

# La variabilité des tailles individuelles à l'intérieur des cohortes et des bancs de poissons I : Observations et interprétation

Poissons  
Pélagiques côtiers  
Variabilité des tailles  
Cohortes  
Bancs  
  
Fish  
Coastal pelagic  
Length variability  
Cohorts  
Schools

Pierre Fréon

Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer (ORSTOM), 24, rue Bayard, 75008 Paris, France.

Reçu le 25/7/83, révisé le 1/3/84, accepté le 29/3/84.

## RÉSUMÉ

La variabilité des tailles individuelles a été analysée au sein des cohortes de deux espèces pélagiques côtières tropicales, ainsi qu'à l'intérieur des bancs que constituent ces espèces grégaires.

Les données analysées, associées à des simulations, permettent de retracer l'évolution des écarts type à l'intérieur des cohortes, et par là de tester certaines hypothèses sur la durée de la période de reproduction ou l'identité des stocks.

Au cours de la croissance, la variabilité devient rapidement beaucoup plus grande dans les jeunes cohortes qu'à l'intérieur des bancs, à taille moyenne égale. En revanche le phénomène s'inverse pour les individus plus âgés : alors que l'écart type des tailles individuelles diminue au sein d'une cohorte lorsque celle-ci vieillit, au sein d'un banc, il augmente lorsque la taille moyenne des individus s'accroît. On en déduit que les bancs de jeunes poissons ne représentent pratiquement jamais la totalité des classes de taille d'une cohorte, tandis que les bancs d'adultes sont constitués d'individus appartenant à des classes d'âges différentes et regroupées par affinité de taille uniquement. Ce dernier point se vérifie par l'interprétation des pièces anatomiques des individus d'un même banc.

Chez les espèces pélagiques côtières, on observe fréquemment des bancs constitués d'un mélange de deux ou plusieurs espèces de morphologies voisines.

Ces phénomènes peuvent être responsables d'erreurs dans les études de croissance et les modèles de production structuraux. Ceci fera l'objet de la deuxième partie de ce travail.

*Oceanol. Acta*, 1984, 7, 4, 457-468.

## ABSTRACT

### Body length variability in fish schools and cohorts. I: Observations and interpretation

Body length variability has been studied in fish schools and cohorts of two tropical pelagic species.

The data, and simulations associated with them allow the variations in standard deviation of cohorts to be followed, and hypotheses on spawning duration or population structure can thus be tested.

As the fish grow, the variability increases more rapidly in young cohorts than in schools with the same mean length. For older fish, the inverse phenomenon is observed: while the standard deviation of individual lengths decreases in a cohort as it gets older, this parameter continued to increase in schools as the mean length increases. This shows that schools of young fish cannot be considered as representative of the cohort length frequency distribution, whereas schools of adult fish are made of individuals belonging to different age classes, which school together according to length similarity. This last point was tested by reading age on hard parts of some fishes from a single school.

In coastal pelagic species, schools of mixed species are often observed. In this case, all of them have generally similar morphology and mean body length.

21 OCT. 1985

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire  
N° : 18650, ex 1  
Cote : B

The consequences of these observations can generate bias in growth studies and production models, as will be shown in the second part of this work.

*Oceanol. Acta*, 1984, 7, 4, 457-468.

## INTRODUCTION

Le concept de cohorte est à l'heure actuelle très utilisé en recherche halieutique, aussi bien pour les études biologiques qu'en dynamique des populations : on désigne généralement par cohorte un groupe d'individus d'un même stock, nés à la même période. Le banc de poissons répond à une définition différente : il s'agit du regroupement physique, dans leur milieu, d'individus grégaires, « mutuellement attirés les uns par les autres » (Shaw, 1970). Le banc peut donc théoriquement contenir des individus d'âges distincts, et même d'espèces différentes. Pour le pêcheur d'espèces pélagiques, il constitue souvent l'objet de la pêche, d'où le développement considérable des techniques de détection (aérienne et hydroacoustiques).

Outre le nombre d'individus qui les constituent, les cohortes ou les bancs sont essentiellement caractérisés par la taille moyenne des individus et par la dispersion des tailles individuelles autour de cette taille moyenne. Il nous a paru utile d'étudier les relations existant entre ces deux paramètres, pour une même espèce, et de comparer les résultats obtenus pour les cohortes et pour les bancs, afin d'en déduire les relations entre ces deux entités. La structure des bancs comportant plusieurs espèces a également été étudiée.

## STOCKS ÉTUDIÉS ET DONNÉES UTILISÉES

Une partie des données est issue de nos travaux réalisés au Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye sur les sardinelles du Sénégal (*Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*), en collaboration pour certains d'entre eux (Boely *et al.*, 1982). Les distributions de fréquence utilisées proviennent d'une part d'échantillons prélevés en mer à l'aide d'un engin de pêche non sélectif vis-à-vis des groupes de taille étudiés (carrelet, senne de plage ou senne tournante), d'autre part d'élevages. On a placé dans un bassin de 11 m<sup>3</sup> un groupe de très jeunes individus de même âge dont on a suivi régulièrement la croissance par des mensurations réalisées sous anesthésie légère à la quinaldine.

Dans tous les cas, la taille des échantillons est importante (plus de 50 individus généralement). Les mesures de longueur sont prises à la fourche et les fréquences sont regroupées par classe de taille de 1 mm, 1/2 cm ou 1 cm en fonction de la taille des individus. La correction de Sheppard est appliquée au calcul des écarts type.

La détermination de l'âge est difficile et incertaine chez les sardinelles ; elle a été pratiquée chez une faible partie des individus étudiés, âgés de plus de 8 mois, par lecture des écailles. En fait on ne s'intéressait pas dans ce cas à l'âge absolu, mais simplement au regroupement des

individus d'une même cohorte, à partir des similitudes rencontrées dans les structures des écailles. Pour les juvéniles, l'appartenance à l'une ou à l'autre des deux cohortes annuelles est possible durant certains mois de l'année, comme nous le verrons.

Une autre partie des données provient du laboratoire américain de Beaufort (North Carolina, USA) et concerne la pêcherie à la senne tournante du menhaden (*Brevoortia tyrannus*). Une fraction du volumineux fichier des données biologiques nous a été communiquée. Il concerne l'année 1969 où la taille des échantillons était de 20 individus (elle est passée à 10 ultérieurement). Les mensurations sont effectuées au millimètre près et l'on a procédé à des regroupements par classe de 1 cm. L'âge avait été déterminé par lecture directe des écailles.

## ÉTUDE DE LA VARIABILITÉ DES TAILLES DES INDIVIDUS D'UNE COHORTE

### Causes théoriques de la variabilité des tailles individuelles dans une cohorte

Trois facteurs peuvent théoriquement expliquer la variabilité des tailles individuelles au sein d'une cohorte : les écarts entre les dates de naissance, les variations de la vitesse de croissance d'un individu à l'autre, et les variations de la taille maximale qu'atteindrait le poisson en « fin » de croissance. Pour des raisons pratiques, on supposera que les croissances individuelles répondent à des équations de von Bertalanffy et l'on assimilera ces trois facteurs aux trois paramètres de cette équation :

$$L = L_{\infty} (1 - \exp(-K(t - t_0))) \quad (1)$$

On envisagera leur incidence sur la variabilité indépendamment les uns des autres dans un premier temps. Il est évident qu'il s'agit là d'un artifice d'exposé qui ne doit pas faire oublier que les valeurs des paramètres de cette équation n'ont pas vraiment une signification biologique, en particulier lorsqu'ils sont obtenus par ajustement pour un ensemble d'individus, et que leur mode d'estimation rend  $K$  et  $L_{\infty}$  interdépendants (Knight, 1968).

### Variations de la date de naissance

Considérons par exemple 4 individus, nés entre les instants  $t_{0_1}$  et  $t_{0_4}$ , ayant le même génotype et qui évoluent dans un même milieu, de sorte que l'on pourra supposer qu'ils auront des croissances identiques (fig. 1 a). Les différences de taille entre le plus grand individu et le plus petit, à un instant donné, iront en s'accroissant de  $t_{0_1}$  à  $t_{0_4}$ . Par la suite le phénomène s'inversera, les plus petits venant rattraper les plus grands. On peut

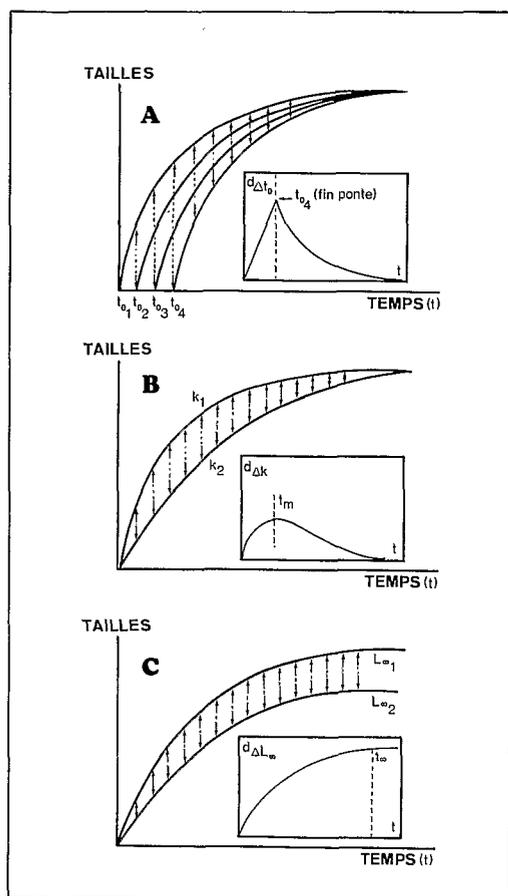


Figure 1

Causes théoriques de la variabilité des tailles individuelles dans une cohorte dont la croissance des individus répondrait à l'équation de von Bertalanffy (voir texte) :

A : Variation des dates de naissance;

B : Variation des vitesses de croissance;

C : Variation des tailles asymptotiques.

