un centimètre, sur lesquelles il nous a paru intéressant de tester la validité des hypothèses de symétrie et de normalité.

Au début des campagnes de pêche, deux ou trois tests χ^2 d'ajustement de distributions unimodales à des distributions normales théoriques avaient été faits et ne rejetaient pas l'hypothèse de normalité et par conséquent de symétrie. Toutefois, ni l'utilisation de la moyenne de l'échantillon comme estimateur de la moyenne de la population m , ni celle de la variance de l'échantillon comme estimateur de la variance de la population σ , n'avaient été prises en compte pour déterminer le nombre de degrés de liberté qui selon Dagnélie (1970) aurait dû être réduit de 3.

Utilisant les 38 distributions nous avons effectué le test de symétrie de Snedecor et Cochran (1956, section 8-5 ; 1957, section 3-13). Ce test est basé sur le fait que, dans les distributions dissymétriques, les moyennes et les médianes sont différentes. Nous avons conclu dans 34 cas au maintien de l'hypothèse de symétrie (au seuil 0,05). La dissymétrie a été



Carte n° 1

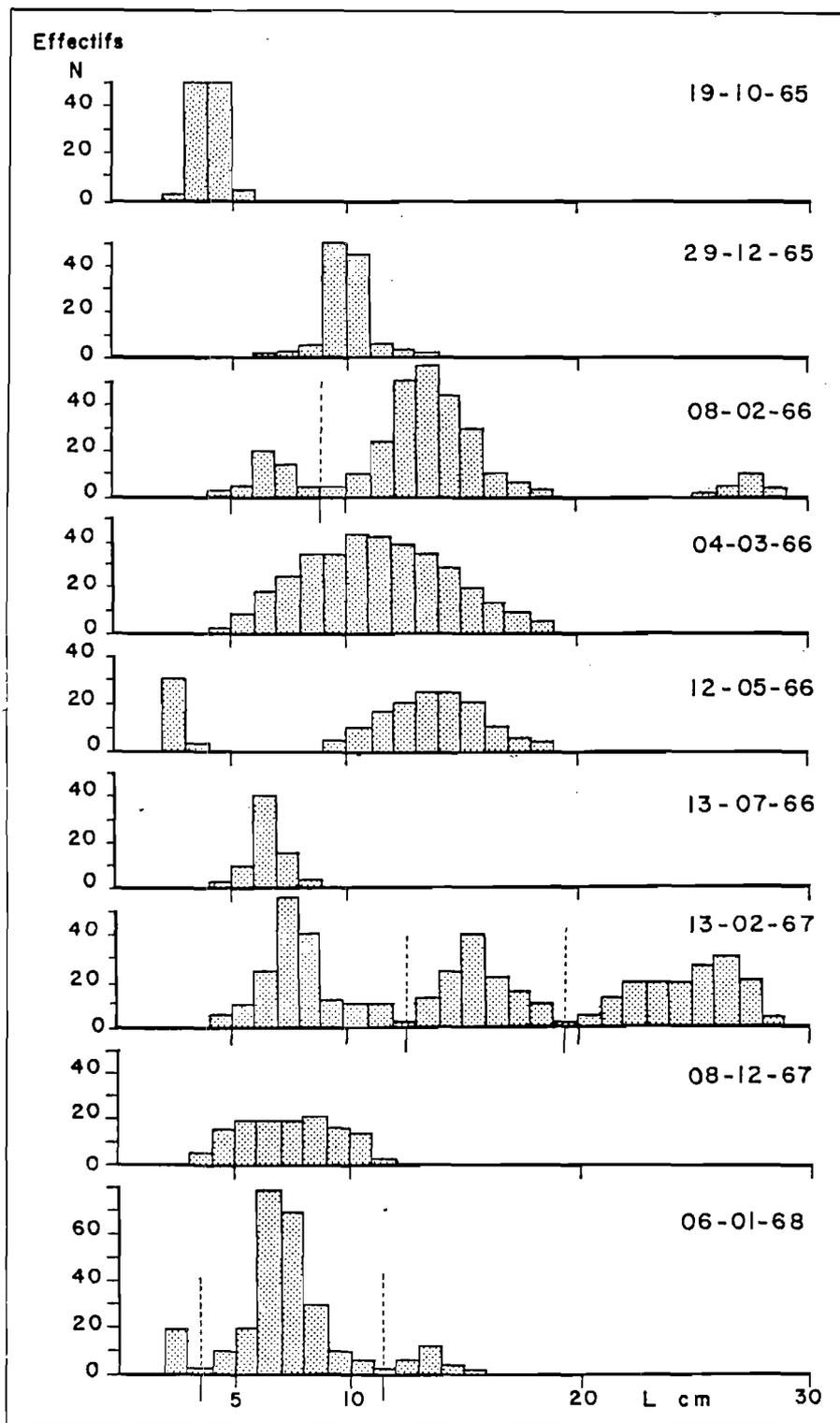


Figure 2 - Exemples d'histogrammes de fréquences de longueurs de *P. elongatus* dans l'estuaire du KOUILOU

retenue dans quatre cas où l'estimateur g_1 de dissymétrie (skewness), significativement différent de zéro, était négatif. Sur les 34 distributions "symétriques" précédentes nous avons effectué le test de normalité ou d'aplatissement de Snedecor et Cochran (1956, section 8-6 ; 1957, section 3-13) qui est plus exactement un test de kurtosis.

L'hypothèse de normalité a été retenue (au seuil 0,05) dans 14 cas où l'estimateur de kurtosis g_2 n'était pas significativement différent de zéro.

On a pu conclure à des distributions de type leptokurtique ou hypernormal dans douze cas et platykurtique ou hyponormal dans huit cas.

Dans les distributions hypernormales il y a un excédent d'effectifs dans les classes voisines de la moyenne entraînant un manque dans les classes plus éloignées. Dans les distributions hyponormales il y a au contraire un manque d'effectifs dans les classes voisines de la moyenne avec un excédent dans les classes plus éloignées entraînant des distributions dites "en plateau".

L'analyse plus fine des données de pêche dans l'estuaire du Kouilou en isolant et positionnant les coups de senne a fait apparaître que la majorité des distributions de type leptokurtique correspondait souvent aux poissons les plus petits, pêchés (à partir de 2 à 3 cm) le plus en amont à proximité du bac de Bas-Kouilou, dans des eaux pratiquement douces.

En grandissant les "bossus" redescendent progressivement vers la mer et c'est seulement près de l'embouchure que l'on peut observer la concomitance des poissons des classes 0, 1 et 2 sans qu'il y ait obligatoirement mélange des cohortes dans les captures d'un seul coup de senne.

Les distributions hypernormales pourraient ainsi correspondre à des poissons de mêmes microcohortes nés au même moment et restant un certain temps dans les eaux les plus dessalées avant de gagner progressivement l'embouchure du fleuve. La variabilité dans les tailles serait alors strictement de nature biologique pour des poissons du même âge. En s'approchant de l'embouchure les microcohortes successives nées pendant une même crue du fleuve, beaucoup plus abondantes au plus fort de la crue, se regrouperaient pour constituer des minicohortes puis des cohortes. Dans ces conditions, les poissons les plus petits d'une cohorte pourraient correspondre à des microcohortes de fin de ponte et les plus grands à des microcohortes de début de ponte.

La variabilité dans les tailles pourrait alors s'expliquer à la fois par une variabilité biologique et une variabilité dans les dates de naissance. En schématisant, on passerait progressivement d'amont en aval de distributions hypernormales à des distributions hyponormales. Les cas de dissymétrie ont été observés à l'embouchure près de la barre océanique pour des poissons de plus de 20 cm de longueur modale. Ces poissons appartiennent généralement à la classe 2 mais il arrive que parmi

les plus grands d'entre eux on puisse trouver quelques poissons de la classe 3 n'ayant pas encore migré vers l'océan, ce qui pourrait expliquer la légère dissymétrie de certaines distributions de fréquence de longueurs.

En mer il n'a été possible d'observer, ni sur les 40 échantillons en provenance des fonds de pêche devant l'estuaire du Congo, ni sur les six échantillons récoltés devant l'estuaire du Kouilou, des distributions de fréquences de longueurs unimodales. L'examen de distributions unimodales de longueurs tirées de distributions polymodales à l'aide des clefs âge-longueur avait été réalisé dans une étude non publiée à ce jour. Devant l'estuaire du Kouilou on avait conclu dans deux cas sur dix à la normalité et dans huit cas à l'hyponormalité au seuil de 0,05. Il s'agissait au Kouilou de déviations relativement légères de la normalité, les seuils de probabilité des valeurs de t dépassant très souvent 0,01 et pouvant approcher 0,05. Devant l'estuaire du Congo l'hyponormalité, plus affirmée, avait été retenue 17 fois pour 20 distributions observées, toujours au seuil 0,05.

Par ailleurs les valeurs de l'estimateur de kurtosis g_2 dans le test de normalité de Snedecor (1956) sont plus fortes dans les distributions tirées des échantillons du Congo que dans celles obtenues en face du Kouilou. A partir de l'analyse faite dans l'estuaire du Kouilou cette différence dans les valeurs de g_2 pourrait s'expliquer par une durée plus longue de la crue du Congo et de la saison de ponte du stock de "bossus" associé à ce fleuve. L'augmentation du nombre de distributions de fréquences "en plateau" serait liée à l'augmentation de la durée de la saison de ponte. La variabilité dans les dates de naissance des poissons d'une même cohorte occulterait en quelque sorte la variabilité d'ordre biologique.

