

Modèle d'estimation rapide de la croissance des poissons. Application aux poissons d'eau douce d'Afrique

Bernard de MERONA (1)

RÉSUMÉ

Une estimation rapide de la croissance, même approximative, est nécessaire pour beaucoup d'études, en particulier sur la production.

A partir de l'observation triviale que les espèces les plus grandes sont également celles qui vivent le plus longtemps, une relation entre la taille maximale atteinte par une espèce et l'allure de sa croissance a été recherchée.

Dans la définition du modèle de croissance de von Bertalanffy, il existe des relations directes entre le coefficient de croissance K et la longévité théorique, et entre K et la longueur asymptotique (L_{∞}) chez une espèce donnée.

Un modèle d'estimation, valable pour un ensemble d'espèces, est développé en deux étapes, d'une part recherche d'une relation statistique entre les estimations de K et de L_{∞} , et d'autre part, recherche d'une relation statistique entre un de ces paramètres théoriques et une donnée d'observation d'accès facile. La connaissance de ce paramètre observé permet donc de reconstituer la croissance de l'espèce considérée.

Le modèle a été appliqué aux données disponibles chez les poissons d'eau douce africains. Les relations trouvées sont les suivantes :

$$\begin{aligned} K &= 153 / L_{\infty} \\ L_{\infty} &= 1,248 \text{ TMM} \end{aligned}$$

$$\text{et donc } L_t = 1,248 \text{ TMM} \left(1 - \exp\left(\frac{-101 t}{\text{TMM}}\right) \right)$$

TMM étant la taille maximale moyenne atteinte par l'espèce.

Une abaque permettant la détermination graphique des tailles aux différents âges et de la taille infinie est proposée.

MOTS-CLÉS : Croissance — Poisson — Estimation rapide — Afrique.

SUMMARY

SHORT-CUT MODEL FOR THE ESTIMATION OF FISH GROWTH. APPLICATION TO FRESHWATER FISH OF AFRICA

A rapid estimate of the growth, even approximate, is useful for many studies on fish, especially on production.

It is a trite observation that the greater is a species of fish, the greater is its longevity. From there, a relationship between the maximum length of a species and the characteristics of his growth was search for.

In the definition of von Bertalanffy's growth model, it exists direct relationships between growth coefficient (K) and theoric longevity, and between K and asymptotic length (L_{∞}) in a given species.

From theses observations, a model for estimating growth in a group of species is developed in two steps: first, search for a statistic relationship between the K and L_{∞} estimates in the litterature, and second, search for a statistic

(1) O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard, 75008 Paris.

relationship between one of these parameters and an observed data easy to obtain. The knowledge of the later allow to reconstitute the growth of the considered species.

This model was applied to the available data on fresh water fish of Africa. The relations are:

$$\begin{aligned} K &= 153 / L_{\infty} \\ L_{\infty} &= 1.248 \text{ TMM} \end{aligned}$$

$$\text{and consequently } L_t = 1.248 \text{ TMM} \left(1 - \exp\left(\frac{-101 t}{\text{TMM}}\right) \right)$$

TMM is the mean maximum length reached by the species.

An abacus allowing the graphic determination of the length at different ages and the asymptotic length is proposed.

KEY WORDS : Growth — Fish — Rapid estimate — Africa.

INTRODUCTION

Bien qu'il existe actuellement une grande variété de méthodologies bien adaptées pour les estimations de croissance chez les poissons, il se présente un certain nombre de difficultés pratiques qui rendent les études laborieuses et lentes et les résultats souvent critiquables.

Dans bien des cas, une estimation rapide, même grossière, est nécessaire ; pour orienter, par exemple, des recherches plus détaillées, mais surtout dans les travaux sur la production biologique des milieux, ou dans les études de pêcheries.

C'est une observation déjà ancienne (BEVERTON et HOLT, 1959) que les espèces de grande taille, comme *Acipenser* spp., *Cyprinus carpio* ou *Lates niloticus*, ont une longévité importante, dépassant la dizaine d'années, et qu'au contraire, les petites espèces comme par exemple les petits *Barbus* africains, les Cyprinodontidae, ont une durée de vie courte. Ainsi, il est vraisemblable qu'il existe une relation entre la taille moyenne atteinte par l'espèce et sa longévité. La connaissance d'un seul de ces deux paramètres pourrait permettre une estimation de la croissance.

DÉVELOPPEMENT DU MODÈLE

La croissance des poissons est, à quelques exceptions près décrite de manière satisfaisante par le modèle de von Bertalanffy (1938) appliqué à des séries complètes de données :

$$L_t = L_{\infty} (1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad (1)$$

Il est donc possible et justifié de rechercher par l'intermédiaire de ce modèle une relation entre la taille maximale et la longévité que l'observation laisse supposer.

Dans l'équation (1), t_0 représente le point d'intersection entre la courbe de croissance et l'axe des abscisses. Il s'agit d'une valeur mathématique sans signification biologique. Néanmoins, lorsque l'on

cherche à modéliser l'ensemble du processus de croissance, depuis la fin du développement larvaire jusqu'à atteindre la taille maximale, la valeur de t_0 est proche de zéro. Ainsi, pour un modèle d'estimation rapide, une translation des âges d'une valeur $t-t_0$ peut être effectuée sans commettre d'erreur importante. L_{∞} est la valeur asymptotique vers laquelle tend la longueur lorsque t tend vers l'infini. Il s'agit de l'évaluation mathématique de la taille maximale moyenne qui serait atteinte par l'espèce si la durée de vie était infinie. K est le coefficient de croissance, il caractérise la vitesse avec laquelle le poisson s'approche de sa taille maximale. Ce coefficient, comme l'a constaté TAYLOR (1958, 1962) est un indice de longévité théorique. En effet, prenant par exemple comme indice de longévité théorique (A), l'âge auquel le poisson atteint une taille égale à 95 % de sa taille maximale, l'équation de von Bertalanffy devient :

$$0,95 L_{\infty} = L_{\infty} (1 - e^{-KA}) \text{ avec } t_0 = 0$$

$$e^{-KA} = 0,05$$

$$\text{et } A = 3/K$$

Le modèle approché de croissance se réduit donc à une expression à deux paramètres si l'on considère t_0 comme origine des âges, et une relation entre ceux-ci peut être recherchée.

Rappelons que von BERTALANFFY a dérivé l'équation (1) de considérations métaboliques. Pour lui, la croissance en poids devait être égale au poids de matière métabolisée diminué du poids de matière catabolisée qu'il exprimait :

$$dw/dt = Hs - kw$$

avec : H : poids synthétisé par unité de surface ;
 s : surface concernée par la croissance ;
 k : proportion de poids catabolisé ;
 w : poids total.