Theoretical causes of individual length variability in a cohort for which the growth of individuals corresponds to the von Bertalanffy equation (see text):

A: Birth date variations;

B: Growth rate variations;

C: Asymptotic length variations.

définir la différence de taille entre deux individus par la fonction (cf. encadré fig. 1 a) :

$$d_{\Delta t_0}(t) = L_1 - L_2 = f(t_{0_1}, K, L_{\infty}) - f(t_{0_2}, K, L_{\infty}); L_i > 0 \quad (2)$$

$$d_{\Delta t_0}(t) = L_{\infty} ((\exp(K t_{0_2}) - \exp(K t_{0_1})) / \exp(K t)).$$

Si l'on applique ce raisonnement à une cohorte, on peut affirmer que la variabilité des tailles ira nécessairement en croissant du début à la fin de la période de reproduction lorsque la cohorte se constitue. L'intervalle de variation correspondra alors à la différence entre la taille du plus grand des premiers nés et celle de la plus petite des larves. Chez les espèces pélagiques côtières, où la croissance est rapide et la période de reproduction étendue, cette différence pourra être importante. Dès la fin de la période de reproduction, la variabilité des tailles due à  $t_0$  seulement ira en diminuant au cours du temps.

Pour des facilités de travail on subdivise parfois la période de reproduction, ce qui revient à définir des

« sous-cohortes » au sein d'une même classe d'âge annuelle par exemple. Ceci n'a de sens biologique que si la période de reproduction présente des pics bien distincts.

#### Variations du taux de croissance

Les facteurs responsables des variations du coefficient de croissance sont multiples, et présentent des interactions complexes; ils ont donné lieu à de très nombreux travaux. Ils peuvent être subdivisés en facteurs héréditaires et en facteurs liés au milieu. Ces derniers induisent souvent une « saisonnalisation » de la croissance (Buestel, Laurec, 1975), bien qu'il soit possible que les premiers puissent aussi agir dans ce sens.

Considérons deux individus nés à la même date et ne différant que par leur propre coefficient de croissance ( $K_1 \neq K_2$ ), celui-ci étant supposé constant au cours du temps. L'écart entre les tailles individuelles ira en augmentant au cours de la croissance, passera par un maximum, puis s'annulera pratiquement au stade adulte (fig. 1 b). Ceci peut être représenté par la fonction (cf. encadré fig. 1 b) :

$$d_{\Delta K}(t) = f(t_0, K_1, L_{\infty}) - f(t_0, K_2, L_{\infty}) \quad (4)$$

$$d_{\Delta K}(t) = L_{\infty} [\exp(K_2(t_0 - t)) - \exp(K_1(t_0 - t))], \quad (5)$$

dont l'extremum sera atteint pour une valeur de  $t$  annulant la dérivée, soit :

$$t_m = (\log(K_1/K_2) / (K_1 - K_2)) + t_0 \quad (6)$$

#### Variations de la taille maximale

Divers travaux ont montré que les variations de  $L_{\infty}$ , observées chez des groupes d'individus de la même espèce, pouvaient être attribuées, soit à des facteurs héréditaires, soit à des conditions de vie dans le milieu (température en particulier), soit encore au taux d'exploitation (Ursin, 1963; Veen, 1976). Dans les cas extrêmes on utilise souvent les qualificatifs de « naine » ou « géante » pour désigner des races ou des espèces géographiques différentes.

Si l'on considère deux individus nés à la même date et ne différant que par la valeur de leur propre taille maximale ( $L_{\infty_1} \neq L_{\infty_2}$ ), il est évident que l'écart entre leur taille ira en augmentant au cours du temps. L'expression analytique en sera ici (cf. encadré fig. 1 c) :

$$d_{\Delta L_{\infty}}(t) = f(t_0, K, L_{\infty_1}) - f(t_0, K, L_{\infty_2}) \quad (6)$$

$$d_{\Delta L_{\infty}}(t) = (L_{\infty_1} - L_{\infty_2}) (1 - \exp(K(t_0 - t))). \quad (7)$$

#### Conséquences

Il découle de cette analyse schématique que la distribution des tailles au sein d'une cohorte résulte de la conjonction de nombreux paramètres régissant un ou plusieurs des trois facteurs précédents, ce qui rend complexes les interprétations. Ces considérations théoriques permettent d'affirmer que la variabilité des tailles ira en augmentant du début à la fin de la période de reproduction. Dès que la cohorte sera entièrement constituée, il ne sera plus possible de prévoir *a priori* l'évolution de la variabilité car elle dépendra de l'action conjuguée de 3 facteurs n'agissant pas dans le même sens.

Si l'on ne prend en compte que la variabilité de  $K$  et de  $L_{\infty}$ , il est possible de décrire les expressions mathématiques de l'espérance de la taille moyenne et de sa variance (Sainsbury, 1980). Afin d'inclure également la variabilité due aux dates de naissance, on a eu recours ici à un programme de simulation considérant une cohorte fictive de  $N$  individus, pour lesquels on définit d'une part les moyennes  $t_0$ ,  $\bar{K}$  et  $\bar{L}_{\infty}$ , d'autre part les écarts type  $\sigma_{t_0}$ ,  $\sigma_K$  et  $\sigma_{L_{\infty}}$  (distributions supposées normales). L'évolution de cette cohorte en fonction du temps confirme que la dispersion des tailles autour de la moyenne sera essentiellement due : au début de la croissance à la différence entre les dates de naissance des poissons, au milieu du développement aux variations individuelles de  $K$ , et en fin de croissance à l'existence de différentes valeurs individuelles de  $L_{\infty}$  (fig. 2). Ce modèle reste cependant très schématique car il ne prend pas en compte tous les phénomènes, comme la mortalité qui n'affectera pas toujours de la même façon les individus de taille différente, le taux de survie pouvant être lié à la vitesse de croissance au niveau individuel (Lee, 1912; Ricker, 1969). De même le modèle suppose l'indépendance entre les  $K_i$  et les  $L_{\infty i}$ , bien qu'elle soit peu probable.

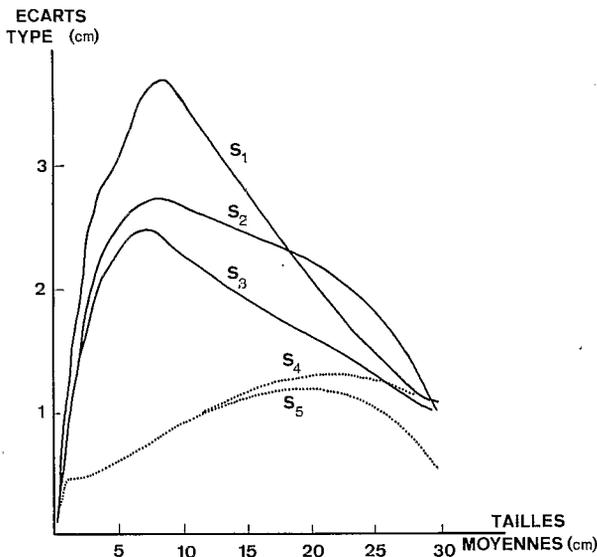


Figure 2

Quelques exemples de simulation de la relation entre la taille moyenne des individus et l'écart type des tailles d'une cohorte fictive de 200 individus dont les paramètres de croissance seraient (voir texte) :

- type pélagique côtier tropical :  $\bar{t}_0 = 0$  an ;  $\bar{K} = 1.1$  ;  $\bar{L}_{\infty} = 30$  cm :  
 $S_1$  :  $\sigma_{t_0} = .15$  an ;  $\sigma_K = .10$  ;  $\sigma_{L_{\infty}} = 1$  cm ;  
 $S_2$  :  $\sigma_{t_0} = .10$  an ;  $\sigma_K = .10$  ;  $\sigma_{L_{\infty}} = 1$  cm ;  
 $S_3$  :  $\sigma_{t_0} = .10$  an ;  $\sigma_K = .18$  ;  $\sigma_{L_{\infty}} = 1$  cm.
- type pélagique côtier tempéré :  $\bar{t}_0 = 0$  an ;  $\bar{K} = .3$  ;  $\bar{L}_{\infty} = 30$  cm :  
 $S_4$  :  $\sigma_{t_0} = .05$  an ;  $\sigma_K = .03$  ;  $\sigma_{L_{\infty}} = 1$  cm ;  
 $S_5$  :  $\sigma_{t_0} = .05$  an ;  $\sigma_K = .03$  ;  $\sigma_{L_{\infty}} = .5$  cm.