III - STRUCTURES DÉMOGRAPHIQUES TIRÉES DIRECTEMENT DES DISTRIBUTIONS DE FRÉQUENCE DE LONGUEURS SANS LECTURE PRÉALABLE DE L'ÂGE DES PSEUDOTOLITHUS ELONGATUS

A - Hypothèse de symétrie

Méthode des maximums successifs (Gheno et Le Guen, 1968; Daget et Le Guen, 1975)

Cette méthode est très simple. Elle suppose que dans un groupe d'individus de même âge moyen, la distribution des tailles est symétrique par rapport à la moyenne, ce qui est souvent le cas dans la pratique, au moins pour les classes les plus jeunes. On détermine alors le premier maximum qui apparaît dans la distribution de fréquence totale et on considère la partie A_1 de la distribution; à droite de M_1 , on retranche une demi-distribution B_1 , symétrique de A_1 . On obtient ainsi une nouvelle distribution qui n'est autre que la distribution totale dont on a retranché une distribution unimodale symétrique $A_1 + B_1$ de taille modale M_1 . Si cette nouvelle distribution est unimodale, la décomposition est

terminée ; sinon on recommence comme précédemment en cherchant un second maximum auquel correspond la taille M₂, etc... (figure 3).

En ce qui concerne les "bossus" exploités au Congo l'hypothèse de symétrie des distributions paraît la meilleure, vu les résultats des analyses précédentes .

Le tableau 3 explique la décomposition de la distribution polymodale des fréquences de longueurs totales L_t des "bossus" débarqués à Pointe Noire le 17 mars 1965 en distributions unimodales successives selon la méthode des maximums successifs.

L'histogramme correspondant a été représenté sur la figure 4.

La méthode permet de décomposer la distribution totale de longueurs des poissons échantillonnés en distributions successives correspondant à des poissons des groupes de naissance I, II, III dont l'âge n'est pas connu a priori.

Sur les 858 poissons mesurés le 17 mars 1965 on a pu estimer par la méthode des maximums successifs que 565 appartenaient au groupe I, 220 au groupe II, 63 au groupe III et 9 au groupe IV.

En supposant que les groupes I, II et III correspondent à des cohortes annuelles successives et sachant le recrutement constant on peut estimer les coefficients de mortalité Z_{I,II}, Z_{II,III} et Z_{III,IV} à partir des échantillons mesurés au débarquement à Pointe Noire.

Pour l'échantillon mesuré le 17 mars 1965 on aurait ainsi :

$$Z_{I,II} = \log_e \frac{565}{220} = 0,94$$

$$Z_{II,III} = \log_e \frac{220}{63} = 1,25$$

$$Z_{III,IV} = \log_e \frac{63}{9} = 1,95$$

La mortalité moyenne Z des groupes d'âge de I à IV peut également être obtenue par la méthode de Jackson (1939) :

$$Z = \log_e \frac{N_I + N_{II} + N_{III}}{N_{II} + N_{III} + N_{IV}} = 1,07$$

Les résultats trouvés en reconstituant les structures démographiques après lecture d'âge ou directement par la méthode des maximums successifs s'avèrent donc pratiquement identique. On

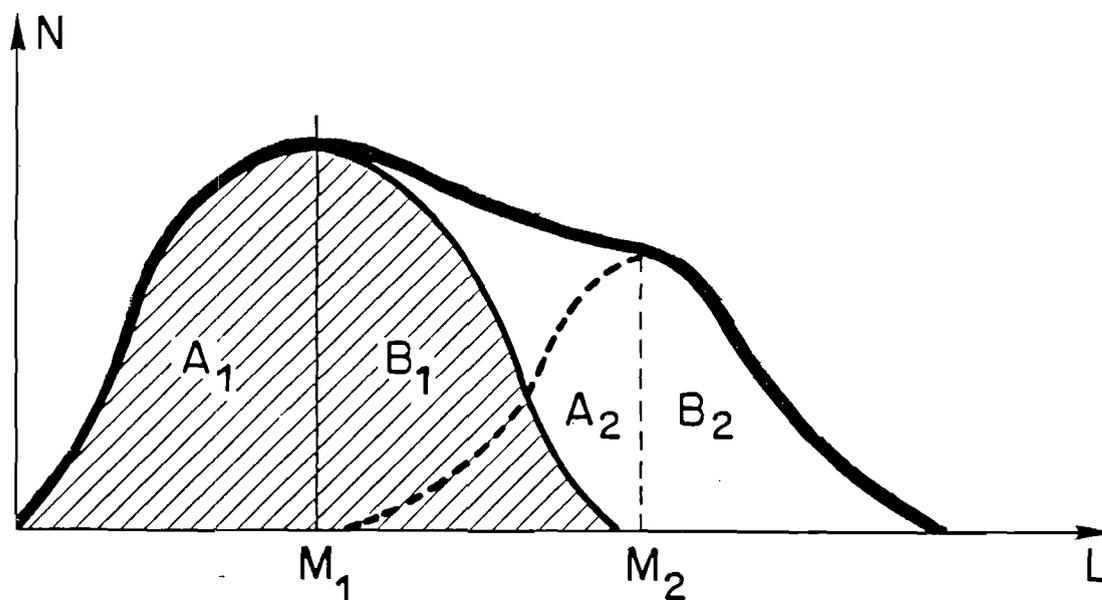


Figure 3 - Méthode des maximums successifs. En trait épais la distribution totale bimodale. $A_2 B_2$, seconde distribution (Mode M_2) lorsque la première distribution $A_1 B_1$ (mode M_1) a été retirée.

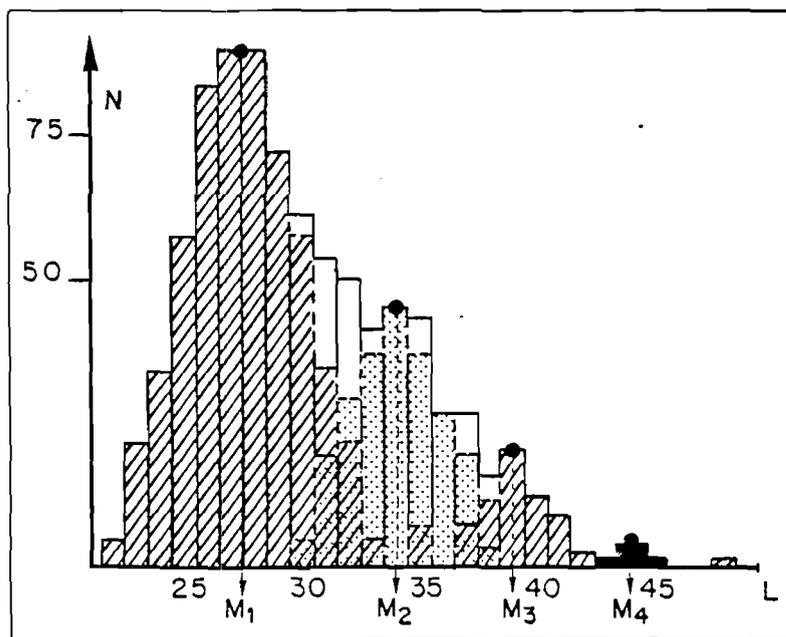


Figure 4 - Histogramme de fréquences de longueurs obtenu par échantillonnage le 17 mars 65 avec décomposition en quatre distributions unimodales successives.

Tableau 3 - Fréquence des longueur totales (Lt) des *Pseudolithus elongatus* débarqués à Pointe-Noire le 17 mars 1965. Décomposition de la distribution polymodale en distributions unimodales par la méthode des max. successifs

| Lt cm | nombre d'individus | Groupe I | Groupe II | Groupe III | Groupe IV |
|------------|--------------------|----------|-----------|------------|-----------|
| 22 | 4 | 4 | | | |
| 23 | 21 | 21 | | | |
| 24 | 34 | 34 | | | |
| 25 | 57 | 57 | | | |
| 26 | 83 | 83 | | | |
| 27 | 89 | 89 | | | |
| 28 | 89 | 89 | | | |
| 29 | 72 | 72 | 0 | | |
| 30 | 61 | 57 | 4 | | |
| 31 | 53 | 34 | 19 | | |
| 32 | 50 | 21 | 29 | | |
| 33 | 41 | 4 | 37 | | |
| 34 | 45 | | 45 | | |
| 35 | 43 | | 37 | 6 | |
| 36 | 26 | | 26 | 0 | |
| 37 | 26 | | 19 | 7 | |
| 38 | 15 | | 4 | 11 | |
| 39 | 20 | | | 20 | |
| 40 | 12 | | | 11 | 1 |
| 41 | 9 | | | 7 | 2 |
| 42 | 2 | | | 0 | 2 |
| 43 | 1 | | | 1 | 0 |
| 44 | 3 | | | | 3 |
| 45 | 1 | | | | 1 |
| 46 | 0 | | | | |
| 47 | 0 | | | | |
| 48 | 1 | | | | |
| Total | 858 | 565 | 220 | 63 | 9 |
| Long. moy. | 30,14 | 27,47 | 33,97 | 38,68 | 42,55 |

avait en effet trouvé précédemment $Z_{3,4} = 0,93$, $Z_{4,5} = 1,37$, $Z_{5,6} = 1,94$, la mortalité moyenne $Z = 1,08$.

On peut admettre que l'on a :

$$Z_{3,4} = Z_{I,II} , Z_{4,5} = Z_{II,III} \text{ etc...}$$

L'échantillon du 17 mars 1965 a été retenu dans notre analyse parce qu'il était particulièrement conséquent et qu'un grand nombre d'otolithes était disponible pour des lectures d'âges. Par ailleurs, Daget et Le Guen (1975) avaient choisi cet échantillon pour exposer la méthode des maximums successifs. Ils avaient utilisé 25 otolithes pour estimer l'âge des poissons correspondant aux classes d'âge I, II et III. Par la suite, l'ensemble des otolithes disponibles fut utilisé pour comparer les résultats obtenus par l'interprétation des marques saisonnières et journalières et permettait d'établir une clef âge-longueur plus complète (tableau 1).