Posant que la surface est proportionnelle au carré de la longueur et le poids au cube de la longueur ($s =$

pl^2 et $w = ql^3$), il obtenait l'expression en longueur suivante :

$$dI/dt = Hp/3q - kI/3 = E - KI$$

où $E = Hp/3q$ et $K = k/3$

L'intégration de cette dernière équation donne :

$$L_t = E/K - (E/K - I_0) \cdot e^{-Kt}$$

Lorsque t tend vers l'infini, L_t tend vers E/K qui est donc la valeur asymptotique L_∞ .

Il existe ainsi, dans la définition de von Bertalanffy une relation directe de proportionnalité inverse entre la taille infinie et le coefficient de croissance pour une espèce donnée. Plusieurs auteurs ont pressenti la possibilité de généraliser cette relation à des groupes d'espèces et PAULY (1980) a établi une relation moyenne pour 978 stocks appartenant à 126 espèces de poissons.

Dans le cas général la relation obtenue est :

$$K = f(L_\infty) \quad (2)$$

L'équation théorique approchée de la croissance ne comprend alors qu'un seul paramètre : L_∞ ou K . Il faut maintenant estimer ce paramètre et donc rechercher une relation statistique entre celui-ci et une donnée d'observation (X). Cette donnée doit répondre à deux conditions. Elle doit être présente dans le plus grand nombre de travaux et y avoir la même signification de manière à réaliser une bonne relation statistique. Elle doit d'autre part s'obtenir facilement afin que le modèle proposé réponde à son objectif d'estimation rapide. Un certain nombre de paramètres observés peuvent être choisis :

— La taille maximale observée (TMO) qui est définie comme la taille du plus grand individu jamais capturé. Elle dépend dans une large mesure du niveau d'exploitation du stock considéré, de l'intensité d'échantillonnage, des engins utilisés et de la période que l'on considère.

— La taille de première maturation (TPM). A condition d'adopter une définition précise (en général il s'agit de la taille à laquelle 50 % des individus d'une population sont matures au moment de la reproduction). C'est une donnée sûre. HOLT (1960) et BEVERTON (1963) font état de relations linéaires entre la TPM et L_∞ . Malheureusement, beaucoup d'espèces de poissons ont une période de reproduction étalée et la détermination de la TPM est alors difficile.

— La taille maximale moyenne (TMM). Il s'agit de la valeur attachée au mode le plus avancé dans la structure de la population. Cette valeur est moins sensible aux facteurs évoqués pour la TMO dans la mesure où il s'agit d'une valeur moyenne. Pour établir une relation entre la TMM et L_∞ , on utilisera

les résultats d'études approfondies de croissance avec des échantillonnages portant sur toute la gamme de taille de l'espèce et couvrant une période d'au moins deux cycles. Il est, dans ces conditions, toujours possible d'estimer approximativement le mode le plus avancé, soit directement, soit par une méthode de décomposition de modes. Une relation entre la TMM et L_∞ a été pressentie par TAYLOR (1958). Lorsqu'il définit la longévité théorique ($A_{0.95}$), il avance que, dans la nature les plus vieux individus atteignent, en moyenne, une taille égale à 95 % de la longueur infinie. Plus tard BEVERTON (1963) met en évidence une relation linéaire inverse entre la longévité observée et le coefficient de croissance (K) chez certains Clupeidae et Engraulidae.

Les âges correspondant à ces trois types de tailles observées peuvent également être utilisés. Cependant, les données d'âge sont plus difficiles à obtenir que les données de taille, et, dans le cas général, la relation sera du type :

$$L_\infty = g(X) \quad (3)$$

La combinaison des équations (1), (2) et (3) conduit à une nouvelle équation qui permet, pour chaque âge, d'estimer la longueur d'un poisson caractérisé par la valeur d'un paramètre observé choisi :

$$L_t = h(X, t) \quad (4)$$

Pour une utilisation plus rapide, il est possible d'imaginer une abaque qui fournirait en même temps les estimations des différents paramètres de croissance.

APPLICATION AUX POISSONS D'EAU DOUCE D'AFRIQUE

Les données utilisées sont tirées d'une revue des travaux sur la croissance des poissons d'eau douce d'Afrique (MERONA, HECHT, MOREAU, sous presse). De ces résultats nous avons rejeté :

— les estimations de la croissance accompagnées d'une valeur de t_0 supérieure à 10 % de la longévité car il y a, dans ce cas, présomptions d'erreurs sur la détermination de l'âge,

— les estimations de L_∞ incompatibles avec la réalité, ce qui revient à ne retenir que les ajustements qui décrivent de manière satisfaisante la totalité de la croissance de l'espèce depuis l'éclosion jusqu'à la mort.

Les calculs ont été effectués sur 111 estimations dont la liste figure au tableau I.

Recherche d'une relation entre L_∞ et K

La figure 1 montre la dispersion des 111 couples $L_\infty - K$. La fonction la plus simple qui pourrait

TABLEAU I

Paramètres de croissance chez les poissons d'eau douce africains. t = mâles et femelles, m = mâles, f = femelles, TMM = taille maximale moyenne, L_{∞} = longueur standard infinie en mm, k_a = coefficient annuel de croissance.

Growth parameters on fresh water fish of Africa. t = males and females, m = males, f = females, TMM = mean maximum length, L_{∞} = asymptotic standard length in mm, k_a = annual growth coefficient.