Some simulation examples of the relationship between the mean length and the standard deviation of length in a reconstructed cohort of 200 fishes with the following growth parameters (see text):

- tropical coastal pelagic type:  $t_0 = 0$  year;  $\bar{K} = 1.1$ ;  $\bar{L}_{\infty} = 30$  cm:  
 $S_1$ :  $\sigma_{t_0} = .15$  year;  $\sigma_K = .10$ ;  $\sigma_{L_{\infty}} = 1$  cm;  
 $S_2$ :  $\sigma_{t_0} = .10$  year;  $\sigma_K = .10$ ;  $\sigma_{L_{\infty}} = 1$  cm;  
 $S_3$ :  $\sigma_{t_0} = .10$  year;  $\sigma_K = .18$ ;  $\sigma_{L_{\infty}} = 1$  cm.
- temperate coastal pelagic type:  $t_0 = 0$  an;  $\bar{K} = .3$ ;  $\bar{L}_{\infty} = 30$  cm:  
 $S_4$ :  $\sigma_{t_0} = .05$  year;  $\sigma_K = .03$ ;  $\sigma_{L_{\infty}} = 1$  cm;  
 $S_5$ :  $\sigma_{t_0} = .05$  year;  $\sigma_K = .03$ ;  $\sigma_{L_{\infty}} = .5$  cm.

## Observation sur la variabilité des tailles individuelles dans une cohorte

### Méthode d'approche

On ne cherche pas ici à identifier les facteurs précités, susceptibles d'agir sur la variabilité de la croissance. Seule est entreprise une étude globale des observations, dans le milieu naturel ou en élevage. Les deux paramètres retenus sont la moyenne et l'écart type de la distribution des fréquences de tailles. Le choix de l'écart type comme critère de dispersion peut être critiqué du fait que les distributions ne sont pas toujours symétriques (influence de la mortalité en particulier). On ne l'utilisera donc pas ici pour pratiquer les tests qui requièrent l'hypothèse de normalité.

L'échantillonnage d'une cohorte pose d'abord le problème du choix d'une échelle de temps. On cherche ici à obtenir une image instantanée de la structure âge-taille de l'ensemble de la population, ce qui nécessite la collecte d'un maximum d'échantillons. Ils devront cependant être collectés au sein d'intervalles de temps suffisamment brefs pour que la croissance des individus d'une même classe d'âge, du début à la fin de l'intervalle, ne vienne pas augmenter artificiellement l'étendue de la distribution des tailles. On a donc cumulé les échantillons issus d'une même cohorte sur des périodes d'autant plus brèves que la croissance est rapide, *i.e.*, que les individus sont jeunes (tab. 1).

Un autre obstacle réside dans la détermination exacte de l'appartenance à une cohorte. Chez les individus suffisamment âgés pour présenter des marques saisonnières dans les structures des pièces osseuses, le problème peut être résolu si l'on connaît les périodes de reproduction. Pour les jeunes individus, c'est seulement avant le chevauchement des tailles individuelles extrêmes de deux cohortes successives, que l'on pourra déterminer avec certitude l'appartenance à une cohorte donnée, par simple analyse des distributions de fréquences de taille. Cependant, il reste illusoire de vouloir estimer avec précision l'écart type des distributions de fréquences de taille des très jeunes cohortes car on se heurte alors aux problèmes de capturabilité et de sélectivité, qui font que les abondances relatives des divers groupes de taille (de la larve au juvénile) sont très difficiles à estimer; seule l'étendue peut rester fiable. C'est seulement lorsqu'un engin de pêche unique sera en mesure de capturer, sans sélectivité, à la fois les plus

Tableau 1

Périodes de temps retenues pour l'étude des cohortes en fonction de leur âge, chez *Sardinella aurita* et *Brevoortia tyrannus*.

Period of time reserved for the study of cohorts according to their age among *Sardinella aurita* and *Brevoortia tyrannus*.

Espèce	Age approximatif	< 8 mois	8 à 24 mois	> 24 mois
<i>Sardinella aurita</i>	Période	5 jours	15 jours	1 mois
	Age	< 1 an		> 1 an
<i>Brevoortia tyrannus</i>	Période	non étudié	1 mois	

petits des derniers nés et les plus grands des premiers nés, que l'on pourra espérer obtenir une image représentative de la cohorte.

Pour les juvéniles de *Sardinella aurita*, connaissant les périodes de reproduction de chaque année (rapport gonado-somatique, campagnes de pêche expérimentale des œufs et larves), on a utilisé les données regroupées de 5 jours de captures des sennes de plage, 3 mois après la fin de chacune des deux saisons annuelles de reproduction, soit en février ou mars et en octobre ou novembre selon les années. Ensuite les migrations de l'espèce, parallèlement ou perpendiculairement à la côte, ne rendent possible le suivi d'une cohorte dans son ensemble qu'à deux stades du développement : d'abord lors du recrutement des jeunes reproducteurs dans la pêcherie des senneurs, à une taille moyenne de 21 à 24 cm, au cours du premier et du dernier trimestre, ensuite lors du passage des adultes migrateurs devant le Sénégal, en saison froide. A ces deux stades, les chevauchements entre les deux cohortes sont importants et seul l'examen des écailles peut permettre leur discrimination. On a regroupé dans une même cohorte les seuls individus présentant de façon distincte les mêmes structures annulaires.

Concernant *Brevoortia tyrannus*, on ne disposait que des captures en mer à la senne tournante, or les jeunes individus quittent les lagunes au cours de leur première année. On n'a donc étudié que les cohortes âgées de plus de un an. Après bien des controverses, il est actuellement admis que l'espèce constitue un stock atlantique unique, qui pond pratiquement tout au long de l'année en se déplaçant le long des côtes nord-américaines (Dryfoos *et al.*, 1972). Cependant l'amplitude des migrations augmente avec l'âge, et avec elle les taux de mélange des individus nés dans différentes régions.

Pour aucune des deux espèces on n'a suivi de vraies cohortes sur plusieurs années; les valeurs se rapportent donc à une cohorte fictive bâtie à partir des données d'une ou de deux années seulement, ce qui peut être une sérieuse limitation à la validité des résultats, si l'on suppose l'existence de variations interannuelles du milieu capable d'influer sur la durée des périodes de reproduction et sur les vitesses de croissance.

### Résultats

Concernant *Sardinella aurita*, on dispose à la fois d'observations en élevage et en milieu naturel, qui ne sont pas juxtaposables pour autant. Les 110 individus placés en bassin étaient issus d'un seul banc capturé en mer. Leur taille moyenne était de 3,5 cm et l'âge moyen estimé à 1,5 mois. Il est donc évident que leurs dates de naissance se situaient dans un court intervalle de temps, bien inférieur à celui de la période de reproduction. L'expérience n'a pas été prolongée au-delà de 7 mois — où seuls survivaient une trentaine d'individus — en raison de l'impossibilité de satisfaire aux exigences écologiques de l'espèce à ce stade de sa vie. On observe que l'écart type des distributions de taille croît en même temps que la taille moyenne, ce qui doit être attribué essentiellement à la variabilité des taux de croissance individuels. C'est ce que confirment l'ajuste-

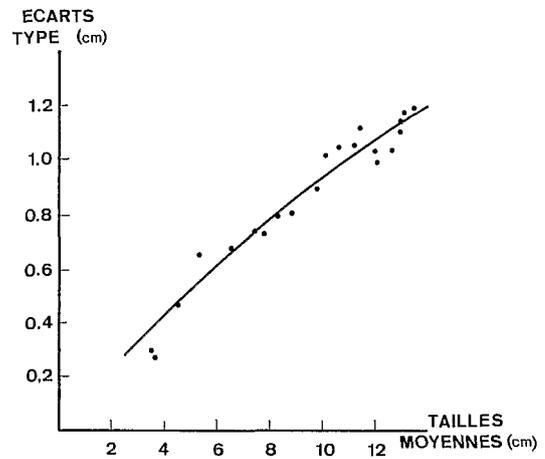


Figure 3

Relation entre la taille moyenne des individus et l'écart type des tailles de *Sardinella aurita* pour un lot de poissons élevés en bassin, et simulation d'une cohorte de 50 individus dont les paramètres de croissance seraient (voir texte) :  $t_0 = 0$  an;  $\sigma_{t_0} = .0027$  an (1 jour);  $K = 1.206$ ;  $\sigma_K = .135$ ;  $L_\infty = 30.63$  cm;  $\sigma_{L_\infty} = 1.2$  cm.