Cet échantillon qui permet d'avoir une excellente appréciation de l'âge a été choisi pour sa valeur didactique et non pour sa représentativité dans la pêcherie étudiée. En effet, alors que les bossus sont recrutés au Congo sur les fonds de pêche à l'âge de deux ans, dans l'échantillon du 17 mars 1965 les trois premières classes d'âge n'étaient pas représentées.

Pour la plupart des échantillons récoltés au Congo, la première classe d'âge présente dans les captures était constituée de poissons de la classe 2.

L'examen d'une dizaine d'échantillons parmi ceux récoltés en 1965, pour lesquels les lectures d'âge ont été nombreuses, a permis de conclure à l'identité des résultats obtenus dans les estimations des coefficients de mortalité totale après lecture d'âge ou par la méthode des maximums successifs.

On peut alors admettre que l'on a :

$$Z_{2,3} = Z_{I,II} , Z_{3,4} = Z_{II,III}$$

Les effectifs réduits au delà de 4 ans font qu'il est plus difficile d'estimer $Z_{4,5}$ et $Z_{III,IV}$. Mais l'impact d'une erreur commise à ce niveau est très faible dans les calculs de rendement par recrue et de production.

Les valeurs obtenues pour Z sont par ailleurs remarquablement voisines quand on utilise la formule de Jackson pour l'une ou l'autre méthode de décomposition des distributions polymodales.

La méthode de Heincke, rappelons-le, a l'avantage de ne nécessiter que la connaissance du premier groupe d'âge de la structure démographique. En effet, si N est l'effectif total d'une distribution polymodale on a :

$$Z = \log_e \frac{N}{N - N_I}$$

Il suffit alors d'avoir la première valeur modale bien marquée pour obtenir la valeur moyenne Z à partir de la méthode des maximums successifs.

Sur de nombreux histogrammes de fréquences de longueurs des "bossus" du Congo, seul le premier ou les deux premiers modes sont bien nets. La décomposition par la méthode des maximums successifs peut faire apparaître les valeurs modales. Ainsi sur l'histogramme de fréquences de longueurs obtenu à Pointe-Noire le 14/2/65 où on ne pouvait déceler que le premier mode M₁ (à 26 cm), on a pu mettre en évidence un mode M₂ vers 32 cm, un mode M₃ vers 37 cm et un mode M₄ vers 41 cm. (figure 5).

La lecture d'âge a permis de vérifier que le groupe I obtenu par la méthode des maximums successifs correspondait bien à des poissons nés début janvier 1963, le groupe II à ceux nés début 1962 et le groupe III à ceux nés début 1961. On avait obtenu après lecture d'âge ;

$$\begin{aligned} Z_{2,3} &= 1,02 \\ Z_{3,4} &= 1,11 \\ Z_{4,5} &= 1,98 \end{aligned}$$

Le coefficient moyen global obtenu par la formule de Jackson en utilisant toutes les classes d'âge

$$Z = \log_e \frac{N_2 + N_3 + N_4 + N_5 + \dots + N_{r-1}}{N_3 + N_4 + \dots + N_r}$$

était estimé à Z = 1,09

A partir des distributions unimodales du tableau 4 obtenues par la méthode des maximums successifs on obtient :

$$Z_{I,II} = \log_e \frac{503}{167} = 1,10$$

$$Z_{II,III} = \log_e \frac{167}{57} = 1,07$$

$$Z_{III,IV} = \log_e \frac{57}{17} = 1,21$$

Le coefficient moyen obtenu par la formule de Heincke (1913) qui conduit à une légère surestimation de Z par rapport à la méthode de Jackson, a été : Z = 1,12.

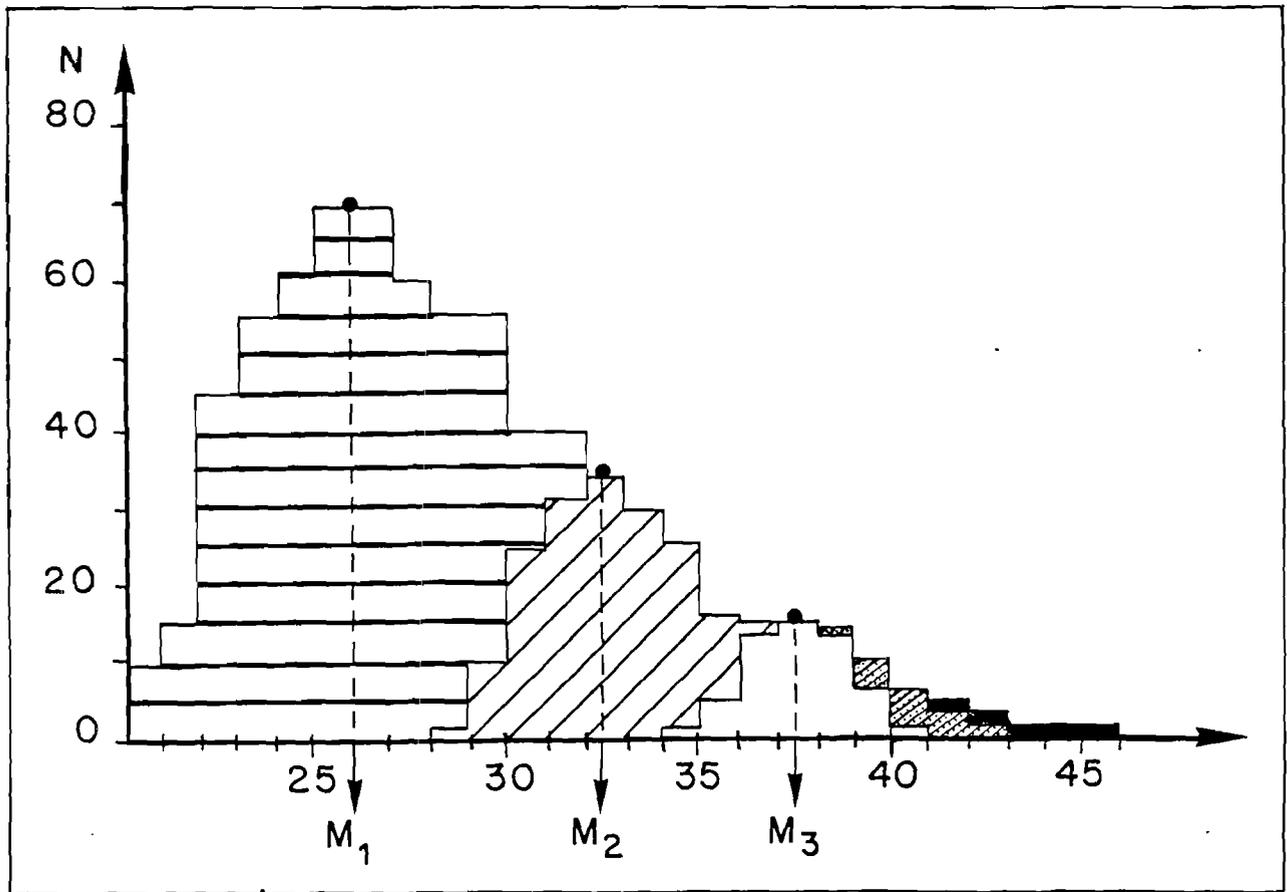


Figure 5 - Histogramme de fréquences de longueurs obtenu par échantillonnage le 14/2/65 avec décomposition en trois distributions successives.

Tableau 4 - Décomposition de la distribution polymodale en distributions unimodales successives par la méthode des maximums successifs: Echantillon du 14/02/65 de "bossus" du Congo.

| Lt | N | N _I | N _{II} | N _{III} | N _{IV} |
|------------|-----|----------------|-----------------|------------------|-----------------|
| 20 | 9 | 9 | | | |
| 21 | 15 | 15 | | | |
| 22 | 45 | 45 | | | |
| 23 | 54 | 54 | | | |
| 24 | 61 | 61 | | | |
| 25 | 68 | 68 | | | |
| 26 | 68 | 68 | | | |
| 27 | 60 | 60 | | | |
| 28 | 55 | 54 | 1 | | |
| 29 | 55 | 45 | 10 | | |
| 30 | 40 | 15 | 25 | | |
| 31 | 40 | 9 | 31 | | |
| 32 | 34 | | 34 | | |
| 33 | 30 | | 30 | | |
| 34 | 26 | | 25 | 1 | |
| 35 | 16 | | 10 | 6 | |
| 36 | 15 | | 1 | 14 | |
| 37 | 15 | | | 15 | |
| 38 | 14 | | | 14 | |
| 39 | 10 | | | 6 | 4 |
| 40 | 6 | | | 1 | 5 |
| 41 | 5 | | | | 5 |
| 42 | 3 | | | | 3 |
| 43 | 1 | | | | |
| 44 | 1 | | | | |
| 45 | 1 | | | | |
| Total..... | 747 | 503 | 167 | 57 | 17 |

La méthode des maximums successifs que nous avons ici utilisée pour calculer les coefficients de mortalité permet évidemment aussi, comme cela est visible sur la figure 4, de situer les valeurs modales sur les histogrammes de distributions de fréquences de longueurs, ce qui est important pour l'utilisation de la méthode de Petersen sensu stricto.

De décembre 1964 à décembre 1965, ont été dressés 18 histogrammes de fréquences de longueurs en provenance de l'estuaire du Congo. Les modes ont été déterminés par la méthode des maximums successifs. Sur la figure 6 est reportée la représentation de la croissance, d'une part à partir de la filiation de ces modes, d'autre part à partir des moyennes de longueurs des "bossus" nés au cours de la même saison de ponte. Ces moyennes ont été calculées lors de l'établissement des clés âge-longueur après lecture d'âge à partir des marques saisonnières. L'identité des résultats obtenus par les deux méthodes est nettement établie en ce qui concerne la croissance. Toutefois, la méthode de Petersen seule n'aurait pas permis d'estimer une date approximative de naissance pour ces "bossus", car l'extrapolation de la courbe de croissance vers l'origine s'avérait impossible, le premier mode observé dépassant 20 centimètres.