n	Espèce	milieu	TMM	L_{∞}	k_a	Ref.
1	Petrocephalus bovei (t)	Côte d'Ivoire	95	99	1,104	43
2	Hepsetus odoe (m)	Lac Liambezi	259	261	1,712	60
3	Hydrocynus vittatus (t)	Lac Kariba	523	587	0,275	2
4	Hydrocynus vittatus (t)	Incomati-Limpopo	347	497	0,201	26
5	Hydrocynus vittatus (m)	Lac Bangweulu	545	717	0,266	29
6	Hydrocynus vittatus (f)	Lac Bangweulu	620	666	0,229	29
7	Hydrocynus vittatus (t)	Lac Kariba	649	780	0,135	36
8	Hydrocynus forskahli (t)	Niger	485	620	0,284	15
9	Hydrocynus forskahli (t)	Niger-Bénoué	646	770	0,169	22
10	Hydrocynus forskahli (t)	Tchad	328	610	0,180	53
11	Alestes baremoze (m)	Tchad	231	252	0,696	20
12	Alestes baremoze (f)	Tchad	263	292	0,518	20
13	Alestes baremoze (m)	Côte d'Ivoire	203	212	0,807	49
14	Alestes baremoze (f)	Côte d'Ivoire	233	234	0,843	49
15	Alestes dentex (m)	Niger	286	291	0,560	14
16	Alestes nurse (t)	Niger	190	191	0,804	14
17	Distichodus rostratus (t)	Niger-Bénoué	755	961	0,182	22
18	Barbus capensis (t)	Olifants	346	445	0,152	63
19	Barbus serra (t)	Olifants	275	337	0,166	63
20	Barbus holubi (t)	Vaal river	394	614	0,104	46
21	Barbus holubi (t)	Baberspan	320	430	0,134	28
22	Barbus kimberleyensis (m)	Vaal river	382	534	0,124	46
23	Barbus polylepis (t)	Incomati-Limpopo	374	456	0,173	52
24	Barbus mattozi (m)	Limpopo	240	312	0,303	52
25	Barbus mattozi (f)	Limpopo	310	354	0,303	52
26	Barbus trevelyani (t)	Tyume	73	117	1,212	27
27	Labeo senegalensis (t)	Niger-Bénoué	319	358	0,455	22
28	Labeo senegalensis (t)	Lac Kainji	310	358	0,220	9
29	Labeo mesops (t)	Lac Malawi	340	505	0,278	41
30	Labeo capensis (m)	Vaal river	326	534	0,113	47
31	Labeo capensis (f)	Vaal river	333	439	0,152	47
32	Labeo capensis (t)	Verwoerd dam	368	446	0,163	23
33	Labeo capensis (m)	Caledon river	295	580	0,081	1
34	Labeo capensis (f)	Caledon river	305	631	0,076	1
35	Labeo umbratus (m)	Vaal river	364	467	0,262	47
36	Labeo umbratus (f)	Vaal river	378	497	0,249	47
37	Labeo umbratus (t)	Verwoerd dam	352	441	0,298	23
38	Labeo cylindricus (m)	Incomati-Limpopo	169	235	0,299	52
39	Labeo molybdinus (m)	Incomati-Limpopo	178	181	0,548	52
40	Labeo coubie (t)	Lac de Kossou	325	550	0,260	48
41	Labeo niloticus (t)	Lac Mariout	485	522	0,430	31
42	Barbus microlepis (t)	Lac Malawi	500	663	0,208	41
43	Bagrus meridionalis (m)	Lac Malawi	486	712	0,092	58
44	Bagrus meridionalis (f)	Lac Malawi	666	874	0,091	58
45	Synodontis schall (m)	Nil-Khartoum	335	613	0,102	7
46	Synodontis schall (f)	Nil-Khartoum	347	602	0,111	7

n	Espèce	milieu	TMM	L_{∞}	k_a	Ref.
47	Synodontis membranaceus (t)	Niger-Bénoué	286	355	0,397	22
48	Synodontis membranaceus (m)	Nil-Khartoum	296	596	0,091	7
49	Synodontis membranaceus (f)	Nil-Khartoum	309	467	0,146	7
50	Eutropius niloticus (t)	Niger-Bénoué	307	356	0,495	22
51	Eutropius depre irostris (t)	Luphephe dam	308	339	0,347	32
52	Sarotherodon mossambicus (t)	Njelele dam	242	254	0,386	39
53	Sarotherodon mossambicus (t)	Rust de Winter	230	351	0,211	39
54	Sarotherodon mossambicus (t)	Loskop dam	305	347	0,300	39
55	Sarotherodon mossambicus (t)	Sheyo le Ngubu	258	280	0,380	39
56	Sarotherodon mossambicus (t)	Hartbeespoort	244	331	0,267	39
57	Sarotherodon mossambicus (t)	De Hoop Vlei	232	282	0,627	62
58	Sarotherodon mossambicus (t)	Zeekoei Vlei.	200	321	0,310	62
59	Sarotherodon mossambicus (m)	Loskop dam	298	312	0,413	21
60	Sarotherodon mossambicus (f)	Loskop dam	266	286	0,397	21
61	Sarotherodon mossambicus (m)	Doornndrai dam	246	268	0,684	3
62	Sarotherodon mossambicus (f)	Doornndrai dam	252	262	0,438	3
63	Sarotherodon mossambicus (m)	Lac Sibaya	194	217	0,358	10
64	Sarotherodon mossambicus (f)	Incomati-Limpopo	274	303	0,243	52
65	Sarotherodon mossambicus (m)	Luphephe dam	263	270	0,417	33
66	Sarotherodon mossambicus (f)	Luphephe dam	248	258	0,370	33
67	Sarotherodon macrochir (m)	Kafue floodplain	244	251	0,455	19
68	Sarotherodon macrochir (f)	Kafue floodplain	222	225	0,468	19
69	Sarotherodon macrochir (t)	Lac Liambesi	310	344	0,266	60
70	Sarotherodon macrochir (m)	Lac Alaotra	232	239	0,433	45
71	Sarotherodon macrochir (f)	Lac Alaotra	200	200	0,324	45
72	Sarotherodon macrochir (t)	Lac Itasy	230	242	0,425	45
73	Sarotherodon andersoni (m)	Kafue floodplain	341	402	0,221	19
74	Sarotherodon andersoni (f)	Kafue floodplain	244	251	0,455	19
75	Sarotherodon niloticus (t)	lac Tchad	313	361	0,318	8
76	Sarotherodon niloticus (m)	lac Alaotra	252	334	0,233	45
77	Sarotherodon niloticus (f)	lac Alaotra	200	229	0,438	45
78	Sarotherodon niloticus (m)	lac Mantasoa	265	285	0,510	45
79	Sarotherodon niloticus (f)	lac Mantasoa	265	273	0,503	45
80	Sarotherodon niloticus (t)	lac Mariut	201	325	0,356	35
81	Sarotherodon niloticus (t)	lac Albert	374	390	0,500	54
82	Sarotherodon shirani (t)	lac Malawi	204	238	0,499	41
83	Sarotherodon galiloeus (t)	lac Mariut	238	233	0,979	35
84	Sarotherodon galiloeus (t)	lac Tchad	251	266	0,601	8
85	Tilapia lidole (t)	lac Malawi	260	356	0,188	41
86	Tilapia rendalli (t)	Kafue flood plain	271	278	0,467	19
87	Tilapia rendalli (m)	lac Alaotra	212	301	0,253	45
88	Tilapia rendalli (f)	lac Alaotra	195	244	0,324	45
89	Tilapia rendalli (m)	lac Mantasoa	278	272	0,526	45
90	Tilapia rendalli (f)	lac Mantasoa	259	249	0,503	45
91	Tilapia rendalli swiers. (m)	Doornndrai dam	216	265	0,313	3
92	Tilapia rendalli swiers. (f)	Doornndrai dam	254	402	0,177	3