Relationship between individual mean length and the standard deviation of *Sardinella aurita* for a group of individuals bred in a tank, and simulation of a 50 fishes cohort with the following growth parameters:  $t_0 = 0$  year;  $\sigma_{t_0} = .0027$  year (1 day);  $K = 1.206$ ;  $\sigma_K = .135$ ;  $L_\infty = 30.63$  cm;  $\sigma_{L_\infty} = 1.2$  cm.

ment des résultats à ceux d'une simulation où l'on a utilisé les valeurs des paramètres de croissance calculés pour cette espèce (Boely *et al.*, 1982), auxquels on a associé les écarts types :  $\sigma_{t_0} = .0027$  an (individus supposés nés dans un intervalle de 4 jours),  $\sigma_K = .135$  et  $\sigma_{L_\infty} = 1.2$  cm (fig. 3).

Du fait des conditions artificielles d'élevage et de la non-représentativité de notre échantillon par rapport à une cohorte, ces résultats n'ont qu'une valeur indicative. Un point important concerne cependant le comportement des individus dont le banc initial se fractionnait souvent, au cours du dernier mois, en deux bancs distincts qui différaient par les tailles moyennes individuelles. Nous reviendrons sur ce point.

En mer, on observe chez *Sardinella aurita* une décroissance de la variabilité en fonction de la taille chez les cohortes dont l'âge moyen est de plus de 5 mois environ (fig. 4). Nous avons vu qu'il n'était pas raisonnable d'espérer mesurer l'écart type dans les cohortes avant cet âge. Des simulations ont été effectuées en retenant les valeurs moyennes des paramètres de croissance déjà mentionnées et  $\sigma_{t_0} = .09$  à .11 an, ce qui décrit une période de reproduction de durée moyenne. Les diverses valeurs de  $\sigma_K$  et de  $\sigma_{L_\infty}$ , permettant l'ajustement aux données et la figuration d'hypothèses pour la phase juvénile, varient dans des limites relativement étroites. Néanmoins, on retiendra ici essentiellement l'allure générale de la courbe obtenue, qui présente un maximum accentué, car on ne peut accorder qu'une confiance limitée à la représentativité des valeurs absolues retenues, en raison des difficultés de séparation des jeunes cohortes (voire de son impossibilité certaines années où les périodes de reproduction sont trop rapprochées) et des incertitudes sur la lecture des écailles d'un nombre limité d'individus dans les échantillons.

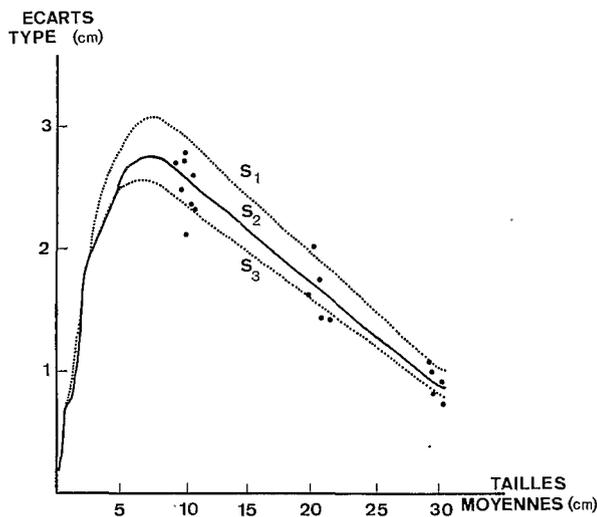


Figure 4  
Relation entre la taille moyenne des individus et l'écart type des tailles dans les cohortes de *Sardinella aurita* au Sénégal, et trois simulations de cohortes où  $N = 500$ ;  $t_0 = 0$  an;  $\bar{K} = 1.206$ ;  $L_\infty = 30.63$  cm (voir texte) :  
 $S_1$  :  $\sigma_{t_0} = .11$  an;  $\sigma_K = .11$ ;  $\sigma_{L_\infty} = 1$  cm;  
 $S_2$  :  $\sigma_{t_0} = .10$  an;  $\sigma_K = .10$ ;  $\sigma_{L_\infty} = .9$  cm;  
 $S_3$  :  $\sigma_{t_0} = .09$  an;  $\sigma_K = .09$ ;  $\sigma_{L_\infty} = .8$  cm.

Relationship between the mean length, and the standard deviation of length in *Sardinella aurita* cohorts in Senegal, and three simulations of cohorts where  $N = 500$ ;  $t_0 = 0$  an;  $\bar{K} = 1.206$ ;  $L_\infty = 30.603$  cm (see text):  
 $S_1$  :  $\sigma_{t_0} = .11$  year;  $\sigma_K = .11$ ;  $\sigma_{L_\infty} = 1$  cm;  
 $S_2$  :  $\sigma_{t_0} = .10$  year;  $\sigma_K = .10$ ;  $\sigma_{L_\infty} = .9$  cm;  
 $S_3$  :  $\sigma_{t_0} = .09$  year;  $\sigma_K = .09$ ;  $\sigma_{L_\infty} = .8$  cm.

Les résultats concernant *Brevoortia tyrannus* montrent la même diminution de la dispersion des tailles dans les cohortes âgées de plus de un an (fig. 5). Cependant, les diverses simulations réalisées à partir des valeurs publiées des paramètres de croissance (Reintjes, 1969), ne parviennent à reconstituer les fortes variations des écarts types relevées dans le fichier des données qu'au prix d'hypothèses sur  $\sigma_{t_0}$ , correspondant à une période de reproduction supérieure à un an ( $\sigma_{t_0} = 0.45$ ). On peut difficilement mettre en cause la fiabilité des lectures d'âge ou l'ordre de grandeur des paramètres de croissance. Les jeunes individus, selon leur lieu de naissance, sont soumis à des conditions hydroclimatiques très différentes (tempérées à tropicales), ce qui doit provoquer une forte variabilité des  $K_i$ ; au cours de la première année de vie, laquelle se déroule près des lieux de ponte. Mais si l'on retient l'hypothèse du stock unique, ces différences géographiques devraient disparaître ensuite; or il n'en est rien. Les données analysées ici, ainsi que celles publiées par Reintjes (1969), indiquent une très forte gradation des tailles moyennes par âge, relevées du nord au sud de la zone de répartition du stock, entre 2 et 4 ans (moyennes différant de 5 à 10 cm). C'est ce que traduit la forte valeur de  $\sigma_K$  simulant au mieux les données. Ceci plaide en faveur d'une modélisation séparée de plusieurs sous-stocks de jeunes (présentant des taux de mélange qui augmentent avec l'âge), mais ne remet pas en cause l'allure générale de la courbe réelle de variation des écarts-type en fonction de la taille.

La décroissance précoce des variabilités avec la taille chez les deux espèces s'explique donc par le fait qu'il s'agit de poissons tropicaux dont la période de reproduction est étalée et le taux de croissance élevé et/ou très variable. De ce fait, on atteindra rapidement la phase de variabilité maximale peu de temps après la fin de la période de reproduction, après quoi les tailles auront tendance à s'uniformiser, la variabilité des tailles maximales individuelles ( $\sigma_{L_\infty}$ ) semblant jouer un rôle minime.

De telles relations peuvent être obtenues à partir de nombreux travaux publiés sur la croissance, à la condition qu'il s'agisse de lecture directe de l'âge (hormis pour les juvéniles) et de données regroupées sur de courts intervalles de temps. Dans une certaine mesure, des simulations peuvent contribuer à valider ou invalider certaines hypothèses sur la durée de la période de production, ou l'identité des stocks.

### LA VARIABILITÉ DES TAILLES INDIVIDUELLES AU SEIN D'UN BANC

#### Causes probables de la variabilité des tailles individuelles

La structure des bancs de poissons et le comportement des individus ont fait l'objet de nombreux travaux. Un banc de poissons pélagiques, lorsqu'il est réellement organisé (stade polarisé) est constitué d'individus orientés parallèlement les uns par rapport aux autres dans une structure géométrique définie (Shaw, 1970; Breder, 1976). La distance entre deux individus voisins est sensiblement constante, égale à près de la moitié de la longueur moyenne des individus pour la plupart des

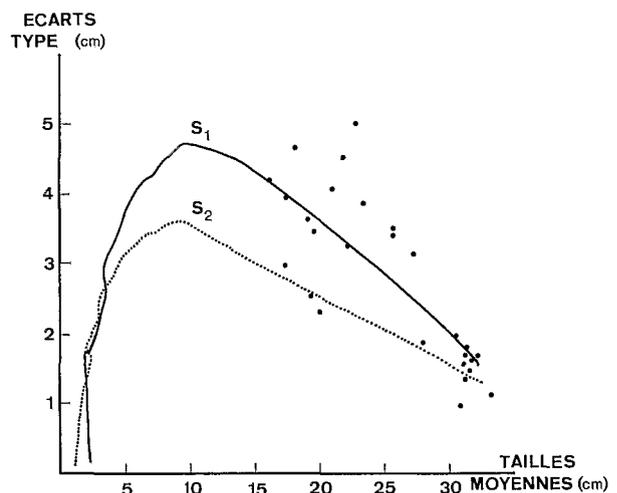


Figure 5  
Relation entre la taille moyenne des individus et l'écart type des tailles dans les cohortes de *Brevoortia tyrannus* dans l'Atlantique Centre-Ouest, et deux simulations de cohortes où  $N = 750$ ;  $t_0 = 0$  an;  $\bar{K} = .474$ ;  $L_\infty = 33.95$  (voir texte) :  $S_1$  (ajustement aux données) :  $\sigma_{t_0} = .45$  an;  $\sigma_K = .08$ ;  $\sigma_{L_\infty} = 1.15$  cm.  $S_2$  (valeur de  $\sigma_{t_0}$  plus réaliste) :  $\sigma_{t_0} = .30$  an;  $\sigma_K = .05$ ;  $\sigma_{L_\infty} = 1.20$  cm.

