

Modélisation d'une croissance en deux stances chez l'albacore (*Thunnus albacares*) de l'Atlantique Est

Didier Gascuel ⁽¹⁾, Alain Fonteneau ⁽²⁾ et Corinne Capisano ⁽²⁾

⁽¹⁾ ENSAIR/ORSTOM/CRODT, Département Halieutique, 65, route de Saint-Brieuc, 35042 Rennes Cedex, France.

⁽²⁾ ORSTOM/CRODT, B.P. 2241, Dakar, Sénégal.

Reçu le 28 octobre 1991, accepté le 11 juin 1992.

A two-stanza growth model for the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the Eastern Atlantic.

Gascuel D., A. Fonteneau, C. Capisano, *Aquat. Living Resour.*, 1992, 5, 155-172.

Abstract

The composite model that is generally used to describe the two growth stanzas of yellowfin in the Eastern Atlantic is re-examined. The value of the t_0 parameter is corrected. The growth function is expressed in terms of a conventional age. Limitations of this model are underlined. Various continuous models are fitted to Capisano's and Fonteneau's data (1991), who estimate age by polymodal decomposition of the length frequencies of purse seine catches between 1983 and 1988. Fitting the 3- or 4-parameter models (Gompertz, Richards, and Von Bertalanffy generalized) appears unsatisfactory. A 5-parameter model is proposed that combines a linear function and a generalized Von Bertalanffy model. Validity and fitting of this model are discussed. The growth is correctly described for fork lengths from 40 to 150 cm and for ages from 0.25 to 4.25 years. In order to model the growth during the whole exploited phase up to 170 cm length and 6.0 years of age with a single equation, the model is fitted again to data simulated by the previous models. The growth for the exploited phase is then expressed as follows:

$$L(t) = 37.8 + 8.93 \cdot t + (137.0 - 8.93 \cdot t) \cdot [1 - \exp(-0.808 \cdot t)]^{7.49}$$

The relevance of this equation is discussed in relation particularly with a probable sexual growth dimorphism. Some hypotheses are developed to explain the juvenile slow growth stanza, followed by a growth acceleration at about 47 cm and then by an inflexion point at about 90 cm. The succession of two growth stanzas seems, in particular, to be related to the migrations of this species within the Eastern Atlantic and towards the Western Atlantic.

Keywords: Yellowfin, growth, growth stanza, modelling, Eastern Atlantic.

Résumé

Le modèle composite, communément admis pour décrire les deux stances de croissance de l'albacore dans l'Atlantique Est, est ré-examiné. La valeur du paramètre t_0 est corrigée. L'équation de croissance est exprimée en fonction d'un âge conventionnel. Les limites de ce modèle sont soulignées. Différents modèles continus sont ensuite ajustés sur les données de Capisano et Fonteneau (1991), qui estiment l'âge par décomposition polymodale des fréquences de tailles des captures réalisées par les senneurs, durant la période 1983-1988. On montre que l'ajustement des modèles à 3 ou 4 paramètres (Gompertz, Richards et Von Bertalanffy généralisé) est peu satisfaisant. On propose un modèle à 5 paramètres, combinant une fonction linéaire et une loi de Von Bertalanffy généralisée. La validité et l'ajustement de ce modèle sont analysés. Il permet de décrire correctement la croissance dans l'intervalle 40 à 150 cm de longueur à la fourche et 0,25 à 4,25 ans. Afin de disposer d'une équation unique, couvrant l'ensemble de la phase exploitée jusqu'à 170 cm de longueur et 6,0 ans, le modèle est ré-ajusté à des données simulées à partir des modèles précédents. La croissance au sein de la phase exploitée s'exprime

alors comme suit :

$$L(t) = 37,8 + 8,93 \cdot t + (137,0 - 8,93 \cdot t) \cdot [1 - \exp(-0,808 \cdot t)]^{7,49}$$

La fiabilité de cette équation est discutée, en relation notamment avec l'existence probable d'un dimorphisme sexuel de croissance. Des hypothèses sont développées pour expliquer l'existence d'une stance de croissance juvénile lente, suivie d'une accélération de croissance au voisinage de 47 cm, puis d'un point d'inflexion au voisinage 90 cm. En particulier, la succession des 2 stances de croissance semble liée aux migrations de l'espèce, à l'intérieur de l'Atlantique Est et vers l'Atlantique Ouest.

Mots-clés : Albacore, croissance, stance de croissance, modélisation, Atlantique Est.

INTRODUCTION

La croissance de l'albacore dans l'Atlantique Est est caractérisée par l'existence d'une stance (*) de croissance juvénile lente (Fonteneau, 1980; Bard, 1984a; Capisano et Fonteneau, 1991). La courbe taille/âge présente ainsi une allure qui est assez exceptionnelle chez les poissons et qui ne peut être décrite par la classique équation de Von Bertalanffy. Le modèle de croissance qui fait actuellement référence au sein de la communauté scientifique est celui présenté par Cayré *et al.* (1988) et que l'on dénommera ici modèle composite. Il est en particulier admis par le comité scientifique de l'ICCAT (International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas) (CICATA, 1984).