51 : lire depressirostris

93	<i>Tilapia rendalli</i> swiers(f)	Incomati-Limpopo	275	330	0,230	52
94	<i>Tilapia saka</i> (t)	Lac Malawi	244	255	0,723	41
95	<i>Tilapia squamipinnis</i> (t)	Lac Malawi	212	262	0,448	41
96	<i>Tilapia variabilis</i> (t)	Lac Victoria	221	220	0,351	25
97	<i>Tilapia zillii</i> (m)	Niger	240	248	0,531	16
98	<i>Tilapia zillii</i> (f)	Niger	215	219	0,603	16
99	<i>Tilapia zillii</i> (t)	Lac Mariut	208	230	0,334	35
100	<i>Tilapia esculenta</i> (t)	Rhodésie	252	265	0,349	17
101	<i>Haplochromis anaphyrus</i> (t)	Lac Malawi	138	157	0,671	59
102	<i>Haplochromis intermedius</i> (t)	Lac Malawi	166	184	0,577	59
103	<i>Haplochromis virginalis</i> (t)	Lac Malawi	96	99	0,642	59
104	<i>Haplochromis quadrimaculatus</i> (t)	Lac Malawi	146	153	0,637	25
105	<i>Haplochromis pleurostigmoides</i> (t)	Lac Malawi	110	116	0,739	25
106	<i>Lethrinops parvidens</i> (t)	Lac Malawi	138	166	0,487	25
107	<i>Lethrinops longipinnis</i> (t)	Lac Malawi	146	162	0,571	25
108	<i>Boulengerochromis microlepis</i> (t)	Lac Tanganika	408	415	0,627	42
109	<i>Tylochromis bangweulensis</i> (t)	Lac Bangweulu	189	264	0,165	30
110	<i>Stolothrissa tanganicae</i> (t)	Lac Tanganika	79	86	2,700	11
111	<i>Lates mariae</i> (t)	Lac Tanganika	477	728	0,168	12

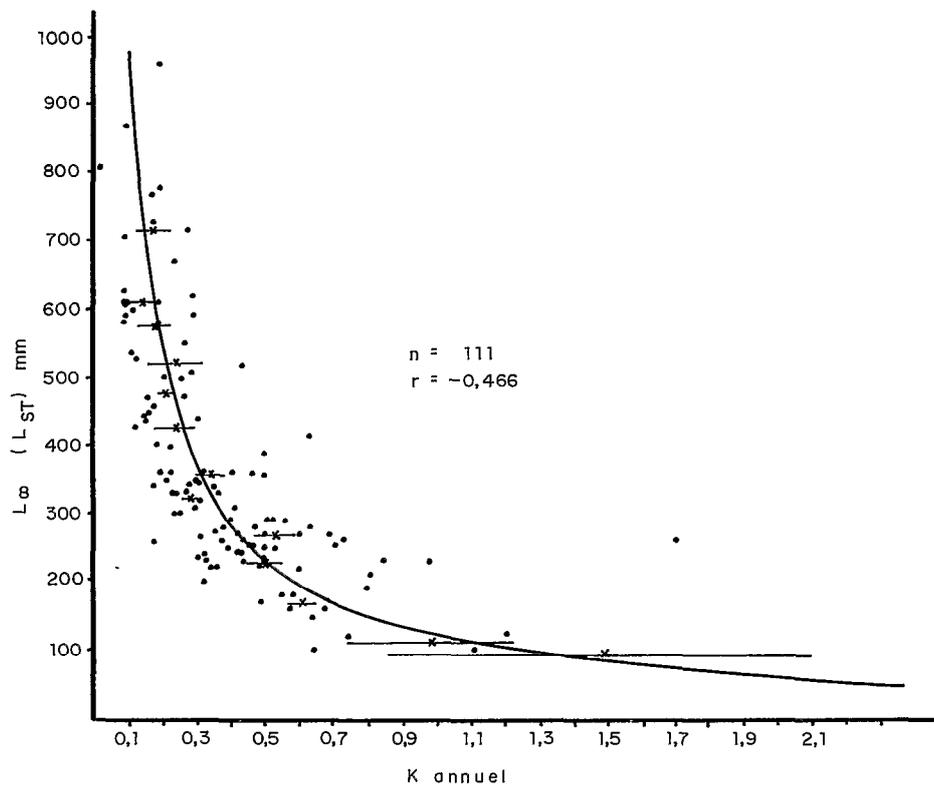


FIG. 1. — Relation entre la longueur infinie et le coefficient k annuel de l'équation de von Bertalanffy chez les poissons d'eau douce africains.

Relationship between asymptotic length and annual growth coefficient of the von Bertalanffy equation on the fresh water fish of Africa.

s'ajuster à cette dispersion de points est de la forme :

$$y = a \cdot x^{-b} \text{ avec } x \text{ et } b > 0$$

ou $\log y = \log a - b \log x \quad (5)$

Une relation linéaire entre $\log L_{\infty}$ et $\log K$ a donc été recherchée. Le coefficient de corrélation entre les deux variables n'est pas très élevé, mais est cependant hautement significatif. Sa valeur est de $-0,466$ pour un seuil de signification à $0,239$ ($p = 0,01$). Pour la détermination de la droite $\log K = b \cdot \log L_{\infty} + a$, les moyennes des L_{∞} et des K dans chaque intervalle de taille de 50 mm ont été utilisées et l'axe majeur réduit déterminé à partir des couples $\log \overline{L_{\infty}} - \log \bar{K}$ (tableau II). En effet,

TABLEAU 2

Moyennes des K pour chaque intervalle des L_{∞} (L_{∞}) = limites de l'intervalle des L_{∞} , N = nombre de données, $\overline{L_{\infty}}$ = moyenne des L_{∞} dans l'intervalle, \bar{K} = moyenne des K , SD = déviation standard de la moyenne des K .
Means of K for each L_{∞} interval. (L_{∞}) = limits of L_{∞} interval, N = number of data, $\overline{L_{\infty}}$ = mean of L_{∞} in the interval, \bar{K} = mean of K , SD = standard deviation of K

(L_{∞})	N	$\overline{L_{\infty}}$	\bar{k}	SD
50-99	3	94,7	1,482	1,080
100-149	2	116,5	0,976	0,334
150-199	7	170,6	0,614	0,103
200-249	17	230,2	0,502	0,200
250-299	24	268,5	0,529	0,283
300-349	13	325,8	0,284	0,064
350-399	9	359,9	0,343	0,123
400-449	8	427,5	0,241	0,165
450-499	5	476,8	0,206	0,049
500-549	4	523,8	0,236	0,150
550-599	4	578,3	0,177	0,105
600-649	6	615,0	0,143	0,077
650-699	2	664,5	0,219	0,015
700-749	3	719,0	0,175	0,087
750-799	2	775,0	0,177	0,011

plus de 50 % des valeurs de L_{∞} sont comprises entre 200 et 350 mm et un ajustement point par point conduirait à donner aux valeurs périphériques un poids négligeable.