»

Discussion

Les échantillonnages de "bossus" ont été effectués sur les fonds de pêche fréquentés par les chalutiers de Pointe-Noire. L'échantillonnage portant sur plus de 20 000 poissons n'a permis d'observer qu'une dizaine de "bossus" de taille inférieure à 20 cm. Les 24 chalutages effectués par l'"OMBANGO" et les travaux effectués par Baudin-Laurencin (1967) sur la sélectivité des chaluts permettent d'assurer que le "bossu" ne se trouve pas sur les fonds de pêche tant qu'il n'a pas atteint une vingtaine de centimètres. D'après Longhurst (1959), on peut prévoir pour *P. elongatus* un coefficient de passage C (à travers les mailles d'un chalut) égal à 3,58; ce qui correspondait, pour le chalut employé par l'"OMBANGO" dont la maille était de 38,9 mm (Baudin-Laurencin, 1967), à un point 50 % tel que $L_{50} = 13,92$ cm.

On peut donc affirmer que les poissons plus petits que 20 cm ne se trouvaient pas sur les fonds de pêche du "Congo", d'autant plus que les chaluts commerciaux servant d'échantillonneurs utilisaient des maillages identiques et étaient souvent gréés avec un double cul.

Il n'y avait donc aucun problème de sélectivité biaisant les distributions de fréquences de longueurs. Par ailleurs, dans les échantillons de 1965, à de très rares exceptions près, le premier groupe ne comprenait que des poissons de la même classe

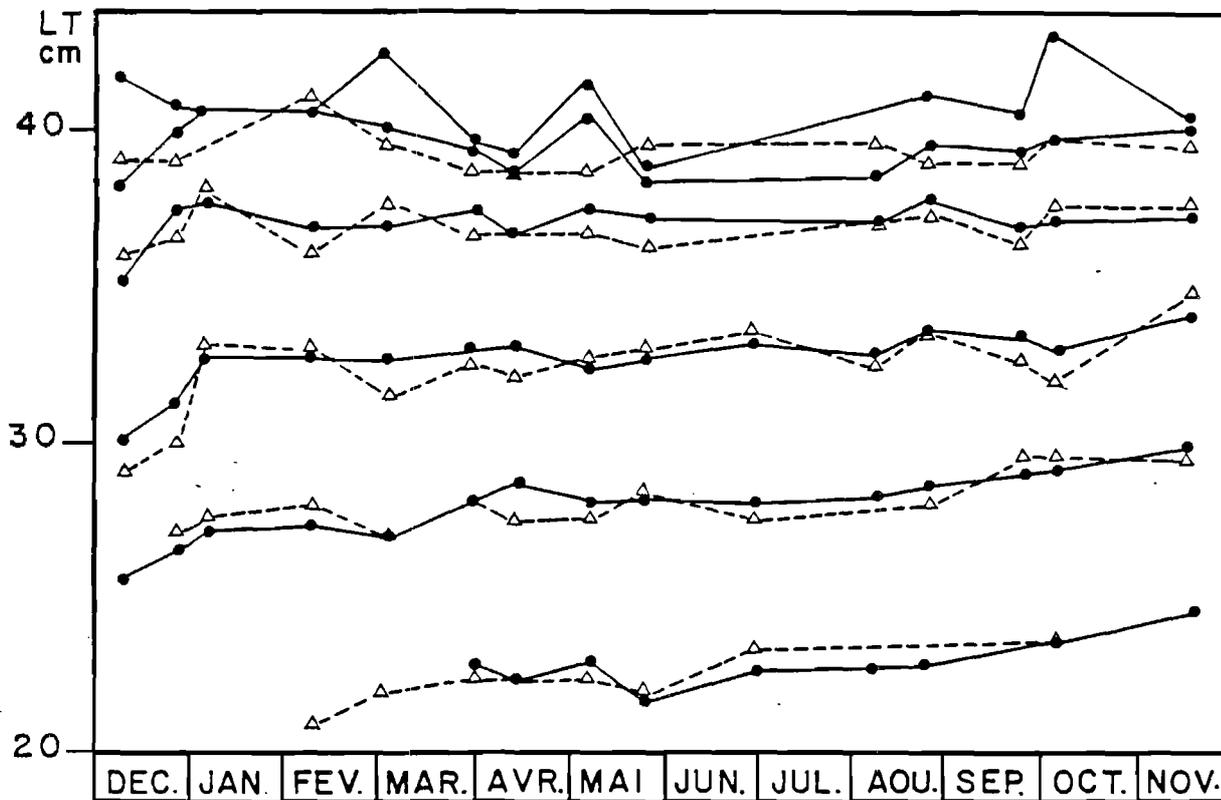


Figure 6 - Comparaison entre la croissance déterminée par lecture des otolithes et celle déduite de la méthode de Petersen (après décomposition en distributions unimodales successives par la méthode des maximums successifs)
 ● Moyenne de taille par lecture d'âge
 Δ Valeurs modales

(D'après LE GUEN, 1971)

d'âge, nés début 1963, ayant passé deux ans au préalable dans les estuaires (La présence de poissons d'une classe d'âge plus jeune aurait pu entraîner une dissymétrie dans la première distribution unimodale ; dans ce cas, la Méthode des Maximums Successifs, comme toutes les méthodes de décomposition, peut s'avérer d'un emploi difficile). De plus, le recrutement était constant. Tout cela a simplifié considérablement les problèmes de l'estimation des coefficients de mortalité et fait un peu de l'exemple des "bossus" un exemple d'école. La méthode des maximums successifs peut être utilisée de façon extrêmement simple dans ce cas, un contrôle pouvant toujours être réalisé sur les positions respectives des valeurs modales dans une distribution grâce à une bonne connaissance de la courbe de croissance des "bossus".

Si le recrutement ne restait pas constant, il serait évidemment nécessaire de connaître l'évolution temporelle de l'abondance de chaque classe d'âge, ce qui pourrait être fait en suivant trimestriellement ou annuellement les prises par unité d'effort exprimées en nombre de poissons.

Connaissant le poids du ou des échantillons, le poids des poissons débarqués et l'effort de pêche, cela ne poserait pas de problème majeur et la méthode des maximums successifs serait encore parfaitement utilisable.

Dans le cas de changement de biotopes, d'engins de pêche et de maillage, des problèmes de sélectivité peuvent se poser qui nécessiteraient l'utilisation des courbes de sélectivité pour redresser les distributions de fréquences de longueurs et les rendre utilisables pour la recherche des structures démographiques, mais ceci est le lot de toutes les méthodes de décomposition.

Pour conclure cette discussion nous signalerons que la méthode simple des maximums successifs a permis d'étudier plusieurs espèces halieutiques ; poissons de chalut (Le Guen, 1971), sardinelles (Ghené et Le Guen, 1968), thons (Le Guen et Sakagawa, 1973; Josse, 1979), crevettes (García, 1975), petits pélagiques lagonaires (Dalzell et Wankovski, 1980), etc.

B - Hypothèse de normalité

Décomposition de distributions de fréquences de longueurs polymodales en distributions normales successives

Nous ne nous lancerons pas ici dans une étude exhaustive et critique pour obtenir des distributions normales successives. Le lecteur pourra se reporter à ce sujet à Gros (1980) qui rappelle que "l'hypothèse de normalité est, en toute rigueur, impossible à respecter étant donné que la densité d'une variable normale est définie de $-\infty$ à $+\infty$. Cette restriction n'a dans la pratique pas d'importance, car 99,7 % de l'aire sous la courbe est située entre -3 et +3 écarts types de part et d'autre de la moyenne ; il est donc possible de travailler avec des distributions tronquées sans perte appréciable de précision".

Nous rappellerons l'existence des méthodes graphiques traditionnelles de Harding (1949), Cassie (1950), Bhattacharya (1967) qui sont toujours utilisées (Ombredane, 1988). Ces méthodes ont une réputation de subjectivité quand on les compare à celles dont les estimateurs sont définis par un critère d'optimalité garant, pense-t'on en général, de leur objectivité; c'est le cas des méthodes numériques qui procèdent par minimisation (ou maximisation) d'une fonction objectif connue.

Le lecteur pourra aussi se reporter aux travaux de Macdonald et Pitcher (1979) qui ont exposé en détail le choix d'une fonction objectif. La maximisation de la fonction de vraisemblance par une méthode de gradient (Hasselblad, 1966) a débouché sur l'utilisation intensive du programme NORMSEP (Tomlinson, 1970). La maximisation par une méthode d'exploration directe a été exposée par Macdonald et Pitcher (1979) et a conduit au programme MIX publié par Macdonald (1980) puis Macdonald et Green (1985).

Nous avons utilisé dans un premier temps le programme NORMSEP pour analyser les deux distributions de fréquences de longueurs de *Pseudolithus elongatus* examinées dans les chapitres précédents.

L'utilisateur de NORMSEP doit se soumettre à un ensemble de contraintes :

- 1) fixation du nombre de distributions K à trouver
- 2) détermination de K-1 points de troncature
- 3) intervalle autorisé pour chacun des paramètres μ_j et σ_j

Pour les deux distributions de fréquences de longueurs du 17 mars et 14 février 1965, nous avons essayé d'estimer en première approximation les valeurs moyennes et leurs écarts-types par la méthode de Batthacharya. Les points de coordonnées (x_i , $\log f_{i+1} - \log f_i$) n'ont pas permis de construire une succession de segments de droites utilisables pour ce propos en ce qui concerne la distribution du 14 février 1965. La méthode de Bhattacharya appliquée à la distribution du 17 mars 1965 a permis d'estimer des valeurs moyennes sensiblement identiques à celles obtenues directement, de visu, de l'histogramme de fréquences de longueurs de la figure 4 ainsi qu'un jeu d'écarts-types dans une fourchette allant de 1 à 4.