Ce modèle comporte deux équations. La première décrit la croissance des albacores entre 35 et 65 cm de longueur à la fourche par une fonction linéaire, selon l'ajustement réalisé par Bard (1984a). La seconde concerne les albacores de plus de 65 cm, dont la croissance suit une loi de Von Bertalanffy ajustée par Le Guen et Sakagawa (1973). Nous verrons que l'examen de ce modèle met en évidence plusieurs problèmes. En particulier, une erreur de calcul, commise lors du raccordement des deux courbes à la taille 65 cm, conduit à une valeur erronée du paramètre t_0 retenu. Plus généralement, le modèle est formellement exprimé en fonction d'un âge relatif, défini à partir du recrutement. Il entretient cependant une confusion dans l'expression de l'âge utilisée; il regroupe en fait deux équations correspondant à des notions d'âge et à des objectifs de modélisation différents.

On se placera ici dans le cadre d'une modélisation de la croissance au sein de la phase exploitée. L'objectif principal d'une telle modélisation est l'estimation de tailles mensuelles moyennes par âge, en vue d'une conversion en âge de la composition en taille des captures. Il est dès lors souhaitable d'adopter la norme généralement admise en halieutique et d'exprimer la taille en fonction d'un âge conventionnel, défini par rapport au début de l'année civile. Dans un premier temps, on recherchera un nouveau paramétrage du modèle composite, correspondant à cette expression de l'âge.

Même ainsi corrigé, ce modèle n'est guère satisfaisant. Il introduit en effet, au point de raccordement des deux courbes, une discontinuité de croissance difficilement justifiable. Bard (1984b) et Bard *et al.* (1991) essaient de modéliser la croissance de l'albacore de manière continue, en utilisant le modèle de Richards (1959). Cependant, là aussi la taille est exprimée en fonction d'un âge relatif, qui peut difficilement être relié à un âge conventionnel. En outre, les auteurs notent une difficulté à ajuster l'équation de manière satisfaisante à la fois aux juvéniles et aux plus gros individus. Cette observation les conduit à s'interroger sur la nécessité d'utiliser un autre type de modèle.

On cherchera donc ici à modéliser la croissance de l'albacore dans l'Atlantique Est par une fonction continue. Différentes équations seront ajustées sur les tailles mensuelles moyennes par âge estimées par Capisano et Fonteneau (1991) et qui constituent à l'heure actuelle la base de données disponible la plus fiable. Ces données présentent cependant l'inconvénient de ne couvrir que l'intervalle de taille de 40 à 150 cm. Elles ne permettent pas de décrire la croissance des gros albacores qui constituent une part déterminante des captures (Diouf, 1991). On cherchera à résoudre cette difficulté en réajustant le modèle continu sur des données simulées. Les courbes de croissance obtenues seront discutées au regard des connaissances antérieures et de la biologie de l'espèce.

(*) En matière d'étude de la croissance, le terme de « phase » est souvent employé. Pour rendre compte de périodes successives au cours desquelles la dynamique de croissance est différente, il semble plus correct d'utiliser le terme de « stance » introduit par Teissier (1936, in Bard *et al.*, 1991) et justifié par Bard *et al.* (1991). Cette terminologie ne préjuge pas *a priori* de l'existence de « phases physiologiques » différentes. Elle permet ici de réserver la dénomination de « phase » aux phases recrutée et non-recrutée.

CORRECTION DU MODÈLE DE CROISSANCE COMPOSITE

Le modèle communément admis : présentation et critique

La croissance des albacores entre 35 et 65 cm est décrite par la fonction linéaire suivante (Bard, 1984a) :

$$L(t) = 17,7.t + 35,0$$

avec $L(t)$: longueur à la fourche à l'âge t , en cm; t : âge en années.

La taille est ici exprimée en fonction d'un âge relatif « à partir d'un âge 0 correspondant à celui des albacores qui entrent dans la pêcherie à une taille de 35 cm » (Cayré *et al.*, 1988). L'équation est en effet ajustée sur des données de marquage-recapture qui sont obtenues à différentes époques de l'année. La référence à une date est donc totalement absente. Le modèle décrit la croissance des individus à partir du moment où ils atteignent la taille de 35 cm, quelle que soit l'époque de l'année à laquelle cette taille est atteinte. Il s'ensuit que l'âge relatif, défini par une taille au recrutement, ne peut *a priori* pas être converti en un âge conventionnel, défini par une date anniversaire correspondant à l'âge 0.