La relation trouvée est :

$$\log K = 2,186 - 1,048 \log L_{\infty} \quad r = -0,972$$

$n = 15$

en pratique : $K = 153/L_{\infty} \quad (6)$

Recherche d'une relation entre L_{∞} et une donnée d'observation

Dans les travaux sur la croissance des poissons d'eau douce africains, la seule donnée que l'on trouve de manière constante, ou que l'on peut estimer facilement est la taille maximale moyenne (TMM).

Les couples L_{∞} — TMM sont représentés sur la figure 2. La corrélation linéaire est de $r = 0,917$. Au vu de cette corrélation étroite, nous préférons proposer un ajustement linéaire plutôt que de rechercher une courbe plus appropriée mais plus difficile d'emploi (par exemple la différence de deux fonctions exponentielles comme la dispersion des points semble le suggérer). Nous imposons à la droite de passer par l'origine puisque, lorsque TMM tend vers zéro, L_{∞} tend elle aussi vers zéro. Enfin un écart minimum avec l'axe majeur réduit s'obtient en faisant passer la droite par le point moyen de coordonnées $\overline{TMM}, \overline{L_{\infty}}$.

Cette droite a pour équation :

$$L_{\infty} = 1,248 \text{ TMM} \quad (7)$$

La réunion des équations (1), (6) et (7) donne finalement l'équation suivante pour estimer la croissance de l'espèce :

$$L_t = 1,248 \text{ TMM} \left(1 - \exp\left(\frac{-101 t}{\text{TMM}}\right) \right) \quad (8)$$

Construction d'une abaque

Les courbes de la figure 3, construites à partir de la relation (8), donnent les estimations des tailles théoriques (L_{∞} et L_t) en fonction de la taille maximale moyenne. La longévité peut être également estimée directement.

On porte sur l'axe des abscisses l'estimation de la taille maximale moyenne obtenue, et on élève une perpendiculaire (P) en ce point. Le nombre de courbes de tailles aux différents âges que coupe (P) donne une estimation de la longévité moyenne. Les ordonnées des points d'intersection sont les tailles aux différents âges (en années entières). L'ordonnée du point d'intersection avec la droite des longueurs infinies est une estimation de L_{∞} .

DISCUSSION. LIMITES DU MODÈLE

Il convient pour terminer, de fixer clairement les limites d'un tel modèle. Il ne s'agit en aucune façon de jeter les bases d'une théorie générale sur la croissance des poissons. Les preuves ne manquent pas de la complexité des phénomènes de croissance et de l'hétérogénéité inter et intra spécifique à ce point de vue. Ainsi, BEVERTON (1963), sur deux espèces présentant des cycles de vie identiques, *Lebistes reticulatus* et *Clupea pallasii*, fait état de différences

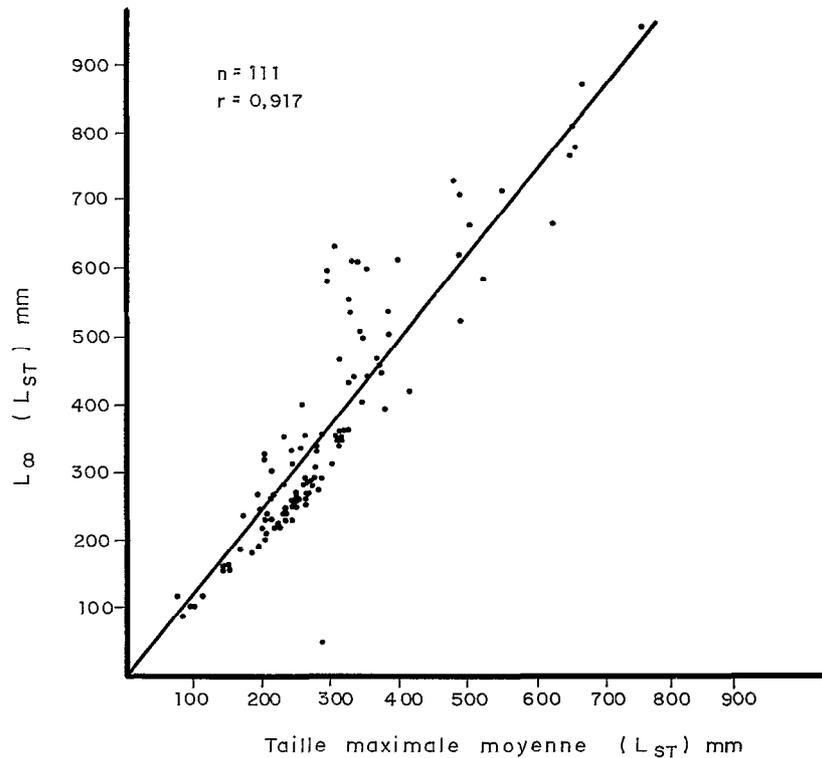


FIG. 2. — Relation entre la longueur infinie de l'équation de von Bertalanffy et la longueur maximale moyenne chez les poissons d'eau douce africains.

Relationship between asymptotic length of the von Bertalanffy equation and the mean maximum length on the fresh water fish of Africa.

importantes dans les relations ($L_{\infty} - K$) et ($L_{\infty} - TMM$). Sur une même espèce (*Perca fluviatilis*) et dans le même milieu, CRAIG (1978) note des valeurs de L_{∞} et de K très variables d'une cohorte à l'autre. Pour les cohortes 1959 et 1968, les valeurs du produit $L_{\infty} \cdot K$ sont de 34,6 et 121,9. C'est pourquoi le seul objectif de ce modèle d'estimation rapide est de fournir un outil, d'utilisation facile dont la précision dépendra de la manière dont il a été élaboré. La plus grande difficulté réside dans la détermination de la taille de l'échantillon. On se heurte à deux arguments contradictoires. Augmenter le nombre des espèces prises en compte augmentera la précision de la détermination de la relation moyenne, le limiter au contraire diminuera la variabilité. BEVERTON et HOLT (1959) notent qu'au sein d'une même espèce ou dans un groupe d'espèces proches, la température et l'apport de nourriture sont deux facteurs influant directement sur les paramètres de croissance. Plus tard PAULY (1979) met en évidence sur 175 stocks de poissons d'origine variée une corrélation positive significative entre coefficient de croissance et température alors que cette dernière n'affecte pas la longueur infinie. En d'autres termes, des poissons de même taille maximale croissent plus vite en moyenne dans les eaux chaudes que dans les eaux froides.