Relationship between the mean length and the standard deviation of length in *Brevoortia tyrannus* cohorts in the Central-West Atlantic, and two simulations of cohorts where  $N = 750$ ;  $t_0 = 0$  year;  $\bar{K} = .474$ ;  $L_\infty = 33.95$  (see text):  $S_1$  (fitted to data):  $\sigma_{t_0} = .45$  year;  $\sigma_K = .08$ ;  $\sigma_{L_\infty} = 1.15$  cm.  $S_2$  (more realistic  $\sigma_{t_0}$  value):  $\sigma_{t_0} = .30$  year;  $\sigma_K = .05$ ;  $\sigma_{L_\infty} = 1.20$  cm.

espèces (Van Olst, Hunter, 1970). Les déplacements, même lorsqu'ils sont très rapides, se font en bloc, selon un phénomène de groupe qui nécessite que tous les individus aient des capacités natatoires voisines (Hemmings, 1966; Schuleikin, 1968); or ces capacités sont directement reliées à la taille des individus d'une espèce (Ware, 1978). Ainsi la variabilité des tailles individuelles au sein d'un banc sera-t-elle limitée à la fois par des contraintes d'homogénéité au niveau de la structure géométrique du banc et par les aptitudes natatoires des individus.

## Observations

### Méthode d'approche

L'échantillonnage des bancs pose moins de problèmes que celui des cohortes, car dans les pêcheries à la senne tournante ou à la senne de plage, et pour les espèces étudiées ici, le coup de filet est généralement pratiqué sur un seul banc qui est en totalité ou en partie capturé. Dans ce dernier cas, on peut supposer que la structure de taille des individus emprisonnés dans le filet est représentative de l'ensemble du banc, dans la mesure où chez les poissons pélagiques côtiers on n'observe pas de stratification verticale des tailles au sein des bancs, contrairement au cas des mattes de thonidés. Pour les sardinières dakaroises, on a retenu les échantillons des débarquements où seul un coup de filet avec prise avait été effectué durant la sortie. L'échantillonnage des sennes de plage était pratiqué directement à la sortie de l'eau du filet, ainsi que celui des pêches expérimentales au carrelet avec lamparo.

Pour la pêcherie de menhaden de la côte sud-est des USA, la technique de prélèvement est telle que l'on peut considérer que chaque échantillon, pris sur le dessus des tas de poissons à l'intérieur des bateaux de transport, correspond à un seul banc (June, 1972).

Les diverses régressions linéaires effectuées ont pour seul but de représenter graphiquement l'évolution de l'écart type des tailles en fonction des moyennes. Aussi, la signification des coefficients de corrélation n'est-elle pas analysée.

### Résultats

Chez *Sardinella aurita*, on observe que l'écart type des longueurs augmente quand on s'adresse à des tailles moyennes de plus en plus grandes, ce qui revient à dire que le coefficient de variation est relativement stable (fig. 6). Les distributions de fréquence de taille sont en règle générale unimodales et symétriques, cependant l'ajustement à une loi normale est rarement satisfaisant si l'on utilise le test sévère du  $\chi^2$  pour comparer les fréquences absolues théoriques, à celles observées.

On retrouve chez *Sardinella maderensis* des résultats analogues (fig. 7). Cependant, chez cette espèce, il n'est pas rare de voir deux (ou même plusieurs) petits bancs de juvéniles capturés dans un même coup de filet dans les sennes de plages dont la longueur varie de 300 m à plus de 1 km. Les données résultantes ont été éliminées lorsque l'on a pu observer cette pluralité des bancs avant la fermeture de la poche, dans le cas contraire,

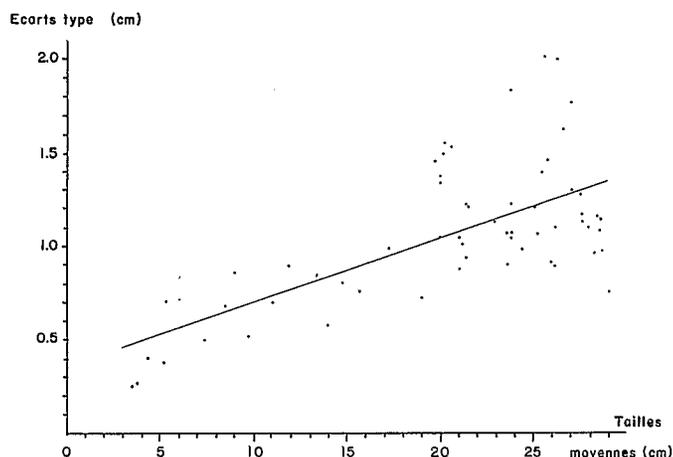


Figure 6

Relation entre la taille moyenne des individus et l'écart type des tailles à l'intérieur des bancs de *Sardinella aurita* au Sénégal.

Relationship between the mean length and the standard deviation of length in schools of *Sardinella aurita* in Senegal.

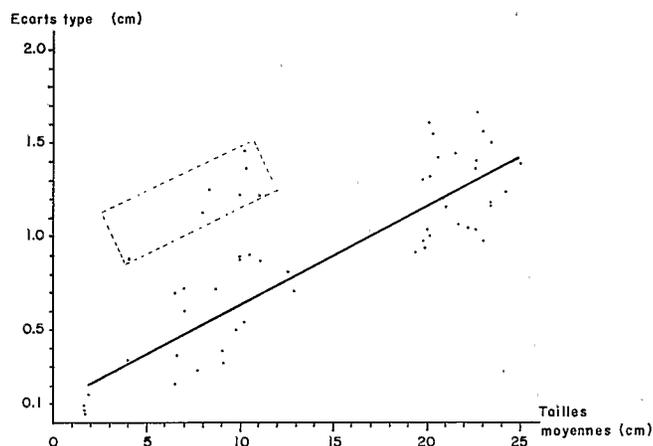


Figure 7

Relation entre la taille moyenne des individus et l'écart type des tailles à l'intérieur des bancs de *Sardinella maderensis* (dans l'encadrement : distributions de fréquences bimodales non retenues; cf. texte).

Relationship between the mean length and the standard deviation of length in schools of *Sardinella maderensis* (inside the frame: discarded bimodal frequencies distributions; cf. text).

on a reporté sur la figure 7 les résultats observés. Cependant, certaines distributions de fréquences de tailles présentaient deux ou plusieurs modes rapprochés, ce qui suggérait fortement la présence de plusieurs bancs (points encadrés).

Pour *Brevoortia tyrannus*, les données dont nous disposions (année 1969) indiquent l'existence d'une relation du même type. En particulier les points correspondant aux bancs capturés au cœur de la saison de pêche (août et septembre) sont remarquablement alignés (fig. 8). Ces résultats sont à rapprocher de ceux de June (1972) qui conclut : « bien que les bancs d'été soient hautement sélectifs pour la taille individuelle, des bancs comportant des tailles mélangées apparaissent et les variations semblent être supérieures à l'intérieur des bancs de gros poissons qu'à l'intérieur des bancs de plus

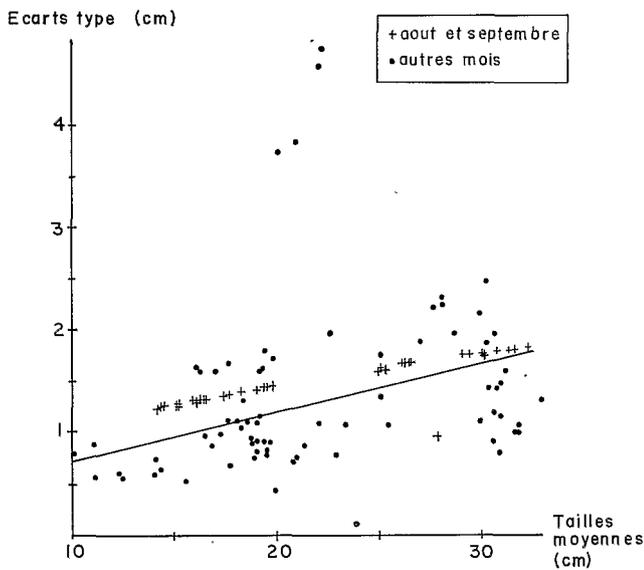


Figure 8  
Relation entre la taille moyenne des individus et l'écart type des tailles à l'intérieur des bancs de *Brevoortia tyrannus* dans l'Atlantique Centre-Ouest en 1969.  
Relationship between the individual mean length, and the standard deviation of length in schools of *Brevoortia tyrannus* in the Central-West Atlantic in 1969.

petits ». Nous avons également observé quelques bancs de « tailles mélangées » au cours du second trimestre, dont l'écart type est supérieur à 3 cm, mais la progression des dispersions en fonction de la taille est plus nette dans notre exemple que dans celui de June (1972). Ceci tient peut être au fait que les données qu'il analysait portaient sur plusieurs années (1955 à 1962).