La croissance des albacores de plus de 65 cm est décrite par une loi de Von Bertalanffy, selon l'ajustement réalisé par Le Guen et Sakagawa (1973) sur des données de tailles mensuelles moyennes par âge. Celles-ci sont estimées par décomposition polymodale des fréquences de taille des captures réalisées par les senneurs et les canneurs français et américains, entre 1966 et 1970. Les deux auteurs estiment ainsi les paramètres $L_{\infty} = 194,8$ cm et $K = 0,42 \text{ an}^{-1}$, pour un ajustement dans l'intervalle 60 à 170 cm de longueur à la fourche.

Les données sur lesquelles s'appuient ces estimations ne comportent qu'un nombre très faible d'albacores de plus de 150 cm et les décompositions polymodales au-delà de cette taille paraissent d'une fiabilité extrêmement douteuse (Fonteneau, 1980). Néanmoins, ce modèle est cohérent avec les résultats de lectures directes de l'âge des gros albacores, effectuées soit sur des coupes transversales de rayons de la nageoire (Draganick et Pelczarski, 1984), soit sur les otolithes et vertèbres (Manooch et Hinkley, 1991). Il est ainsi admis comme modèle de référence pour décrire la croissance jusqu'à 170 voire 180 cm (Bard, 1984a; Cayré *et al.*, 1988).

La valeur du paramètre t_0 dépend, quant à elle, de l'expression de l'âge qui est retenue. La méthode de décomposition polymodale conduit en effet à des données de taille qui sont définies en fonction d'une date (d'un mois). La croissance peut dès lors être exprimée soit en fonction de la date, soit en fonction d'un âge. La conversion entre date et âge repose

simplement sur la détermination d'une date anniversaire correspondant à l'âge 0. Trois expressions de l'âge sont *a priori* possibles : l'âge absolu est compté à partir de la date de naissance supposée connue, l'âge relatif à partir de la date moyenne de recrutement dans la pêcherie, l'âge conventionnel à partir d'une date choisie par convention.

Le Guen et Sakagawa utilisent, quant à eux, un âge considéré comme absolu, pour une date de naissance moyenne qu'ils estiment au 1^{er} mars. La valeur du paramètre t_0 est alors de 0,623 an. Plus récemment, les travaux de Albaret (1977) conduisent Fonteneau (1980) à estimer que la date de naissance moyenne se situerait plutôt au 15 janvier. Une expression de la croissance en fonction de l'âge absolu conduirait ainsi à corriger la valeur t_0 précédente, en l'augmentant de 1,5 mois.

Dans le modèle composite communément admis, ce n'est cependant pas cette expression de l'âge qui est retenue. Les deux équations du modèle sont exprimées en fonction d'un âge relatif. En outre, celui-ci est explicitement défini non pas par une date de recrutement, mais par une taille au recrutement. Reprenant l'expression de l'âge du modèle de Bard (1984a), l'âge est ainsi compté à partir du moment où le poisson atteint la taille de 35 cm, sans que la date correspondante ne soit jamais précisée.

Les courbes décrivant la croissance de chacune des deux stances sont raccordées entre elles sous l'hypothèse d'une taille de 65 cm à l'âge relatif 1,7 an. Les paramètres de l'équation linéaire de Bard sont inchangés, ainsi que les paramètres L_{∞} et K du modèle de Le Guen et Sakagawa. Le paramètre t_0 est recalculé pour la nouvelle expression de l'âge. Au point 65 cm et 1,7 an, on a :

$$65 = 194,8 \cdot [1 - \exp(0,42 \cdot (1,7 - t'_0))]$$

D'où : $t'_0 = 0,733$ an.

On notera que cette valeur diffère de presque trois mois de celle généralement admise (soit $t'_0 = 0,967$ an) à la suite semble-t-il d'une simple erreur de calcul dans la résolution de l'équation précédente.

Le modèle composite ainsi corrigé pose d'abord un problème de cohérence avec les données biologiques établies par ailleurs. En effet, le modèle de croissance des adultes est ajusté sur des tailles en fonction d'une date; dès lors, le raccordement entre les deux courbes conduit implicitement à « caler dans le temps » le modèle de croissance des juvéniles et à définir la date de recrutement à la taille de 35 cm. Or le calcul aboutit à un recrutement au 20 janvier. Ce résultat est clairement en contradiction avec la date de naissance du 15 janvier établie par Fonteneau.

Trois éléments peuvent expliquer cette contradiction.

— La période principale de reproduction de l'albacore de l'Atlantique Est couvre les premier et quatrième trimestre de l'année (*in* Fonteneau et Marcille,

1988; Bard et Capisano, 1991; Capisano et Fonteneau, 1991). La détermination d'une date de naissance moyenne reste donc imprécise.