Nous nous sommes donc limité ici, pour une première application du modèle aux poissons d'eau douce africains qui, tant du point de vue de l'apport alimentaire que de celui de la température, forment un groupe relativement homogène.

Il est clair enfin que le modèle n'est applicable que dans les limites de taille étudiées (ici pratiquement 80 à 800 mm de longueur standard). Ce problème est lié d'une part aux propriétés de la relation hyperbolique entre L_{∞} et K . Aux extrémités de la courbe, une variation minime d'un des paramètres fait varier l'autre dans des proportions énormes, ce qui rend les estimations douteuses. D'autre part, les poissons de grande taille posent des problèmes particuliers. Dans les eaux douces africaines, leur croissance ne semble pas s'ajuster au modèle de von Bertalanffy (MERONA, HECHT, MOREAU, sous presse). Cependant, le fait de ne pouvoir inclure ces espèces dans un modèle d'estimation rapide ne nous paraît pas un inconvénient majeur dans la mesure où, généralement, leur grande valeur économique justifie une étude particulière détaillée.

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M., le 24 novembre 1982

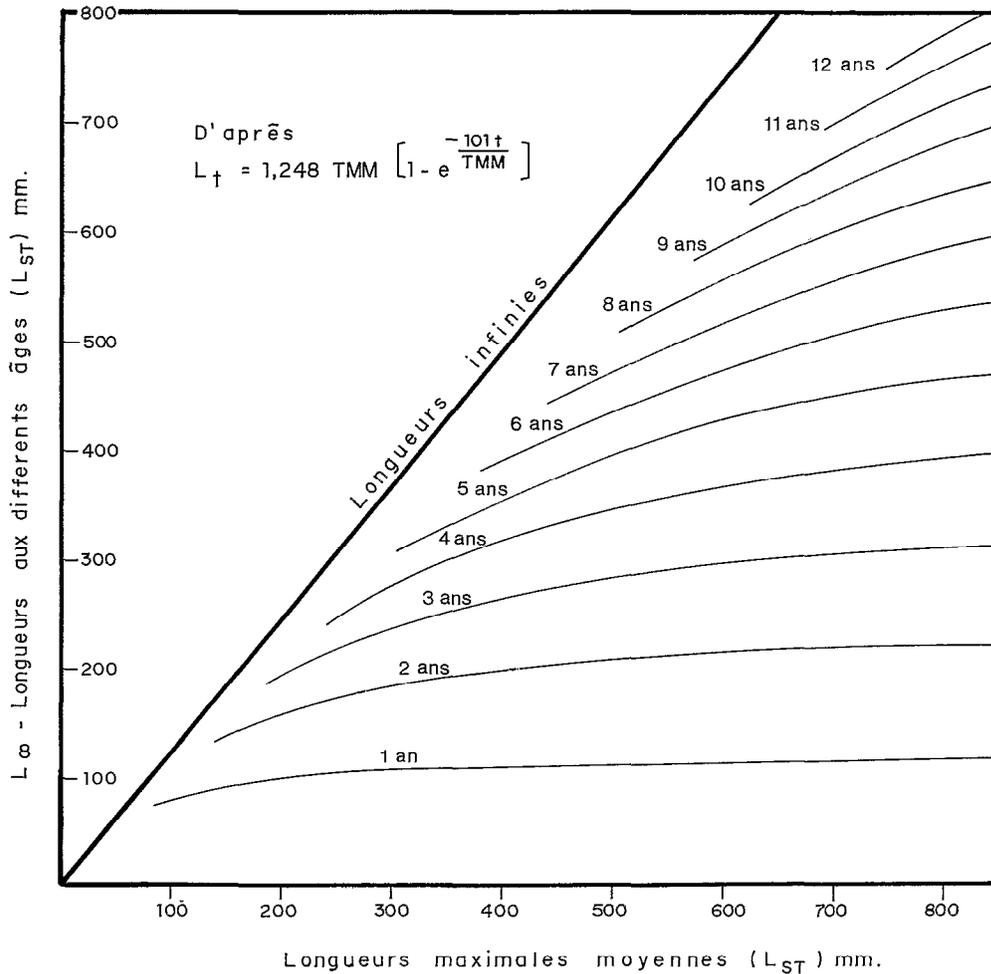


FIG. 3. — Abaque des estimations de L_{∞} , L_t et longévité en fonction de la taille maximale moyenne. Voir texte.
 Abacus of the L_{∞} , L_t and longevity estimations related to the mean maximum length. See text.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES (1)

BAIRD (D. P.), 1976. — Aspects on growth and reproduction of *Labeo capensis* in the Caledon river. *J. Limn. Soc. Afr.*, 2 (1) : 25-27. **1.**

BALON (E. K.), 1971. — Age and growth of *Hydrocynus vittatus* Castelnau (1861) in Lake Kariba, Sinazongwe area. *Fish. Res. Bull. Zambia*, 5 : 89-118. **2.**

BATCHELOR (G. R.), 1974. — *An ecological investigation of the Doorndraai dam, Sterkriver, Transvaal, with special reference to fish management.* M. Sc. Thesis. Rand Afrikaans University, Johannesburg, South Africa. **3.**

BERTALANFFY (L. von), 1938. — A quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol.*, 10 : 181-213. **4.**

BEVERTON (R. J. H.), 1963. — Maturation, growth and mortality of Clupeid and Engraulid stocks in relation to fishing. *Cons. Perm. Expl. Mer, Rapp. et Proc. Verb.*, 154 : 44-67. **5.**

BEVERTON (R. J. H.), HOLT (S. J.), 1959. — A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature and their relation to growth and other physiological characteristics. CIBA fundation Colloquia on Ageing, 5 : 142-180. **6.**

BISHAI (H.), ABU GIDEIRI (Y. B.), 1965. — Studies on the biology of genus *Synodontis* at Khartoum. Age and growth. *Hydrobiologia*, 26, 1-2 : 85-97. **7.**

(1) Les chiffres en gras correspondent aux références du tableau I.