Pour l'échantillon du 17 mars 1965, parmi les jeux de données à priori acceptables, nous avons retenu le suivant pour une utilisation du programme NORMSEP:

| | | | | | |
|------------------------------|---|-------|-------|-------|-------|
| Points de troncature | : | 31,00 | 37,00 | 42,00 | |
| Limite inférieure moyenne | : | 27,00 | 33,00 | 38,00 | 42,00 |
| Limite supérieure moyenne | : | 28,00 | 35,00 | 41,00 | 45,00 |
| Limite inférieure écart-type | : | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 |
| Limite supérieure écart-type | : | 4,00 | 4,00 | 4,00 | 4,00 |

On a obtenu après 284 itérations :

| Classe | Moyenne | Ecart-type | Pourcentage | Nombre |
|--------|---------|------------|-------------|--------|
| 1 | 27,40 | 2,08 | 51,77 | 444,2 |
| 2 | 33,48 | 3,24 | 44,06 | 378,1 |
| 3 | 40,08 | 1,07 | 3,29 | 28,2 |
| 4 | 44,17 | 2,32 | 0,87 | 7,5 |

Les valeurs de μ_j sont très voisines de celles obtenues par les méthodes exposées précédemment. Les croissances annuelles déduites de ces valeurs sont parfaitement compatibles avec celles établies par lectures d'âges sur les otolithes prélevés sur les "bossus" de l'estuaire du Congo le 17 mars 1965 (Tableau 1). Les croissances sont aussi compatibles avec celles déduites de la courbe de Von Bertalanffy issue de l'ensemble des lectures d'âge effectuées au Congo, et dont les paramètres étaient les suivants:

$L_{\infty} = 51,58$ $K = 0,018466$ et $t_0 = -12,092$; les longueurs étant exprimées en centimètres et les âges en mois (Le Guen, 1971).

Les poissons du groupe I, pêchés le 17 mars 1965, sont nés début janvier 1962. Ils ont environ 39 mois, ceux du groupe II, 51 mois, ceux du groupe III, 63 mois, et ceux du groupe IV, 75 mois. Leur taille théorique serait donc respectivement de: 31,50 - 35,49 - 38,69 et 41,25 cm.

L'écart-type moyen sur $L = L_{\infty}(1 - e^{-K(t-t_0)})$ dans l'intervalle d'observation considéré était estimé à 2,1985 (programme CIAT D05 IATTC -La Jolla - Californie).

Le nombre de poissons dans chaque groupe I, II, III et IV est très différent de celui obtenu par les méthodes précédentes; ce qui entraîne des coefficients de mortalité totale Z également différents et incompatibles avec les résultats cohérents obtenus précédemment par lecture d'âge et par la méthode des maximums successifs.

On a en effet :

$$Z_{I,II} = \text{Log}_e \frac{444,2}{378,1} = 0,16$$

$$Z_{II,III} = \text{Log}_e \frac{378,1}{28,2} = 2,59$$

$$Z_{III,IV} = \text{Log}_e \frac{28,2}{7,5} = 1,32$$

Par la méthode de Jackson on obtient la mortalité moyenne

$$Z_{I,IV} = \text{Log}_e \frac{444,2 + 378,1 + 28,2}{378,1 + 28,2 + 7,5} = 0,72$$

Nous avons cherché à tester l'impact des changements dans les contraintes en partant du jeu de données initial rentré dans le programme NORMSEP.

Si l'on augmente les limites des écarts-types (fourchette allant de 0,5 à 4,5), les résultats obtenus ne varient pas mais le nombre d'itérations nécessaires augmente avec l'écart-type. Certains programmes au nombre d'itérations limité apportent, dans ces conditions, des solutions différentes.

Les limites inférieures et supérieures des μ_j n'ont pas non plus d'effet sur les résultats lorsque les valeurs limites ont la même moyenne (ex: changement de 27-28 en 26-29) et que les limites des valeurs modales successives ne se chevauchent pas. Mais là encore le nombre d'itérations nécessaire n'est plus le même. Les résultats diffèrent lorsque les moyennes des valeurs limites sont décalées de un centimètre ou plus (ex. changement de 27-28 en 28-30).

En ce qui concerne les points de troncature, en changeant les valeurs initiales de 31, 37 et 42 en 30, 36 et 41, on a obtenu les résultats suivants avec des écarts-types compris entre 1 et 4,5:

| Classe | Moyenne | Ecart-type | Pourcentage | Nombre |
|--------|---------|------------|-------------|--------|
| 1 | 27,4 | 1,6 | 54,94 | 471,4 |
| 2 | 33,9 | 2,3 | 34,94 | 299,8 |
| 3 | 38,6 | 3,6 | 10,11 | 86,7 |
| 4 | 42,5 | 4,1 | 0,01 | 0,1 |

Les résultats, différents de ceux obtenus avec le jeu initial, restent acceptables en ce qui concerne l'étude de la croissance. Par contre, les nouvelles estimations des coefficients de mortalité totale Z sont encore inacceptables. On a en effet :

$$Z_{I,II} = 0,45 \quad Z_{II,III} = 1,24 \quad \text{et} \quad Z_{III,IV} = 6,76$$

La valeur moyenne $Z_{I,IV}$ obtenue par la méthode de Jackson est égale à 0,80.

En ce qui concerne l'histogramme de la figure 5 tiré de l'échantillonnage du 14/02/65, le programme NORMSEP s'est avéré inutilisable par l'impossibilité d'estimer les limites à fixer aux valeurs modales et aux points de troncature. Avec la version "BASIC" modifiée du programme NORMSEP pour la pêcherie du projet germano-philippin (Pauly et David, 1981) qui n'exige que l'estimation des μ_j , en estimant le premier mode à 25-26 centimètres nous avons estimé les modes suivants à partir de la courbe de croissance établie par Le Guen (1971). Les résultats ont été encore très différents de ceux obtenus par lecture d'âge et par la méthode des maximums successifs, tant pour la croissance que pour l'estimation du nombre de poissons par groupe d'âge.

Cela s'explique largement par les erreurs commises dans les estimations des μ_j à partir de l'équation de la courbe de croissance de Von Bertalanffy -l'écart-type moyen sur les longueurs calculées étant en effet de 2,1985 (Le Guen, 1971)- et par la sensibilité du programme NORMSEP aux variations de plus de un centimètre des estimateurs des μ_j .

En ce qui concerne le programme MIX, que nous avons également utilisé, la multiplication du choix des contraintes permet de multiples options d'utilisation du programme. On peut ainsi donner ou non une valeur d'approche au pourcentage des effectifs dans chaque distribution normale successive; on peut laisser libre l'estimation des μ_j ou imposer par exemple que les valeurs se trouvent sur une courbe de croissance de Von Bertalanffy; les écarts-types sont libres ou imposés de même que les coefficients de variation. Une moyenne plus vraisemblable qu'une autre peut être soit estimée, soit fixée, etc ... (Anonyme, 1988). La philosophie de ce programme est donc intéressante à priori puisqu'elle permet de mieux tenir compte des connaissances du biologiste.

Les résultats que nous avons obtenus en utilisant MIX, après de nombreux essais à partir de l'histogramme brut de distribution de fréquences de longueurs provenant de l'échantillon du 17/03/65, n'ont pas été meilleurs que ceux que nous avons obtenu avec NORMSEP, en prenant toujours comme référence les résultats obtenus dans la décomposition d'une distribution de fréquences de longueurs polymodale après "lecture d'âge" de poissons provenant de sous-échantillons par classe de longueur.

Comme pour NORMSEP, le programme MIX permet d'obtenir de multiples solutions en fonction des différentes "contraintes" introduites, ce qui a été bien montré par Macdonald (1987) sur les distributions de fréquence d'*Esox lucius* (Northern Pike).

Le programme MIX paraît sensible à de légères différences dans les estimateurs des μ_j , qu'ils soient fixés ou libres.

Nous donnons ici les résultats obtenus pour la distribution polymodale du 17/03/65 pour deux jeux de données utilisées:

1) ENTRÉES : choix de 4 groupes

Proportions estimées :
0,66 0,26 0,07 0,01

Moyennes "fixées" :
27,50 34,00 38,70 42,60

Écarts-types "fixés" :
1,00 2,00 3,00 3,50

RÉSULTATS : proportions des effectifs successifs et écarts-types :

0,518 0,383 0,094 0,004
0,017 0,019 0,016 0,006

degrés de liberté : 23 $\chi^2 = 584,36$

2) ENTRÉES : choix de 4 groupes

Proportions estimées :
0,66 0,26 0,07 0,01

Moyennes "fixées" :
27,97 34,37 39,20 43,20

Écarts-types "fixés" :
2,30 1,90 2,20 1,50

RÉSULTATS : proportions des effectifs successifs et écarts-types :

0,654 0,249 0,090 0,004
0,018 0,018 0,013 0,004

degrés de liberté : 23 $\chi^2 = 29,04$

(Nous n'avons pas indiqué les probabilités associées aux χ^2 dans les sorties des programmes MIX et NORMSEP. Elles sont difficilement chiffrables, les conditions d'échantillonnage aléatoire simple n'étant pas remplies. Cela n'empêche pas que le calcul du χ^2 garde ici tout son intérêt).