— Les données de Bard ne comportent que 7 recaptures d'albacores de moins de 40 cm sur un total de 153. La fiabilité du modèle linéaire entre 35 et 40 cm est donc limitée. Il semble préférable de considérer que son domaine de validité ne couvre que l'intervalle 40 à 65 cm. La taille 40 cm est évidemment atteinte plus tard en saison.

— L'estimation de la date de recrutement, découlant du raccordement des deux courbes, apparaît très sensible à la taille choisie pour ce raccordement. Modifier cette taille de 1 cm se traduit ainsi par une modification de 15 jours dans l'estimation de la date de recrutement. Or la taille de 65 cm a été déterminée à partir d'un test ne portant que sur les trois valeurs 60, 65 et 70 cm (Bard, 1984a). C'est donc ici le critère de raccordement des deux courbes qui est en cause.

Plus fondamentalement, le modèle composite exprimé en fonction d'un âge relatif peut être source de confusions, dans la mesure où il regroupe deux équations initialement ajustées sur des données exprimées en fonction d'âges définis différemment, avec des objectifs de modélisation *a priori* différents. Les données de marquage-recapture conduisent ainsi à une modélisation de la croissance individuelle moyenne des poissons. L'objectif généralement poursuivi dans ce cas est une connaissance descriptive de la croissance, en particulier pour des besoins de comparaisons entre régions, âges ou années. Le recours à un âge relatif, défini par une taille à l'âge 0, est alors justifié. Par contre, l'emploi du terme « recrutement » est peu rigoureux. C'est ainsi notamment que la « taille de recrutement » de 35 cm utilisée ici ne correspond pas à la taille moyenne d'entrée dans la pêche plus proche de 40 ou 45 cm (Fonteneau, 1980; Capisano et Fonteneau, 1991). En outre, le modèle ajusté par Le Guen et Sakagawa est alors considéré comme représentatif d'une croissance individuelle moyenne, ce qui est en soi discutable. En tout état de cause, on ne peut pas considérer que les tailles estimées par ce modèle sont indépendantes de la date, comme le laisse supposer l'expression de l'âge utilisée dans le modèle composite classique.

Les données issues de la composition en taille des captures conduisent quant à elles à une modélisation de la croissance au sein de la phase exploitée. Cette modélisation répond avant tout à un objectif d'étude de la dynamique du stock. La croissance doit alors pouvoir être exprimée en fonction de la date. Un souci de simplicité et de cohérence conduit à utiliser un âge conventionnel défini par rapport au début de l'année civile.

Expression du modèle composite en fonction d'un âge conventionnel

En dynamique des populations halieutiques, l'âge conventionnel est le plus souvent défini à partir de la

date du 1^{er} janvier. Les données statistiques de l'ICCAT étant systématiquement établies sur une base mensuelle, il est ici préférable d'adopter une convention de date anniversaire au 15 janvier. Cette convention permet en effet une conversion simple entre âge et date, en considérant que la taille le 15 d'un mois donné est égale à la taille moyenne au cours de ce mois. Les tailles moyennes par âge observées en janvier correspondent ainsi directement aux tailles des âges entiers.

Dans le cas de l'albacore de l'Atlantique Est, cet âge conventionnel serait de plus identique à l'âge absolu défini par la date moyenne de naissance. Compte tenu des incertitudes évoquées plus haut, concernant l'estimation de cette date de naissance, on n'attribuera cependant à l'âge utilisé qu'une valeur d'âge conventionnel, sans préjuger de sa relation avec l'âge absolu.

L'expression du modèle de croissance des albacores de plus de 65 cm, en fonction de l'âge conventionnel, conduit simplement à recalculer le paramètre t_0 du modèle de Le Guen et Sakagawa. Soit une valeur $t_0 = 0,748$ an. La modélisation de la stase de croissance juvénile lente, à partir des modèles existants, est en revanche plus difficile. Le taux de croissance annuel de 17,7 cm/an estimé par Bard (1984a) semble pouvoir être retenu et considéré comme représentatif de la croissance au sein de la phase juvénile exploitée. Il est en effet confirmé tant par les données récentes de marquage-recapture, que par les études de filiations modales (tabl. 1a). L'expression du modèle linéaire en fonction de l'âge conventionnel passe dès lors par le choix d'une taille au raccordement avec le modèle de Le Guen et Sakagawa. Conserver la valeur de 65 cm précédemment admise conduit à des tailles par âge qui sont systématiquement supérieures aux estimations disponibles par ailleurs (tabl. 1b). Un raccordement à la taille 63 cm paraît plus cohérent avec les données de Fonteneau (1980). Il se traduit en outre par une taille de 40 cm atteinte début mai, ce qui semble compatible avec la date de naissance supposée. De manière relativement arbitraire c'est cette valeur de raccordement que l'on retiendra ici.