- BLACHE (J.), 1964. — Les poissons du bassin du Tchad et du bassin adjacent du Mayo Kebbi. *Mém. O.R.S.T.O.M.*, n. 4, 477 p. **8**.
- BLAKE (C.), BLAKE (B. F.), 1978. — The use of opercular bones in the study of age and growth in *Labeo senegalensis* from Lake Kainji, Nigeria. *J. Fish. Biol.*, 13 : 287-295. **9**.
- BRUTON (M. N.), ALLANSON (B. R.), 1974. — Growth of *Tilapia mossambica* (Pisces : Cichlidae) in Lake Sibaya, South Africa. *J. Fish. Biol.*, 6 : 701-715. **10**.
- CHAPMAN (D. W.), VAN WELL (P.), 1978. — Growth and mortality of *Stolothrissa tanganyicae*. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 107 (1) : 26-35. **11**.
- COULTER (G. W.), 1976. — The biology of *Lates* species in Lake Tanganica, and the status of the pelagic fishery for *Lates* species and *Luciolates stapersi*. *J. Fish. Biol. G. B.*, 9 (3) : 235-359. **12**.
- CRAIG (J. F.), 1978. — A note on ageing in fl with special reference to perch. *Perca fluviatilis* L. *Verh. Internat. Verein Limn.*, 20 : 2060-2064. **13**.
- DAGET (J.), 1952. — Mémoire sur la biologie des poissons du Niger moyen. I. Biologie et croissance des espèces du genre *Alestes*. *Bull. IFAN*, sér. A, 14 (1) : 191-225, 8 fig. **14**.
- DAGET (J.), 1954. — Les poissons du Niger supérieur. *Mém. IFAN*, n. 36, 391 p. **15**.
- DAGET (J.), 1956. — Mémoire sur la biologie des poissons du Niger moyen : recherches sur *Tilapia zillii* (Gerv.) *Bull. IFAN*, sér. A. 18 (1) : 165-233. **16**.
- DE KIRPE (P.), 1965. — *Ann. Mus. R. Afr. Centr. Sc. Zool., Tervuren, Belgique*, 128, 238 p. **17**.
- DIA (Ab del Kader), 1975. — Détermination de l'âge de machoirons (*Chrysichthys nigrodigitatus*). Première estimation de la croissance. *Doc. scient. CRO, Abidjan*, vol. VI, n. 2 : 139-151. **18**.
- DUDLEY (R. G.), 1974. — Growth of *Tilapia* of the Kafue flood plain, Zambia. Predicted effects of the Kafue Gorge Dam. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 103 (2) : 281-291. **19**.
- DURAND (J. R.), 1978. — Biologie et dynamique des Populations d'*Alestes baremoze* (Pisces, Characidae) du bassin Tchadien. *Trav. Doc. O.R.S.T.O.M.*, 98, 332 p. **20**.
- DU TOIT (P.), VERMEULEN (J.), SCHOONBEE (H. J.), 1972. — In Ondersoek na die ouderdom en lengte/massa verhouding van *Tilapia mossambica* Peters (Pisces : Cichlidae) in Loskopdam, Oos Transvaal. *Tydsk. Natuurwetenskap*, 12 : 129-147. **21**.
- F.A.O., 1971. — Fishery investigations on the Niger and Benoué river in the northern region and development of a program of river-side fishery management and training. *FAO, UNDP (TA) Rep.*, 2271 : 196 p. **22**.
- FAIRALL (M.), HAMMAN (K. G. D.), 1977. — Population structure of two *Labeo* species in the Hendrik Verwoerd dam as determined by gill net sampling. *J. Limnol. Soc. Sth. Afr.*, 3 (1) : 9-12. **23**.
- FERREIRA (P. H.), 1972. — 'n Ondersoek na die Visbevolking van die Roodeplaat dam, met spesiale verwysing na die hengelvisspesies en die ontwikkeling van hengelfasiliteite. Eerste Vorderingsverslag Projek 9/4/13, Prov. Fish. Inst. Lydenburg, South Africa. **24**.
- FRYER (G.), ILES (T. D.), 1972. — *The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa*. Oliver and Boyd, Edinburgh. **25**.
- GAIGHER (I. G.), 1970. — Ecology of the tiger fish (*Hydrocynus vittatus*) in the Incomati river system, South Africa. *Zool. Afr.*, 5 (2) : 211-227. **26**.
- GAIGHER (I. G.), 1975. — The ecology of a minnow, *Barbus trevelyanii* (Pisces : Cyprinidae) in the Tyume River, Eastern Cape. *Ann. Cape Prov. Mus. (Nat. Hist.)*, 2 (1) : 1-19. **27**.
- GOLDNER (H. J.), 1967. — *Populasie studie van varswatervisse in Baberspan, Wes Transvaal, Suid-Afrika*. M. Sc. Thesis, Potchefstroom University for C.H.E., South Africa. **28**.
- GRIFFITH (J. S.), 1975. — Annulus formation and growth of tiger fish *Hydrocynus vittatus* in Lake Bangweulu, Zambia. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 3, 499-505. **29**.
- GRIFFITH (J. S.), 1977. — Growth of the cichlid fish *Tylochromis bangwelensis* in Lake Bangweulu, Zambia. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 106 (2) : 146-150. **30**.
- HASHEM, 1972. — Age and growth and maturity of *Labeo niloticus* from Nozha Hydrodome 1968-1970. *Bull. Inst. Oceanogr. Fish. Cairo*, 2 : 83. **31**.
- HECHT (T.), 1980. — Age, growth, reproduction and mortality of the butter catfish, *Eutropius depressirostris* (Schilbeidae : Pisces) in the Luphephe Nwanedzi impoundment (South Africa). *J. Limnol. Soc. Sth. Afr.*, 6 (1) : 39-45. **32**.
- HECHT (T.), sous presse. — A comparison of the otolith and scale methods of ageing, and the growth of *Sarotherodon mossambicus* (Pisces : Cichlidae) in a impoundment in Venda (Southern Africa). *S. Afr. J. Zool.* **33**.
- HOLT (S. J.), 1960. — A preliminary comparative study of the growth, maturity and mortality of sardines. *Scient. Meet. Biology Sardine and related species. FAO, Rome, Vol. II Subject Syn.* (2) : 553-561. **34**.
- JENSEN (K. W.), 1957. — Determination of age and growth of *Tilapia nilotica* (L.), *T. galilea* (Act.) *T. zillii* (Gerv.) and *Lates niloticus* C. et V. by means of their scales. *Kongelige norske Vidensk. Selsk. Forh.*, 30 (24) : 150-157. **35**.
- KENMUIR (D. H. S.), 1972. — Report on a study of the ecology of the Tigerfish *Hydrocynus vittatus* Castelnau in lake Kariba. L.K.F.R.I. *Project Report* (6) : 1-99. **36**.
- KOCII (B. S.), 1975. — 'n Visekologiese ondersoek van Boskopdam, Wes Transvaal, met spesiale verwysing