Les résultats obtenus à partir du deuxième jeu de données sont pratiquement identiques à ceux obtenus par la méthode des lectures d'âge. La faible valeur obtenue pour le χ^2 pourrait indiquer par ailleurs un meilleur ajustement que pour le premier jeu de données entre la distribution polymodale analysée et la somme des distributions normales "théoriques" obtenues par le programme.

On aurait donc lieu, à priori, d'être satisfait des résultats de MIX. Ce n'est malheureusement pas tout à fait le cas.

En effet, les entrées utilisées ont toutes été extraites du tableau 3 qui donne les effectifs des groupes I, II, III, IV et les valeurs modales des distributions correspondantes obtenues par la méthode des maximums successifs.

Dans le deuxième jeu de données, les moyennes du tableau 3 ont été simplement majorées de 0,5 pour ajuster les données aux valeurs centrales des classes de 1 cm.

Il est toutefois intéressant de souligner que parmi les multiples solutions que l'on peut obtenir pour le programme MIX il en existe une qui permet d'obtenir des résultats identiques à ceux provenant de la méthode des maximums successifs et celle des lectures d'âge, pour les valeurs moyennes et les pourcentages des effectifs des groupes successifs.

Or il se trouve que les distributions unimodales "symétriques" de longueur des groupes I, II, III et IV du tableau 3, obtenues par la méthode des maximums successifs, peuvent être considérées comme normales après un test de χ^2 selon Dagnélie (1970).

On peut immédiatement en tirer une leçon pratique. Dans le cas où il existe des arguments probants pour admettre que les distributions unimodales constitutives d'une distribution de fréquences de longueurs obtenues par échantillonnage sont normales, on peut utiliser les résultats de la méthode simple des maximums successifs comme "entrées" dans le programme MIX.

Nous avons analysé une dernière distribution de fréquences de longueurs correspondant à l'échantillon du 27/01/66 (figure 7).

La méthode des maximums successifs donne quatre distributions (tableau 5) dont les trois premières peuvent être considérées comme normales au seuil 0,05 (test de χ^2 ; Dagnélie, 1970).

Les résultats obtenus sont confirmés par les lectures d'âge pour les trois premiers groupes. Pour cette distribution, avec NORMSEP, les points de troncature sont faciles à déterminer ainsi que les intervalles des valeurs moyennes. En utilisant le programme MIX on peut aisément fixer les moyennes en estimant directement les valeurs modales (+0,5 cm) sur les histogrammes de fréquences de longueurs.

En limitant la décomposition à trois groupes on a obtenu par la méthode des maximums successifs les pourcentages suivants:

46,6 - 37,2 - 16,15

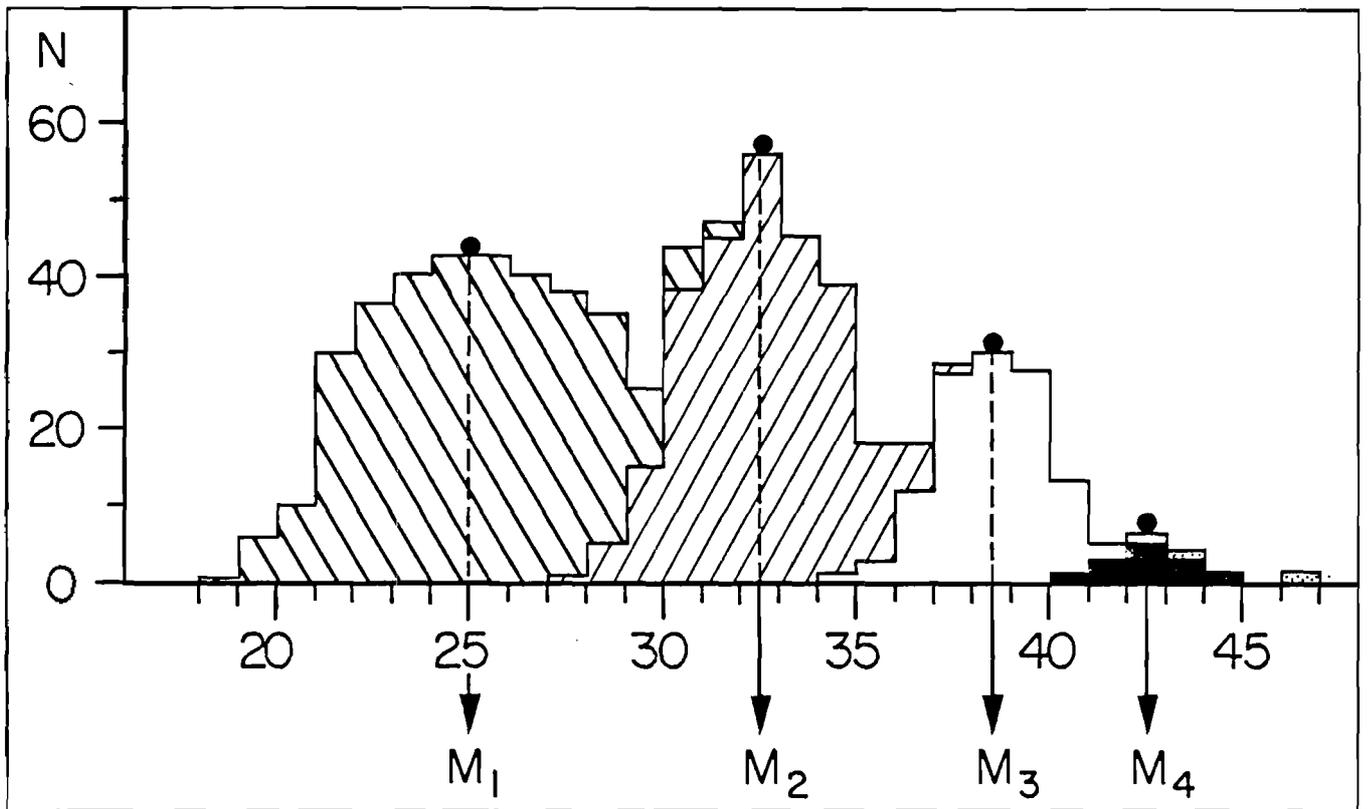


Figure 7 - Histogramme de fréquences de longueurs obtenu par échantillonnage le 27/1/1966 avec décomposition en 4 distributions par la méthode des maximums successifs.

Tableau 5 - Décomposition de la distribution polymodale en distributions unimodales successives par la méthode des maximums successifs: Echantillon du 27/01/66 de "bossus" du Congo.

| Lt | N | N _I | N _{II} | N _{III} | N _{IV} |
|------------|-----|----------------|-----------------|------------------|-----------------|
| 18 | 1 | 1 | | | |
| 19 | 6 | 6 | | | |
| 20 | 10 | 10 | | | |
| 21 | 30 | 30 | | | |
| 22 | 36 | 36 | | | |
| 23 | 40 | 40 | | | |
| 24 | 43 | 43 | | | |
| 25 | 43 | 43 | | | |
| 26 | 40 | 40 | | | |
| 27 | 37 | 36 | 1 | | |
| 28 | 35 | 30 | 5 | | |
| 29 | 25 | 10 | 15 | | |
| 30 | 44 | 6 | 38 | | |
| 31 | 47 | 1 | 46 | | |
| 32 | 56 | | 56 | | |
| 33 | 45 | | 45 | | |
| 34 | 39 | | 38 | 1 | |
| 35 | 17 | | 15 | 2 | |
| 36 | 17 | | 5 | 12 | |
| 37 | 29 | | 1 | 28 | |
| 38 | 30 | | | 30 | |
| 39 | 27 | | | 27 | |
| 40 | 13 | | | 12 | 1 |
| 41 | 5 | | | 2 | 3 |
| 42 | 6 | | | 1 | 5 |
| 43 | 4 | | | | 4 |
| 44 | 2 | | | | 4 |
| 45 | 0 | | | | 2 |
| 46 | 1 | | | | 0 |
| | | | | | 1 |
| Total..... | 728 | 332 | 265 | 115 | 16 |

Avec NORMSEP, on a obtenu toujours pour trois groupes :

| classe | moyenne | écart-type | pourcentage | nombre |
|--------|---------|------------|-------------|--------|
| 1 | 24,86 | 2,58 | 44,56 | 317,3 |
| 2 | 32,38 | 2,16 | 40,40 | 287,7 |
| 3 | 38,60 | 1,33 | 15,03 | 107,0 |

degré de liberté = 14 ; $\chi^2 = 15,5386$

Entrées :

| | | | | |
|------------------------|---|-------|-------|-------|
| Points de troncature | : | 28,00 | 35,00 | 43,00 |
| Limite inf. moyenne | : | 21,00 | 30,00 | 36,00 |
| Limite sup. moyenne | : | 27,00 | 34,00 | 39,00 |
| Limite inf. écart-type | : | 0,50 | 0,50 | 0,50 |
| Limite sup. écart-type | : | 3,00 | 3,00 | 3,00 |

Avec le programme MIX en fixant uniquement les moyennes à 25,0 32,5 et 38,5 , on a obtenu :

| | pourcentage | écart-type |
|---|-------------|------------|
| . | 46 | 0,02 |
| . | 38 | 0,02 |
| . | 15 | 0,01 |

Dans le cas de l'échantillon du 27/01/66 où la séparation des distributions successives saute vraiment aux yeux, toutes les méthodes utilisées donnent des résultats très voisins.

IV - DISCUSSION GÉNÉRALE

Nous avons sélectionné dans cette étude trois distributions de fréquences de longueurs décomposables par la méthode des maximums successifs en distributions que l'on a admises comme étant normales. Pour l'échantillon du 17 mars 1965, selon le test du χ^2 de Dagnélie (1970), les quatre groupes obtenus par la méthode des maximums successifs ont des distributions de fréquences de longueurs normales au seuil de 0,05. Pour l'échantillon du 14 février 1965, la distribution de fréquences de longueurs du groupe I pourrait être considérée comme normale au seuil 0,01 et celles des groupes II et III normales au seuil 0,05. Pour l'échantillon du 27/01/66, les trois premières distributions peuvent également être considérées comme normales au seuil de 0,05. Pour ces deux derniers échantillons, le nombre de poissons des groupes IV, V, etc ... est négligeable pour l'examen des structures démographiques.