Le modèle de croissance composite s'exprime alors comme suit, pour une longueur à la fourche en cm, et un âge conventionnel en années :

— pour les albacores de 40 à 63 cm :

$$L(t) = 17,7 \cdot t + 33,3$$

— pour les albacores de 63 à 170 cm :

$$L(t) = 194,8 \cdot [1 - \exp(-0,42 \cdot (t - 0,748))]$$

Cette nouvelle expression du modèle composite présente un double intérêt. D'une part, elle permet de donner une forme cohérente à un modèle qui couvre l'ensemble de la phase exploitée et qui fait aujourd'hui l'objet d'une large acceptation parmi les scientifiques

Tableau 1. — Modélisation de la stance de croissance juvénile de l'albacore de l'Atlantique Est : résultats obtenus d'après différents auteurs. (a) Taux de croissance annuel (cm/an). (b) Relation âge conventionnel/longueur à la fourche (en cm).

Modelling of the juvenile growth stanza of yellowfin in the Eastern Atlantic: results obtained by the various authors. (a) Annual growth increment (in cm/year). (b) Conventional age/fork length (in cm) relationship.

(a)

Méthode d'étude	Données prises en compte	Références	Taux de croissance (cm/an)
Marquage-recaptures	Données ICCAT 1971-75. Tailles 40 à 70 cm (n=58)	Fonteneau, 1980	16,8
	Données ICCAT 1975-82. Tailles 35 à 65 cm (n=153)	Bard, 1984 a	17,7
	Données ICCAT 1975-90. Tailles 35 à 60 cm (n=224)	Fonteneau, non publ.	17,9
Filiations modales	Statistiques ICCAT 1973-76. Canneurs de Tema (Ghana)	Fonteneau, 1980	17,0
	Statistiques CRODT 1969-77. Canneurs et senneurs franco-sénégalais	Fonteneau, 1980	18,6

(b)

Références		Longueur à la fourche (cm)		
		Juillet (0.5 an)	Janvier (1.0 an)	Juillet (1.5 an)
Bard, 1984 a	pour un raccordement avec le modèle de Le Guen et Sakagawa à la taille 65 cm	43,6	52,4	61,3
Bard, 1984 a	pour un raccordement avec le modèle de Le Guen et Sakagawa à la taille 63 cm	42,2	51,0	59,9
Fonteneau, 1980	d'après les statistiques de capture des canneurs de Tema (Ghana)	43,0	51,5	60,0
Fonteneau, 1980	d'après l'ensemble des études de filiation modale	42,0	49,0	56,0

concernés. D'autre part, on dispose ainsi d'une formalisation des connaissances antérieures concernant la modélisation de la croissance de l'albacore dans l'Atlantique Est. Cette formalisation sera utile, notamment comme base de comparaison et comme outil de simulation, dans le cadre de la modélisation continue présentée plus loin.

Naturellement le modèle composite, même ainsi corrigé, reste discutable. D'abord, parce que l'estimation des paramètres s'appuie sur des données anciennes et hétérogènes. Ensuite, parce que la formalisation ne peut pas être totalement rigoureuse. Ainsi la valeur du taux annuel de croissance des juvéniles et la taille au point de raccordement des deux courbes sont choisies en fonction d'un compromis entre les différentes données disponibles. De même, la redéfinition des intervalles de validité des deux équations devrait en toute rigueur conduire à une nouvelle estimation des paramètres. Enfin, comme nous l'avons indiqué en introduction, le modèle composite est en lui-même critiquable dans la mesure où il introduit une discontinuité de croissance brutale, ce qui est difficilement justifiable. C'est à ces différents problèmes que tente de répondre la recherche d'un modèle continu.

MODÈLE CONTINU : DONNÉES ET MÉTHODES

Modèles de croissance et ajustement

Pour modéliser la croissance de manière continue, en rendant compte de l'existence d'un point d'inflexion dans la courbe taille/âge, trois modèles communément cités dans la littérature ont été envisagés :

- le modèle de Gompertz (1935, *in* Ricker, 1975) :

$$L(t) = L_0 \cdot \exp[G \cdot (1 - \exp(-g \cdot t))]$$

avec L_0 : taille à l'âge $t=0$; G : taux de croissance instantané à l'âge 0; g : taux de décroissance de G

- le modèle de Richards (1959), qui est une généralisation du modèle logistique :

$$L(t) = L_\infty / [1 + \exp(-K \cdot t + a)]^m$$

avec L_∞ : taille asymptotique; K : coefficient de vitesse de croissance; a et m : paramètres.

- le modèle de Von Bertalanffy généralisé (Pauly, 1979) :

$$L(t) = L_\infty \cdot [1 - \exp(-K \cdot D \cdot (t - t_0))]^{1/D}$$

avec L_{∞} : taille asymptotique; t_0 : âge théorique de longueur nulle; K : coefficient de vitesse de croissance; D : paramètre.