### CAS DES BANCS MIXTES

Chez les espèces pélagiques côtières tropicales, on rencontre souvent des bancs comportant deux ou plusieurs espèces mélangées, appartenant souvent au même genre ou à la même famille, et dont les individus se ressemblent morphologiquement (nous excluons ici les prédateurs). Tel est le cas au Sénégal où l'on peut citer, parmi de nombreux exemples, les principales associations suivantes :

- *Sardinella aurila*, *Sardinella maderensis* (1);
- *Sardinella aurita*, *Caranx rhonchus* (2);
- *Sardinella aurita*, *Scomber japonicus* (3);
- *Sardinella aurita*, *Trachurus trecae* (4);
- *Caranx rhonchus*, *Trachurus trecae*, ± *Trachurus trachurus* (5);
- *Trachurus trecae*, *Trachurus trachurus* (6).

Le regroupement des espèces dans un même banc n'est pas systématique, et il est rarement observé sur l'ensemble du cycle de vie des deux espèces. Il semble qu'à certains stades, les exigences des deux espèces soient trop différentes pour qu'elles puissent continuer à vivre ensemble. Ainsi l'association (1) est très fréquente chez les juvéniles et disparaît lorsqu'ils atteignent 13 cm :

*Sardinella aurita* s'enfonce alors vers le large, tandis que *Sardinella maderensis* reste plus côtière. On retrouve ensuite les deux espèces fréquemment mélangées au stade où elles sont intensément exploitées par les senneurs côtiers (19 à 24 cm); enfin, chez les adultes, seuls les individus migrateurs de la première espèce reviennent dans le sud du Sénégal, tandis que ceux de la deuxième espèce restent au nord du Sénégal et en Mauritanie (où l'on ignore la composition des bancs). L'association (2) s'observe chez les jeunes individus (6 à 11 cm) puis semble disparaître pour se rencontrer de nouveau chez les adultes. Les associations (3) à (6) ne sont fréquentes qu'à l'âge adulte, dans les pêcheries sénégalaises tout au moins. Cependant, il est probable qu'en Mauritanie, où se recouvrent parfaitement les aires de répartition des deux espèces de *Trachurus*, les bancs mixtes existent tout au long du cycle de vie, comme le suggèrent les données fragmentaires dont nous disposons.

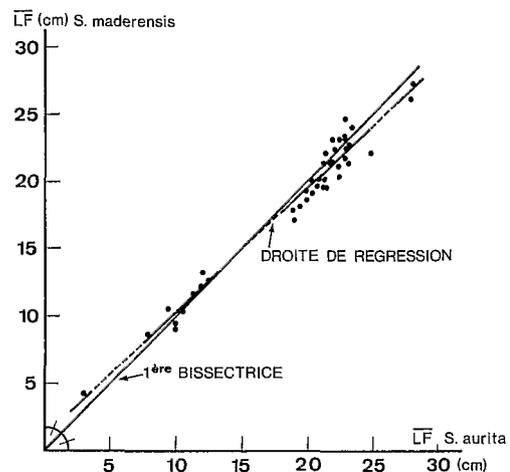


Figure 9  
Relation entre les tailles moyennes individuelles (longueur à la fourche :  $\overline{LF}$ ) de *Sardinella aurita* et de *Sardinella maderensis* lorsque les deux espèces se trouvent dans un même banc.  
Relationship between the individual mean lengths (fork length:  $\overline{LF}$ ) of *Sardinella aurita* and *Sardinella maderensis* when the two species are found in the same school.

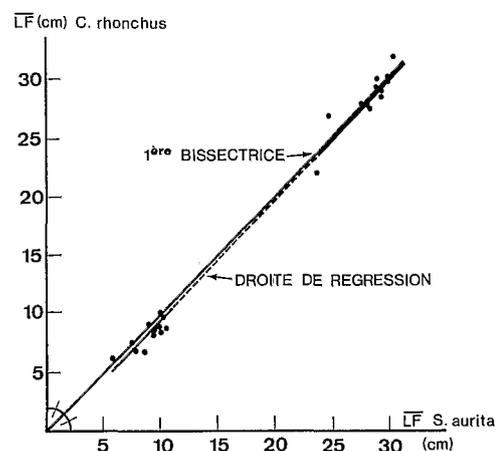


Figure 10  
Relation entre les tailles moyennes individuelles (longueur à la fourche :  $\overline{LF}$ ) de *Sardinella aurita* et *Caranx rhonchus* lorsque les deux espèces se trouvent dans un même banc.  
Relationship between the mean lengths (fork length:  $\overline{LF}$ ) of *Sardinella aurita* and *Caranx rhonchus* when the two species are found in the same school.

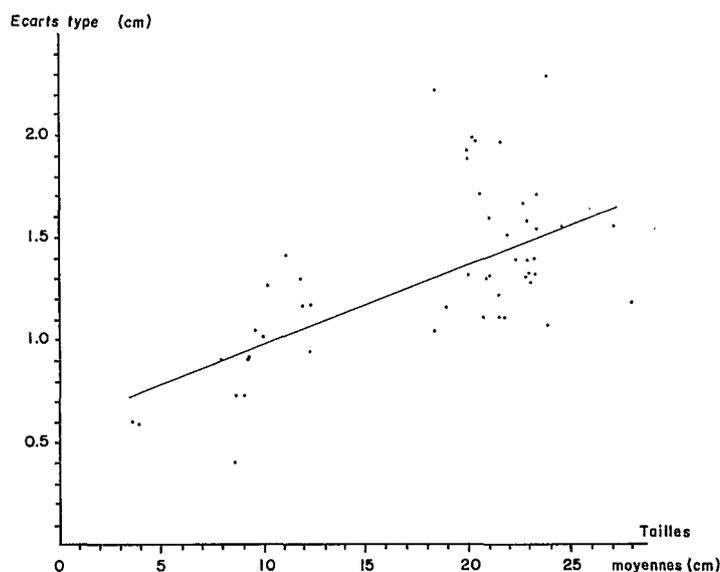


Figure 11

Relation entre la taille moyenne des individus et l'écart type des tailles à l'intérieur des bancs composés à la fois de *Sardinella aurita* et de *Sardinella maderensis*.

Relationship between the mean length and the standard deviation of length in schools including both *Sardinella aurita* and *Sardinella maderensis*.

L'analyse des distributions de fréquences de longueurs indique une grande similitude des tailles moyennes des diverses espèces associées dans un même banc (fig. 9 et 10). Les droites de régression obtenues sont très proches de la première bissectrice et les différences relatives entre les tailles moyennes des individus d'espèces différentes provenant d'un même banc sont faibles : 5,7% en moyenne pour l'association (1) et 7,0% pour la (2). Si l'on compare la relation entre la taille moyenne des individus d'un banc et leur écart type, toutes espèces confondues, avec les mêmes relations obtenus sur des bancs mono-spécifiques, on remarque que, comme on pouvait s'y attendre, les valeurs sont très comparables (fig. 6, 7 et 11). **Les espèces s'associent donc par groupe de taille homogène.**

On observe que l'étendue des distributions de taille à l'intérieur d'un banc, toutes espèces confondues, est bien inférieure à celle relevée pour l'ensemble de la population capturée d'une seule espèce présente au même instant dans la même zone de surface restreinte (tab. 2). Les données ne permettent pas d'employer des tests statistiques, cependant la comparaison des étendues est suffisamment éloquent, d'autant que les taux d'échantillonnage des bancs sont assez élevés pour ne pas sous-estimer lourdement les étendues réelles.

Ces déductions sont étayées par des observations réalisées en élevage. Ainsi, dans le bassin où l'on avait placé des sardinelles juvéniles appartenant aux deux espèces et quelques individus plus âgés de l'une ou de l'autre espèce, ces derniers sont toujours restés indépendants du banc compact formé au départ par les juvéniles. De tels comportements ont été également observés dans des aquariums d'eau douce contenant diverses tailles de *Paracheirodon axelrodi* et *Paracheirodon innesis* (Fréon, 1974). **On peut donc conclure qu'à certaines périodes, et pour certaines espèces, le grégarisme est motivé plus par une similitude des tailles (et très vraisemblablement des formes) que par une attirance intraspécifique.**

On ignore comment se répartissent dans l'espace les individus des différentes espèces au sein du banc. Les études en plongée sont difficiles en raison de la vitesse des bancs, de la similitude des espèces et souvent du

Tableau 2

Comparaison des étendues (e) des distributions de taille dans les échantillons de bancs où *Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis* sont mélangées, et somme des échantillons prélevés au cours du même mois au niveau de diverses pêcheries dans la zone de Dakar, en 1978 (LF = taille moyenne; n = effectif).

Comparison of length ranges (e) in samples of mixed schools of *Sardinella aurita* and *Sardinella maderensis*, and total number of samples taken in the course of the same month in diverse fisheries in the zone of Dakar in 1978 (LF = mean length; n = size).