Pour les distributions de fréquences de longueurs étudiées, les modes successifs sur les histogrammes sont soit évidents (figure 7), soit distinguables (figure 4), soit indiscernables à l'exception du premier (figure 5). Dans le dernier cas, seules les méthodes de lectures d'âges et des maximums successifs sont utilisables et donnent des résultats cohérents. Quand les distributions unimodales successives se télescopent trop fortement, la méthode des maximums successifs devient elle-même inutilisable et l'on doit s'en remettre aux seuls résultats des lectures d'âge.

Ce cas a été extrêmement rare dans l'étude des "bossus" du Congo (Le Guen, 1971).

Les méthodes utilisées dans la présente étude donnent toutes satisfaction lorsque le chevauchement des distributions unimodales successives est faible, ce qui est le cas dans l'échantillon du 27/01/66.

Pour l'échantillon de type intermédiaire du 17/03/65 où les modes sont distinguables sans être immédiatement transcritibles en moyennes μ_j , les résultats de NORMSEP et MIX ont été décevants. Par tâtonnements successifs on peut toutefois arriver à des solutions acceptables si on les compare aux résultats des "lectures" d'âges.

Sans connaissances biologiques préalables, il est difficile de privilégier l'un des multiples résultats possibles de NORMSEP et MIX.

Macdonald (1987) a bien mis cela en évidence en précisant les conditions d'utilisation du programme MIX. Selon lui, le choix des "contraintes biologiquement raisonnables" doit conduire à des résultats également biologiquement raisonnables. On peut à priori approuver cette démarche. Toutefois la multiplication des "contraintes" biologiques offertes permet d'utiliser en "entrée" dans le programme des données dont le fondement scientifique est incertain. Les résultats obtenus risquent alors d'être homologués par l'unique vertu thaumaturgique attribuée à l'ordinateur.

La soumission des résultats aux "contraintes" préalables choisies par les biologistes, quelle que soit leur sagacité, est en parfaite contradiction avec la réputation d'objectivité des méthodes de résolution numérique utilisées dans NORMSEP ou MIX.

Par comparaison, la méthode des maximums successifs qui ne nécessite que le positionnement du premier mode sur les histogrammes de fréquences de longueurs est particulièrement objective.

Certaines "contraintes" supposées donner un meilleur fondement biologique aux résultats, peuvent au contraire apporter des distorsions à la réalité. Imposer par exemple aux modes obtenus par le programme de se trouver sur une courbe de Von Bertalanffy est de nature purement conceptuelle. Brouard et al. (1984) ont montré que les méthodes d'ajustement fréquemment utilisées favorisent une solution pour un couple de valeurs L_{∞} et K alors qu'il existe un ensemble de couples présentant à priori le même intérêt biologique. Gros (1980), Shepherd (1986) et Macdonald (1987) ont également fait remarquer qu'il existait tout un ensemble de couples K et L_{∞} acceptables comme solution à un problème mathématiquement posé.

Nonobstant ces quelques réserves, nous retenons avec satisfaction un regain d'intérêt pour les études biologiques préalables à l'emploi des méthodes diverses de décomposition de distributions polymodales de fréquences de longueurs. Macdonald (1987) suggère ainsi comme une approche prometteuse la lecture d'âge de tous les poissons d'un sous-échantillon stratifié par classe de longueur. Il s'agit là en fait d'un retour aux sources car de nombreux biologistes utilisaient cette technique de sous-échantillonnage dans les années 60, quelquefois de façon intuitive;

Gulland (1969) la recommandait dans son "Manuel des Méthodes d'Evaluation des Stocks d'Animaux Aquatiques".

V CONCLUSION

Dans le cas des *Pseudolithus elongatus* du Congo, la connaissance biologique préalable et le caractère essentiellement symétrique des distributions unimodales, normales ou non, permettent de conclure à la validité de l'emploi de la méthode des maximums successifs pour la décomposition des distributions de fréquences de longueurs.

L'intérêt de la présente étude est de montrer que, dans le cas de distributions de fréquences de longueurs dont les composantes unimodales sont normales, cette méthode, appliquée sans tâtonnements, a donné des résultats en parfait accord avec la méthode des "lectures" d'âges, celles-ci étant effectuées sur des sous-échantillons stratifiés par classe de longueur.

Pour les "bossus", les résultats sont meilleurs que ceux obtenus par NORMSEP ou MIX. La méthode des maximums successifs reste applicable en cas de chevauchement des modes alors que NORMSEP et MIX deviennent très difficiles d'emploi. Cet avantage ne résiste pas évidemment à un télescopage des modes trop prononcé.

Dans la nature, et particulièrement en zone intertropicale où les périodes de reproduction sont plus longues qu'en milieu tempéré, les distributions unimodales de fréquences de longueurs des poissons d'une cohorte sont peut-être plus souvent symétriques que normales (Daget et Le Guen, 1975). Lorsque l'on n'a aucune certitude sur la normalité des distributions unimodales, il est fortement recommandé d'utiliser la méthode des maximums successifs qui est moins restrictive que NORMSEP ou MIX.

Si l'on tient pour certaine la normalité des distributions unimodales et qu'on utilise NORMSEP, MIX ou la méthode des maximums successifs, la connaissance biologique préalable reste indispensable et il est recommandé d'effectuer de temps en temps des contrôles par "lecture" d'âges pour valider les résultats obtenus à partir des mensurations effectuées en routine sur les poissons étudiés.

Il est possible que, en cas de normalité affirmée des distributions unimodales, les meilleures décompositions en distributions normales successives puissent être obtenues en entrant, en première approximation dans les programmes de décomposition existants, les résultats provenant de la méthode des maximums successifs. Les quelques essais que nous avons faits à cet égard avec le programme MIX paraissent encourageants.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier R. Chevalier de l'IFREMER, D. Ombredane, G. Fontenelle et D. Gascuel de l'ENSA de Rennes pour leurs remarques et critiques constructives.

BIBLIOGRAPHIE

- Anonyme, 1988. MIX 2.3 : An interactive program for fitting mixtures of distributions. *Technical notes on release 2.3, January 1988, ICHTUS DATA SYSTEM 59* Arkell Street. Hamilton, Ontario. Canada.
- Badia (J.) et Do-Chi (T.), 1978. Simulation de la structure d'âge et définition des cohortes chez *Squilla mantis* (L.) (Crustacea, Stomatopoda). *J. Cons.int.Explor.Mer*, 38 (1) : 105-115.
- Baudin-Laurencin (F.), 1967. Sélectivité des chaluts et variations nyctémérales des rendements dans la région de Pointe-Noire. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, V (1) : 85-121.
- Bhattacharya (C.G.), 1967.. A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics*, 23 (1) : 115-135.
- Brouard (F.), Grandperrin (R.) et Cillauren (E.), 1984. Croissance des jeunes thons jaunes (*Thunnus albacares*) et des bonites (*Katsuwonus pelamis*) dans le Pacifique Tropical Occidental. *Notes et documents d'océanographie ORSTOM Port Vila*, 10, sept.84, 23p.
- Cassie (R.M.), 1950. The analysis of polymodal frequency distributions by the probability paper method. *New Zealand Sci. Rev.*, 8: 89-91.
- Cassie (R.M.), 1954. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 3 :513-522.
- Chevalier (R.) et Mesnil (B.), 1986. Echantillonnage en criée pour l'estimation des structures démographiques. *IFREMER, DRV-86 006/RH/Nantes, doc. multigr.*, 35p.
- Christensen (J.M.), 1964. Burning of otoliths, a technique for age determination of soles and other fish. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 29 : 73-81.
- Daget (J.) et Le Guen (J.C.), 1975. Les critères d'âge chez les poissons. *Problème d'écologie: la démographie des populations de vertébrés. Masson et Cie. Paris* , 253-289.
- Dagnélie (P.), 1970. Théorie et Méthodes Statistiques, vol.2 : les méthodes de l'inférence statistique, chap. 12: les tests d'ajustement et de normalité. *Les Presses Agronomiques de Gembloux, ed. J. Duculot S.A.*: 61-72.
- Dalzell (P.J.), Wankowski (J.W.J.), 1980. The biology, population dynamics and fisheries dynamics of exploited stocks of three baitfish species *Stolephorus heterolobus*, *S. devis* and *Spatelloides gracilis* in Ysabel Passage, New Ireland. *Papua, New Guinea, Research Bull.*, 22, Depart. Primary Industry. Port Moresby, 126 p.
- David (F.N.), 1947. A chi² "smooth" test for goodness of fit. *Biometrika*, 24 : 299-304.