Ces modèles comportent 3 ou 4 paramètres. Compte tenu des résultats obtenus, un quatrième modèle comportant 5 paramètres est proposé. S'inspirant du modèle composite, il regroupe dans une équation unique une fonction linéaire et un modèle de Von Bertalanffy généralisé. Soit :

$$L(t) = L_0 + b \cdot t + [L_{\infty} - (L_0 + b \cdot t)] \cdot [1 - \exp(-K \cdot t)]^m$$

avec L_0 : longueur à l'âge $t=0$; b : vitesse initiale de croissance; L_{∞} : longueur asymptotique; K : coefficient de vitesse de croissance; m : paramètre.

Ces équations de croissance sont ajustées à deux types de données taille/âge : d'une part, les données estimées par Capisano et Fonteneau (1991) et, d'autre part, des données simulées. Dans les deux cas, les ajustements sont réalisés à l'aide de la procédure NLIN du logiciel SAS (SAS Institute Inc., 1988) sur les données non pondérées, par la méthode dite DUD qui est une procédure itérative de minimisation de la fonction des moindres carrés (Ralston et Jennrich, 1978).

Les données de Capisano et Fonteneau

Les tailles mensuelles moyennes par âge estimées par Capisano et Fonteneau (1991) sont particulièrement bien adaptées à la recherche d'un modèle de croissance au sein de la phase exploitée. Ces auteurs analysent les statistiques mensuelles de mensuration qui sont enregistrées au Centre de Recherche Océanographique de Dakar-Thiaroye (CRODT) et qui concernent les captures effectuées dans l'Atlantique Est par les senneurs franco-sénégalais et espagnols, au cours de la période 1983 à 1988. Les tailles individuelles sont mesurées en longueurs pré-dorsales. Les fréquences de taille observées sont pondérées par navire et extrapolées à l'ensemble des captures de la flottille concernée, selon un plan d'échantillonnage stratifié par métier et par carré géographique de 5° de latitude et longitude de côté (Fonteneau, 1989). Elles représentent de l'ordre de 70 % du total des débarquements d'albacores et couvrent l'ensemble de la zone d'exploitation de l'Atlantique Est.

Les histogrammes de tailles sont décomposés par la méthode de Bhattacharya (1967). Compte tenu de la norme adoptée à l'ICCAT, les tailles modales peuvent être converties en longueurs à la fourche par la relation de Caverivière (1976). 278 tailles modales mensuelles sont ainsi estimées au cours de la période. Parmi elles 221 correspondent à un groupe d'âge qui peut clairement être identifié (fig. 1). On notera que ces données récentes confirment l'existence de la stance de croissance lente. Les résultats de la cohorte 1983 sont particulièrement nets, compte tenu d'un

recrutement important cette année et d'un recrutement faible en 1984.

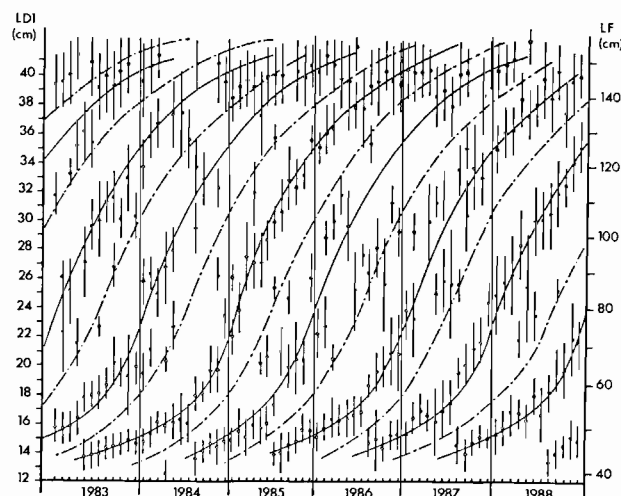


Figure 1. – Position des modes mis en évidence par Capisano et Fonteneau (1991) dans les fréquences de tailles des captures des senneurs franco-sénégalais et espagnols. Chaque mode est identifié par un cercle correspondant à sa taille moyenne en longueur pré-dorsale (LD1) ou en longueur à la fourche (LF) et par une ligne verticale correspondant à ± 1 écart-type. Les lignes pleines correspondent aux courbes de croissance ajustées à l'oeil; les lignes brisées aux séparations entre cohortes d'âges différents (d'après Capisano et Fonteneau, 1991).

Mode positions identified by Capisano et Fonteneau (1991) in the size frequencies of Franco-Senegalaise and Spanish purse seiner catches. Each mode is identified by a circle corresponding to its mean predorsal length (LD1) or fork length (LF) and by a vertical line corresponding to ± 1 standard deviation. The solid lines correspond to growth curves estimated by eye; the broken lines correspond to separations between the cohorts of different ages (from Capisano and Fonteneau, 1991).