- na die Bevolkingsdigtheid van *Labeo capensis* en *Labeo umbratus* in verhouding tot die ander hengelvissoorte. M. Sc. Thesis. Rand Afrikaans University Johannesburg, South Africa. **37.**
- LEK (S.), LEK (S.), 1978. — Écologie et biologie de *Ichthyoborus besse besse* (Joannis 1835) (Pisces : Citharinidae) du bassin du lac Tchad. *Cybiun*, sér. 3 (4) : 65-86. **38.**
- LE ROUX (P. J.), 1961. — Growth of *Tilapia mossambica* Peters in some Transvaal Impoundments. *Hydrobiologia*, 18 (1-2) : 165-175. **39.**
- LE ROUX (P. J.), 1963. — Aantekeninge oor die ouderdom en groei van die Vaalrivier geelvis (*Barbus holubi*). *Fauna en Flora* (14) : 40-41. **40.**
- LOWE (R. H.), 1952. — Report on the *Tilapia* and other fish and fisheries of Lake Nyassa 1945-47. *Col. Off. Fish. Publ.*, 1 (2) : 1-126. **41.**
- MATTHES (H.), 1961. — *Boulengerochromis microlepis*, a Lake Tanganika fish of economical importance. *Bull. aquatic Biol.*, 3 : 1-15. **42.**
- MERONA (B. de), 1980. — Ecologie et biologie de *Petrocephalus bovei* (Poisson : Mormyridae) en Côte d'Ivoire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 13 (3-4) : 117-127. **43.**
- MERONA (B. de), HECHT (T.), MOREAU (J.), Sous presse. — La Croissance, in « Biologie et Écologie des Poissons d'eau douce Africains », éd. C. Lévêque, M. Bruton et G. Ssentongo. **44.**
- MOREAU (J.), 1979. — Biologie et évolution des peuplements de Cichlidae (Pisces) introduits dans les lacs malgaches d'altitude. *Thèse Doctoral, Univ. Toulouse, Publ. École Nationale Supérieure Agronomique*, 345 p. **45.**
- MULDER (P. F. S.), 1973 a. — Aspects of the ecology of *Barbus kimberleyensis* and *Barbus holubi* in the Vaal river. *Zool. Afr.*, 8 (1) : 1-14. **46.**
- MULDER (P. F. S.), 1973 b. — Aspects of the ecology of *Labeo capensis* and *Labeo umbratus* in the Vaal river. *Zool. Afr.*, 8 (1) : 15-24. **47.**
- N'GUESSAN (K.), 1974. — Contribution à l'étude biologique et écologique de *Labeo coubie* dans le lac du barrage de Kossou. Thèse 3^e cycle. Univ. Abidjan, 88 p. **48.**
- PAUGY (D.), 1978. — Écologie et biologie des *Alestes baremoze* (Pisces : Characidae) des rivières de Côte d'Ivoire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 12 (3-4) : 245-275. **49.**
- PAULY (D.), 1979. — On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 39 (2) : 175-192. **50.**
- PAULY (D.), 1980. — A new methodology for rapidly acquiring basic information on tropical fish stocks : growth, mortality and stock-recruitment relationships. In: Stock assessment for tropical small-scale fisheries, ed. S. Saila and P. Roedel, Proc. Internat. workshop in Kingston 1979, 198 p. **51.**
- POTGIETER (F. J.), 1974. — 'n Ekologiese studie van die rooi-bors kuper *Tilapia melanopleura* Dumeril (1859) (Pisces : Cichlidae) in Transvaal met verwysing na geassosierde verswatervissoorte. M. Sc. Thesis, Rand Afrikaans University, Johannesburg. South Africa. **52.**
- SRINN (K. Y.), 1974. — Biologie d'*Hydrocynus forskahli*. Rapport stage DEA Toulouse. **53.**
- SSENTONGO (G. W.), 1971. — Yield equations and indices for tropical freshwater fish populations. M. Sc. these. Dpt. Zool., Univ. British Columbia, Vancouver, Canada. **54.**
- STRAUB (C. C.), 1971. — Aspects of the age determination of the Vaal river yellow fish *Barbus holubi* (Steindachner, 1894) by the scale method. Final Report Project 7. Progress reports Series 5, Dept. of Zoology, University of Potchefstroom for C. H. E., South Africa. **55.**
- TAYLOR (C. C.), 1958. — Cod growth and Temperature. *J. du Conseil*, 23 : 366-370. **56.**
- TAYLOR (C. C.), 1962. — Growth equations with metabolic parameters. *J. du Conseil*, 27 : 270-286. **57.**
- TWEDDLE (D.), 1975. — Age and growth of the catfish *Bagrus meridionalis* Gunther in southern Lake Malawi. *J. Fish. Biol.*, 7 : 677-685. **58.**
- TWEDDLE (D.), TURNER (J. L.), 1977. — Age, growth and natural mortality rates of some cichlid fishes of Lake Malawi. *J. Fish. Biol.*, 10 : 385-395. **59.**
- VAN DER WAAL (B. C. W.), 1976. — 'n Visekologiese studie van die Liambezimeer in die Oos-Capri met verwysing na visontginnig deur Bantoe bevolking. Ph. D. Thesis, Rand Afrikaans University, Johannesburg. South Africa. **60.**
- VAN DER WAAL (B. C. W.), SCHOOMBEE (H. J.), 1975. — Age and growth studies of *Clarias gariepinus* (Burchell) (Clariidae) in the Transvaal, South Africa. *J. Fish. Biol.*, 7 (2) : 227-233. **61.**
- VAN RENSBURG (K. J.), 1966 a. — Growth of *Tilapia mossambica* (Peters) in de Hoop Vlei and Zoekoievlei. Dept. of Nat. Cons. Cape of Good Hope Investl. Rep. (9) : 1-7. **62.**
- VAN RENSBURG (K. J.), 1966 b. — Die vis van die olifatorivier (Weskus) met spesiale verwysing na die geolvies (*Barbus capensis*) en die rvagoin (*Barbus serra*). Dept. Natuur bewaring, Kaap die Goie Hoop. Dept. Natuut bewaring, Kaap die Goie Hoop. Ondersoekverslag. (10) : 1-14. **63.**