Mois	LF	Bancs mixtes <i>S. aurita</i> + <i>S. maderensis</i>		Population échantillonnée dans la zone/mois			
		e	n	<i>S. aurita</i>		<i>S. maderensis</i>	
5	27.2	8	319	22	3 131	14	942
	28.1	7	202				
	22.8	11	327				
	23.9	12	213				
6	24.7	9	214	22	2 470	20	2 754
	23.4	11	269				
	21.8	11	496				
	24.0	8	256				
	23.0	9	306				
7	23.4	12	386	11	1 681	16	3 184
	22.4	8	355				
	22.9	8	261				
	22.0	7	350				
	23.3	8	216				
8	23.4	9	218	23	1 215	15	3 424
	23.2	10	327				
	20.6	10	366				
9	22.9	10	234	11	1 667	22	4 029
	21.1	10	256				
	20.5	12	333				
	20.0	13	396				
	20.4	11	366				
	22.9	11	327				
10	21.9	7	256	19	2 119	19	3 396
	21.7	9	270				
	21.6	8	297				
	20.6	8	265				
	20.0	8	380				
11	21.1	8	362	24	1 989	18	2 384
	21.1	9	376				
	19.8	15	402				
	18.4	14	374				

peu de limpidité des eaux. La seule observation réalisée portait sur les deux espèces de sardinelles dont on avait placé des individus dans une cage en filet de 2,5 m<sup>3</sup>, immergée à 5 m : les poissons s'organisaient alors en un banc parfaitement structuré et polarisé, dans lequel les deux espèces étaient réparties de façon uniforme. L'intérêt de cette observation est très limité et l'on ne peut affirmer l'absence de stratification par espèce. Des éléments de réponse pourraient être obtenus par des plongées en eau claire à l'intérieur de la poche d'une senne, ou par l'observation dans de très grands bassins munis de fenêtres vitrées.

### MODE D'AGRÉGATION DES ESPÈCES PÉLAGIQUES CÔTIÈRES ÉTUDIÉES

À la lumière des exemples précédents, on tentera de comprendre comment se regroupent physiquement dans leur milieu les individus des espèces pélagiques côtières étudiées.

Si l'on compare l'évolution des relations entre les tailles moyennes et les écarts types, obtenues à l'intérieur des deux entités que constituent les bancs et les cohortes, on constate que pour les petites tailles, la dispersion devient très rapidement plus grande dans les cohortes que dans les bancs (fig. 12). La différence entre les écarts-types des deux entités est maximale peu après la fin de la période d'éclosion et elle diminue ensuite rapidement au cours de la phase exploitable. Pour les plus grandes classes de taille, les deux dispersions se confondent et l'on peut même envisager la possibilité d'une inversion de la situation. On peut ainsi définir trois gammes de taille au cours de la croissance des espèces étudiées.

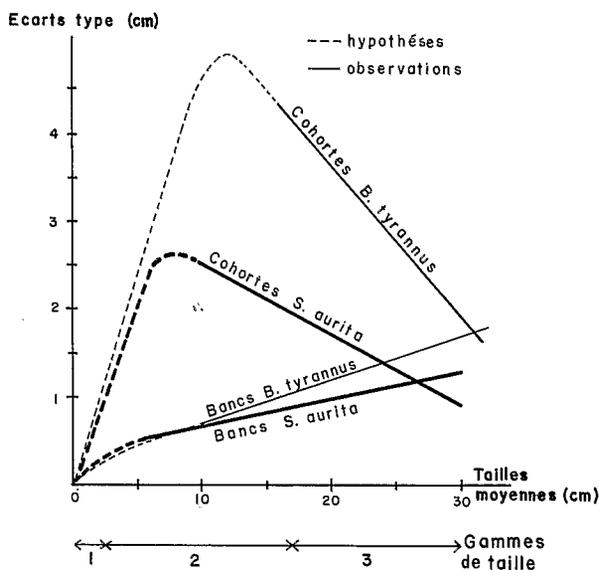


Figure 12

Schéma de principe indiquant les relations apparentes entre la taille moyenne des individus et l'écart type des tailles à l'intérieur des bancs ou des cohortes de *Sardinella aurita* et de *Brevoortia tyrannus*.

Diagram showing the relation between the mean length and the standard deviation of length in schools or cohorts of *Sardinella aurita* and *Brevoortia tyrannus*.

La première correspond au début de la phase de constitution de la cohorte, et bien que l'on en soit réduit à des hypothèses, il n'est pas inconcevable de penser que les larves écloses à quelques jours d'intervalle puissent rester regroupées dans un même essaim, puis un banc, durant quelque temps.

Cependant, chez les espèces pélagiques côtières tropicales où la période de ponte est étalée et la croissance rapide, on entrera rapidement dans la deuxième gamme qui est celle où les différences entre les tailles seront trop grandes pour que les individus d'une même cohorte puissent tous se regrouper dans des bancs de tailles moyennes voisines. Même au niveau d'individus nés le même jour, la variabilité de la croissance individuelle sera telle que le banc, éventuellement constitué précédemment, devra éclater en plusieurs unités — comme le suggèrent les observations effectuées en élevage — lesquelles pourront fusionner ensuite avec des unités issues d'autres bancs initiaux, dont elles sont plus proches par la taille.

Au niveau de la troisième gamme, les dispersions autour de la taille moyenne sont du même ordre dans la cohorte et dans les bancs, ce qui théoriquement permettrait d'observer des bancs constitués d'individus appartenant à une seule cohorte, et dont les dates de naissance s'échelonnent tout au long de la période de reproduction. En réalité ceci ne serait dû qu'au hasard, compte tenu du morcellement antérieur, et du fait qu'à ce stade les tailles dans les cohortes successives se chevauchent déjà largement. Les bancs sont donc constitués d'individus appartenant à des cohortes distinctes, i.e. d'âges différents. Ce dernier point se vérifie directement par lecture de l'âge sur les pièces dures d'individus provenant d'un même banc. Chez *Sardinella aurita*, bien que la détermination de l'âge soit difficile, on observe dans un même banc constitué d'individus de taille supérieure à 19 cm, des variations importantes du nombre d'annuli sur les écailles les plus lisibles de certains poissons. Chez *Brevoortia tyrannus*, on rencontre de la même manière des bancs comportant des individus appartenant à plusieurs classes d'âge, sans pour autant que la distribution des fréquences de taille soit nécessairement plurimodale (fig. 13).

Cette analyse semble s'opposer à celle de Iles (1980) qui suppose que chez les clupeidés grégaires (des eaux tempérées pour l'essentiel de son travail), les paramètres de croissance sont largement préprogrammés génétiquement, et donc peu variables. Ceci devrait assurer la constitution de bancs d'adultes de taille homogène, favorables à la coordination des activités de reproduction et d'alimentation en groupe. En fait le même résultat peut être obtenu par la ségrégation par taille qui opèrent pour le moins les espèces tropicales étudiées ici.

On doit donc considérer le banc de poissons comme un regroupement temporaire d'individus ayant des tailles, des morphologies et probablement des exigences écologiques voisines, à un instant donné, mais n'appartenant pas nécessairement à la même espèce. Les échanges entre bancs sont extrêmement difficiles à constater au niveau des individus en milieu naturel, mais l'on

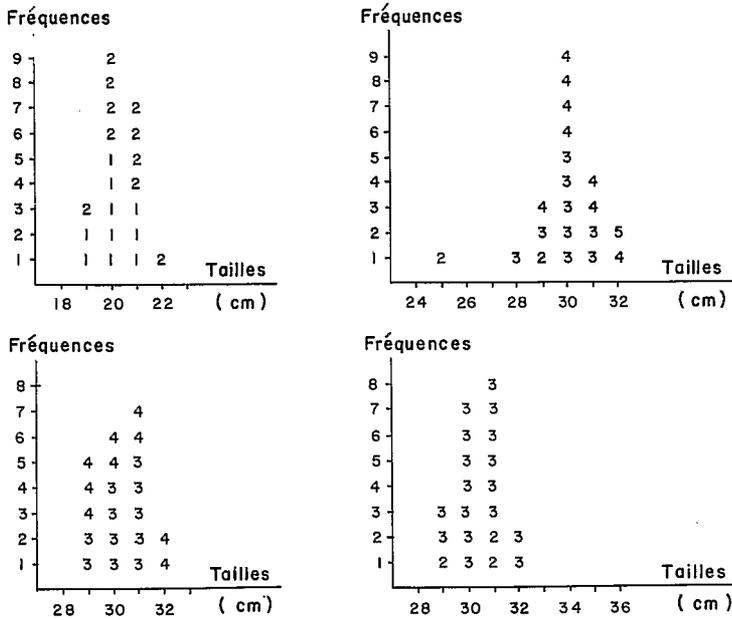


Figure 13

Quelques exemples de répartition des tailles et des âges au sein des bancs de *Brevoortia tyrannus* : histogrammes de fréquences de taille en bâton où chaque chiffre représente le groupe d'âge de l'un des 20 individus de l'échantillon (âge 1, 2, 3, 4, ou 5 ans).