Les équations de croissance des modèles continus sont donc ajustées : d'une part, sur les données de l'ensemble de la période 1983-88; et d'autre part, sur celles de la seule cohorte 1983. Comme précédemment, les tailles sont exprimées en longueur à la fourche (en cm) et les âges en âge conventionnel (en années). Les données couvrent l'intervalle 40 à 150 cm de longueur et 0,25 à 4,25 ans (tabl. 2).

Données simulées sur l'ensemble de la phase exploitée

La méthode de décomposition polymodale ne permet pas l'identification d'éventuels groupes d'âge au delà d'une taille de 150 ou 155 cm. Or les captures comportent quant à elles une part importante d'albacores mesurant entre 150 et 170 cm. Ces poissons pèsent entre 65 et 100 kg et sont activement recherchés par les flottilles. Il est donc particulièrement utile de pouvoir en modéliser la croissance. Nous verrons que toute extrapolation du modèle continu ajusté sur les données de Capisano et Fonteneau, au delà de

Tableau 2. — Longueurs mensuelles moyennes (longueur à la fourche en cm) des modes mis en évidence par Capisano et Fonteneau (1991), par décomposition polymodale des fréquences de taille des captures des senneurs franco-sénégalais et espagnols.

Mean monthly mode lengths (fork length in cm) by age, estimated by Capisano and Fonteneau (1991) using length frequencies polymodal decomposition, in Franco-Senegalese and Spanish purse seiner catches.

		Année de naissance des cohortes									
		1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988
Age 0	A						37,2				
	M					41,4					
	J					42,1					
	J					42,1		41,7			
	A					43,9	41,0	42,5	45,0	44,3	40,0
	S					44,3	42,8	44,3	45,7	42,1	42,5
	O					45,0	45,0	45,0	43,5	44,6	44,3
	N					45,7	43,9	48,2	46,8	46,4	46,1
	D					45,0	45,7	47,9	47,1	46,1	45,0
Age 1	J				49,0	45,3	45,7	46,4	46,8	46,8	
	F				48,2	47,1	48,2	48,2	51,2	49,0	
	M				49,0	50,1	46,4	50,8	53,0	53,0	
	A				51,2	49,0	49,3	50,4	51,9	52,3	
	M				56,3	49,7		50,8	50,1	50,4	
	J				57,1	50,6		51,9	53,0	56,3	
	J				57,5	49,3		52,6	54,8	52,3	
	A				59,7	56,7	67,7	59,3	62,7	57,8	
	S				65,8	57,5	64,2	63,1	64,6	63,1	
	O				63,1	63,1	65,8	63,9	68,8	63,1	
	N				62,3	63,1	65,4	67,3	70,4	71,5	
	D				64,2	77,3	88,0	67,3	80,9	70,9	
Age 2	J					71,9	72,7	78,9	82,8		
	F					78,9		76,6	86,4		
	M			84,4	83,6	94,0			88,8		
	A				90,8	92,4			96,8		
	M			92,4	95,6	92,4	102,5		85,2		
	J			102,5		98,4	84,4		104,1		
	J			104,1		103,7	94,4		104,5		
	A			109,9		105,8			105,8		
	S			110,7	116,1	115,7	96,4		111,9		
	O			104,5		113,6		119,0	114,0		
	N			116,1	113,6	119,4	108,6	116,1	120,7		
	D			105,4		127,4			125,3		
Age 3	J			119,0		124,8		124,0			
	F			127,8		129,5		129,1			
	M		117,7	131,6		130,3		129,9			
	A		125,7					138,8			
	M		129,5	134,1	134,1	142,2	140,1	134,6			
	J		126,5	135,0		135,7	141,8	137,1			
	J		142,2			135,8	137,1	144,8			
	A		145,2			143,1	145,1	139,2			
	S		143,1			143,9	145,5	147,0			
	O		147,0		147,4	147,0		135,0			
	N		148,7	144,8	145,2	144,4	140,1	143,9			
	D			143,9	143,7	143,1	143,7	145,7			
Age 4	J	143,5	143,9		147,0	147,4	147,0				
	F	144,4	148,2		151,3	145,5	143,7				
	M	145,1	151,3		148,2	147,0	150,4				
	A	151,7				147,4					
	M						155,6				
	J				153,9						

son intervalle d'ajustement, se traduit par des estimations de taille par âge peu satisfaisantes.