- Garcia (S.), 1975. Biologie de *Penaeus duorarum notialis* en Côte d'Ivoire. Nouvelle étude de la croissance. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 6 (1): 1-19.
- Gheno (Y.) et Le Guen (J.C.), 1968. Détermination de l'âge et croissance de *Sardinella eba* (Vol.) dans la région de Pointe-Noire. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 1 : 70-82.
- Gros (Ph.), 1980. Revue critiques de quelques méthodes d'analyse des distributions de fréquence classiquement utilisées en dynamique des populations. *Séminaire de Dynamique des Populations, G.S.G.-CNEXO, Brest 8-26 sept. 1980*, 31p.
- Gulland (J.A.), 1969. Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques. Première partie, Analyse des Populations, *Manuel FAO de Sciences halieutiques*, 4, FRS/114, 160 p.
- Harding (J.P.), 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 28 : 141-153.
- Hasselblad (V.), 1966. Estimation of parameters for a mixture of normal distributions. *Technometrics*, 8 (3) : 431-444.
- Heincke (F.), 1905. Das vorkommen und die verbreitung der eier, der larven und der verschiedenen altersstufen der nutzfische in der nordsee. *Rapp. Conseil Expl. Mer*, 3, App.E, 41p.
- Heincke (F.), 1913a. Investigations on the plaice. General report. I. Plaice fishery and protective measures. Preliminary brief summary of the most important points of the report. *Rapp. Conseil Expl. Mer*, 16, 67p.
- Heincke (F.), 1913b. Investigations on the plaice. General report. 1. The plaice fishery and protective regulations. *Rapp. Conseil Expl. Mer*, 17A: 1-153.
- Jackson (C.H.N.), 1939. The analysis of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, 8 (2): 238-246.
- Josse (E.), 1979. Etude de la bonite *Katsuwonus pelamis* (Linné, 1758) à Tahiti. *Thèse 3ème cycle U.B.O. Brest*, 90/12/79, 114p.
- Josse (E.), Le Guen (J.C.), Kearney (R.), Lewis (A.), Smith (A.), Marec (L.) and Tomlinson (P.K.), 1979. Growth of skipjack, *Occasional paper 11, S.P.C. Nouméa, New Caledonia, January 79*, 83p.
- Laurec (A.) et Le Guen (J.C.), 1981. Dynamique des populations marines exploitées. Tome I: Concepts et modèles. *CNEXO Rapports scientifiques et techniques*, 45, 1981, 118p.
- Le Guen (J.C.), 1966. *Pseudolithus (Fonticulus) elongatus*. Etude préliminaire. *Doc. Centre ORSTOM Pointe Noire*, 304, 41p. multigr..
- Le Guen (J.C.), 1971. Dynamique des populations de *Pseudolithus (Fonticulus) elongatus* (Bowd, 1825). Poissons. Sciaenides. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr. IX*, 1 : 3-84.

- Le Guen (J.C.), 1976. Utilisation des otolithes pour la lecture de l'âge de Sciaenidés intertropicaux. Marques saisonnières et journalières. *Cah. ORSTOM, ser. Océanogr.*, vol.14, 4 : 331-338.
- Le Guen (J.C.), Baudin-Laurencin (F.) et Champagnat (C.), 1969. Croissance de l'albacore (*Thunnus albacares*) dans les régions de Pointe-Noire et de Dakar. *Cah. ORSTOM, ser. Oceanogr.*, 7(1): 19-40.
- Le Guen (J.C.) et Sakagawa (G.T.), 1973. Apparent growth of Yellowfin tuna from the Eastern Atlantic Ocean. *Fish. Bull.*, 7(1): 175-187.
- Longhurst (A.R.), 1959. Prediction of selection factors in a tropical trawl fishery. *Nature, London*, 184, p.1170.
- MacDonald (P.D.M.), 1980. A FORTRAN program for analyzing distribution mixtures. *McMaster Univ., Dept. of Mathematical Sci. (Statistics), Stat. Tech. Rep.*, 80-ST-1, 74pp.
- Mac Donald (P.D.M.), 1987. Analysis of length-frequency distributions- Age and growth of fish - edited by R.C. Summerfelt and G.E. Hall. *The Iowa State University Press. AMES. IOWA 50010*, pp. 371-384.
- MacDonald (P.D.M.) et Green (P.E.J.), 1985. User's guide to program MIX: an interactive program for fitting mixtures of distributions. *Ichthus Data Systems, Hamilton, Ontario, Canada*.
- MacDonald (P.D.M.) et Pitcher (T.J.), 1979. Age groups from size-frequency data : a versatile and efficient method of analyzing distribution mixtures. *J. Fish. Res. Board Can.*, 36(8): 987-1001
- Ombredane (D.), 1988. Méthodes graphiques de détermination statistique de l'âge chez les poissons. *Bull. Scient. et Tech. INRA, département Hydrobiologie, n°23*, 4lp.
- Pannella (G.), 1971. Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. *Science N.Y.*, 173: p.1124.
- Partlo (J.M.), 1955. Distribution, age and growth of eastern Pacific albacore (*T. alalunga*). *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 12(1): 35-60.
- Pauly (D.) et David (N.), 1981a. ELEFAN1, a "BASIC" program for the objective extractions of growth parameters from length frequency data. *Meeresforschung*, 28(4): 205-211.
- Pauly (D.) et David (N.), 1981b. HP85 BASIC version of Program NORMSEP modified for Philippino-German Fisheries Project. *ICLARM, Manila*.
- Petersen (C.G.G.), 1892. Fiskensbiologiske forhold i Holbock Fjord, 1890-1891. *Beretning fra de Danske Biologiske Station*, 1.
- Poinsard (F.), 1966. La pêche au chalut à Pointe Noire. *Doc. Centre ORSTOM, Pointe-Noire, Congo*, 334, SR, oct. 66, 22p.(miméo).

Poinsard (F.) et Troadec (J.P.), 1966. Détermination de l'âge par la lecture des otolithes chez deux espèces de Sciaenidae ouest africains (*Pseudotolithus senegalensis* C. et V. et *Pseudotolithus typus* Blkr.). *J. Cons. internat. Explor. Mer*, 30(3): 291-307.

Ricker (W.E.), 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. *Fish. Res. Board of Canada, Bull*, 119, 300p.

Shepherd (J.G.), 1986. A weakly parametric method for the analysis of length composition data. In D. Pauly and G.R. Morgan, editors. *Length-based methods in fisheries research. ICLARM conference proceedings. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manille, Philippines.*

Sherrer (B.), 1983. Techniques de sondage en écologie. In *Stratégies d'échantillonnage en écologie (Frontier S. dir.)*. Masson, Paris, et les Presses de l'Université de Laval, Québec, pp. 63-162.

Siegel (S.), 1956. Non parametric statistics for the behavioral sciences. *Internal Student Edition. Mc Graw Hill International Book Company.*

Snedecor (G.W.) et Cochran (W.G.), 1956. Statistical Methods applied to experiments in agriculture and biology. *The Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA, fifth edition, 534 p.*

Snedecor (G.W.) et Cochran (W.G.), 1957. Methodes statistiques. Sixième édition. Traduit par H. Boelle et E. Camhaji. *Association de Coordination Technique Agricole, Paris.*

Tanaka (S.), 1956. A method of analysing the polymodal frequency distribution and its application to the length distribution of porgy, *Taius tumifrons* (T. et S.). *Bull. Tokai Regional Fisheries Res. lab. Tokyo*, 14 : 1-12.

Tanaka (S.), 1962. A method of analysing a polymodal frequency distribution and its application to the length distribution of the Porgy, *Taius tumifrons* (T. and S.). *J. Fish. Res. Board Can.*, 19 (6):1143-1159.

Thompson d'Arcy (W.), 1948. On growth and form. *Cambridge University Press*, 1116 p.

Tomlinson (P.K.), 1970. Program NORMSEP. Normal distribution separator using steepest descent method. 11 (1).2.4 to 11(1).2.10, in Abramson N.J. (Comp.), *FAO Fish. Tech. Pap.*, (101): pag. var. *Computer programs for fish stock assessment.*

Troadec (J.P.), 1971. Biologie et dynamique d'un Sciaenidé ouest-africain *Pseudotolithus senegalensis* (V.). *Doc. Scient. C.R.O. Abidjan*, 2(3), déc. 71, 225p.

LES PUBLICATIONS DU DEPARTEMENT D'HALIEUTIQUE

Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes
65 rue de St.Brieuc, 35042 RENNES Cedex

LISTE DES TITRES

- n° 1 - AUBRUN (L.), 1986 - Inventaire de l'exploitation de l'Anguille sur le littoral de la Bretagne, 105 p.
- n° 2 - BOUDE (J.P.), 1986 - Les effets économiques induits par les activités de pêche artisanale en Basse Normandie, 181 P.
- n° 3 - LEGAULT (A.), 1986 - Comportement d'escalade de l'Anguille dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise, 41 p.
- n° 4 - GASCUEL (D.), 1987 - La civelle d'anguille dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise. Biologie, écologie, exploitation, 330 p. + annexes
- n° 5 - AUBRUN (L.), 1987 - Inventaire de l'exploitation de l'Anguille sur le littoral Sud-Gascogne, 150 p.
- n° 6 - LEGAULT (A.), 1987 - L'Anguille dans le Bassin de la Sèvre Niortaise. Biologie, écologie, exploitation, 300 p.
- n° 7 - BERTIGNAC (M.), 1987 - L'exploitation du Bar (*Dicentrarchus labrax*) dans le MORBRAS (Bretagne Sud), 200 p.
- n° 8 - BOUDE (J.P.), 1988 - Le marché des algues alimentaires dans le monde en 1987 - Place de *Undaria pinnatifida*, 47 p.
- n° 9 - RIGAUD (C.), FONTENELLE (G.), GASCUEL (D.) et LEGAULT (A.) - Le franchissement des ouvrages hydrauliques par les anguilles : présentation de dispositifs installés à l'étranger, 150 p.
- n° 10 - BOUDE (J.P.), DO (A.), GOUIN (S.), HOANG (C.), NEGRO (Y.), REVERET (J.P.), 1989 - Le Marché Nord Américain de *Undaria pinnatifida*, 76 p.
- n° 11 - LE GUEN (J.C.), MORIZUR (Y.), 1989 - Comparaison de méthodes de décomposition de distributions polymodales de fréquences de longueurs en distributions unimodales successives (NORMSEP -MIX - MAXIMUMS SUCCESSIFS), application aux "bossus" (*Pseudotolithus elongatus*) du Congo, 29 p.