Some examples of the distribution of length and age within schools of *Brevoortia tyrannus* : frequency histograms of length where each figure represents the age group for each of the 20 individuals of the sample (ages 1, 2, 3, 4, or 5 years).

observe des fractionnements de bancs, des fusions et surtout des dissolutions par dispersion des individus, suivis de reconstitution, tous ces phénomènes étant souvent liés à des cycles nyctéméraux. Il est certain qu'en pareil cas, les regroupements initiaux sont modifiés. On trouvera une description détaillée du comportement de *Sardinella aurita* dans un article de Probatov et Pupyshev (1968) qui notent l'apparition de « grandes accumulations benthiques », « d'attraction mutuelle des bancs », de « mélanges de bancs » et « d'accumulations en tapis (couche superficielle) ».

Nos considérations sont, dans une certaine mesure, en contradiction avec la théorie de Lebedev (1967), selon laquelle les individus se regroupent dans l'espace dès leur plus jeune âge en « populations élémentaires » physiologiquement homogènes, qui restent stables dans le temps. Le regroupement, selon cet auteur, peut prendre diverses formes : banc unique de grande taille, ensemble de bancs instables, individus dispersés dans une zone délimitée. Lebedev indique : « un banc ne peut se former à partir de poissons appartenant à différentes populations élémentaires car il doit être constitué d'individus physiologiquement similaires ». Si la dernière partie de cette affirmation est en accord avec nos conclusions (et avec les nombreux travaux réalisés sur la physiologie des poissons en bancs), la première est en opposition avec nos observations. D'ailleurs Lebedev, lorsqu'il analyse les résultats d'autres auteurs (p. 92), reconnaît que certains mélanges peuvent avoir lieu, en particulier après la première reproduction, « ne dépassant pas 50% » (ce qui est beaucoup), d'après l'analyse de la composition en âge. En fait, la proportion des différentes classes d'âge annuelles sous-estime très largement les taux de mélange entre les populations élémentaires, telles que définies par l'auteur. En effet celles-ci correspondent à des unités d'âge inférieur à la durée totale de la période de reproduction, i.e. à des fractions de cohortes selon notre terminologie. Or la proportion des classes d'âge ne rend pas compte des échanges ayant eu lieu entre populations élémentaires nées au cours de la même année.

La théorie de Lebedev ne saurait pour autant être totalement rejetée car elle a le mérite de bien analyser les causes et les conséquences de la variabilité individuelles chez les jeunes poissons, et nos observations sur les bancs de juvéniles, constitués de fractions de cohortes, peuvent être interprétées à travers elle. Chez les individus plus âgés, elle prévaut peut-être pour certaines espèces, mais ne peut être généralisée, de même que nos conclusions ne sauraient être appliquées sans réserves à toutes les espèces pélagiques côtières (cf. fig. 2 : espèces des régions tempérées).

Un autre mérite de la théorie de Lebedev est de proposer une explication à la répartition spatio-temporelle des poissons. Les exemples fournis, de subdivision des échantillons en populations élémentaires, ne sont malheureusement pas toujours très convaincants. Les différences entre les moyennes des paramètres retenus pour séparer les divers échantillons sont souvent de l'ordre de 1 à 5% et conduisent à des figures souvent très complexes où s'entremêlent les aires de répartition des populations élémentaires ainsi délimitées. Cependant, on doit reconnaître que certains faits corroborent la théorie et, dans les pêcheries sénégalaises par exemple, on relève souvent que les unités de pêche travaillant sur une même concentration de poissons capturent des bancs très similaires quant à la taille des individus, à leur stade de maturité sexuelle et à la composition spécifique des captures lorsqu'il s'agit de bancs plurispécifiques. De même June et Reintjes (1959) notent que les bancs de *Brevoortia tyrannus*, dans une zone donnée, « se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent aux bancs des autres zones », lorsqu'ils considèrent la composition en taille des individus.

## CONCLUSION

Chez les poissons pélagiques côtiers tropicaux étudiés ici, les individus de même taille se rassemblent en bancs où l'écart type des distributions de fréquences de taille

tend à augmenter avec la taille moyenne, dont le coefficient de variation reste sensiblement constant. Le biologiste des pêches s'intéresse, quant à lui, à la notion de cohorte (peu connue des poissons semble-t-il!) qu'il définit comme étant constituée d'individus d'une même espèce issus d'une même saison de reproduction. Du fait de l'étendue de la période de reproduction et de la variabilité des croissances individuelles, l'écart type de la distribution des fréquences de tailles d'une cohorte tend à augmenter rapidement au cours de la phase de croissance accélérée, puis à décroître ensuite, de telle sorte qu'il est rarement comparable à celui des bancs pour une taille moyenne égale. En corollaire, le banc peut rarement être représentatif d'une cohorte : s'il est constitué de petits individus, ceux-ci appartiennent

généralement à une ou parfois plusieurs fractions de cohortes, tandis que s'il est constitué de gros poissons, ces derniers proviendront de plusieurs cohortes.

Par ailleurs, il semble que les poissons, au-delà du banc, tendent à se regrouper en vastes concentrations homogènes, mais celles-ci ne sont pas toujours aussi stables dans le temps que ne l'indique la théorie des populations élémentaires de Lebedev (1967), et peuvent souvent être constituées d'espèces différentes associées dans de mêmes bancs.

Dans la deuxième partie de ce travail, à paraître dans une prochaine édition d'*Oceanologica Acta*, on analysera les conséquences de tels modes d'agrégation pour les études de biologie des pêches, particulièrement en ce qui concerne l'échantillonnage.

## RÉFÉRENCES

- Boély T., Fréon P., Stequert B., 1982. La croissance de *Sardinella aurita* (Val. 1847) au Sénégal, *Océanogr. Trop.*, **17**, 2, 103-119.
- Breder C.M., 1976. Fish schools as operational structures, *Fish. Bull.*, **74**, 3, 471-502.
- Buestel D., Laurec A., 1975. Croissance de la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* L.) en rade de Brest et en baie de Saint-Brieuc, *Haliotis*, **5**, 173-177.
- Dryfoos R. L., Cheeck R. P., Kroger R. L., 1973. Preliminary analyses of Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*, migrations, population structure, survival and exploitation rate, and availability as indicated from tag returns, *Fish. Bull.*, **73**, 3, 719-734.
- Fréon P., 1974. L'aquarologie exotique d'eau douce. Essai écologique, *Thèse Méd. Vét. Univ. Toulouse*, Imprimerie du Viguiier, éd., 130 p.
- Hemmings C. C., 1966. Olfaction and vision in fish schooling, *J. Exp. Biol.*, **45**, 449-464.
- Iles T. D., 1980. Environmental pressure and intra-and inter-year-class competition as determinants of year-class size, *PV Réunion. Cons. Int. Explor. Mer.*, **177**, 315-331.
- June F. C., 1972. Variations in size and length composition of Atlantic menhaden groupings, *Fish. Bull.*, **7**, 3, 699-713.
- June F. C., Reintjes J. W., 1959. Age and size composition of the menhaden catch along the Atlantic coast of the United States, 1952-1955, with a brief review of the commercial fishery, *US Fish Wildl. Serv. Spec. Sci., Rep. Fish.*, **317**, 65 p.
- Knight W., 1968. Asymptotic growth: an example of non sense disguised as mathematics, *J. Fish. Res. Board Can.*, **25**, 6, 1303-1307.
- Lebedev N. V., 1967. *Elementary populations of fish*, edited by A. Kerev, 1969, Israel Program for Scientific Translations Ltd., 204 p.
- Lee R. M., 1912. An investigation into the methods of growth determination in fishes, *Cons. Explor. Mer., special issue*, **63**, 35 p.
- Probatov A. M., Pupyshev V. A., 1968. Behavior of *Sardinella aurita* (Val.) near the west coast of Africa, *Atlant. Niro. Trudy*, **22**, 221-234.
- Reintjes J. W., 1969. Synopsis of biological data on the Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus*, *US Fish. Wildl. Serv. Circ.*, **320**, 30 p.
- Ricker W. E., 1969. Effects of size-selective mortality and sampling bias on estimates of growth, mortality, production, and yield, *J. Fish. Res. Board Can.*, **26**, 479-541.
- Sainsbury K. J., 1980. Effect of individual variability on the von Bertalanffy Growth equation, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **37**, 241-247.
- Schuleikin V. V., 1968. *Marine physics*, Publishing House Moscow, « Nouka », 318 p.
- Shaw E., 1970. Schooling in fishes: critique and review, in: *Development and evolution of behavior*, edited by L. R. Aronson et al., W. Freeman, 453-533.
- Ursin E., 1963. On the incorporation of temperature in the von Bertalanffy Growth equation, *Medd. Danm. Fish. Havunders. N.S.*, **4**, 1, 1-16.
- Van Olst J. C., Hunter J. R., 1970. Some aspects of the organization of fish schools, *J. Fish. Res. Board Can.*, **27**, 1225-1238.
- Veen J. F., 1976. On changes in some biological parameters in the North Sea sole (*Solea solea* L.), *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, **37**, 1, 69-90.
- Ware D. M., 1978. Bioenergetics of pelagic fish: theoretical change in swimming speed and relation with body size, *J. Fish. Res. Board Can.*, **35**, 220-228.