D'après les différents travaux de lecture directe de l'âge (Draganick et Pelczarski, 1984; Manooch et

Hinkley, 1991), ces gros albacores appartiendraient majoritairement aux groupes d'âge 5 et 6 ans. En revanche, aucune des séries de données taille/âge disponibles actuellement ne permet l'ajustement d'un modèle couvrant l'ensemble de la phase exploitée. Pour résoudre cette difficulté, on utilisera des séries de données simulées par les deux modèles de croissance précédents : le modèle continu à 5 paramètres, ajusté sur les données de Capisano et Fonteneau et considéré valide en deçà de 4,25 ans; le modèle composite présenté en première partie de ce travail, et dont les résultats concernant les gros albacores paraissent cohérents avec les résultats de lecture directe de l'âge. Deux séries de données simulées sont prises en compte :

— série 1 : modèle continu à 5 paramètres de 0,25 à 4,25 ans; modèle composite de 4,5 à 6 ans.

— série 2 : modèle continu de 0,25 à 1,5 ans; moyenne des deux modèles entre 1,75 et 4,25 ans; modèle composite de 4,5 à 6 ans.

L'équation du modèle continu à 5 paramètres est ainsi ré-ajustée dans l'intervalle 40 à 170 cm et 0,25 à 6,0 ans. Ce nouvel ajustement vise à rendre compte de la croissance jusqu'à 170 cm. Il implique donc une nouvelle estimation des paramètres L_∞ et K . En revanche, il peut sembler souhaitable de conserver le modèle précédent pour les petites tailles, et donc de

ne pas ré-estimer les paramètres qui leur sont directement liés. Dans cet esprit trois types d'ajustements sont tentés : sans contraintes; en conservant les valeurs L_0 et b estimées lors de l'ajustement sur les données de Capisano et Fonteneau; en conservant les valeurs L_0 , b et m de cet ajustement.

RÉSULTATS

Ajustements sur les données de Capisano et Fonteneau

Aucun des trois modèles classiques (Gompertz, Richards et Von Bertalanffy généralisé) ne permet de rendre compte des données de Capisano et Fonteneau de manière satisfaisante. Dans tous les cas les coefficients de corrélation sont élevés (tabl. 3). En revanche, les résidus sont fortement autocorrélés (fig. 2); ces courbes conduisent ainsi à sous-estimer systématiquement la taille avant 1 an, à la surestimer entre 1 et 2 ans, puis à la sous-estimer à nouveau au voisinage de 3 ans.

Le modèle à 5 paramètres s'ajuste lui de manière beaucoup plus satisfaisante, tant aux données de l'ensemble de la période 1983-88 qu'à celles de la seule cohorte 1983 (fig. 3). Les coefficients de corrélation sont très élevés ($R^2 > 99.9\%$), et surtout les résidus ne sont plus cette fois autocorrélés (fig. 4). Ils présentent

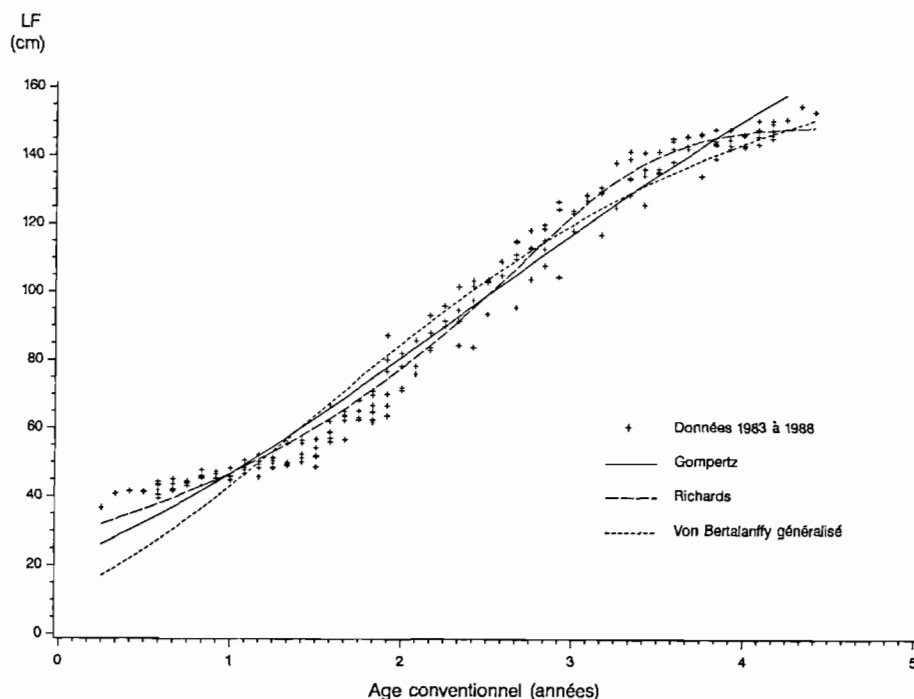


Figure 2. — Modélisation de la croissance de l'albacore dans l'Atlantique Est par les modèles de croissance à 3 ou 4 paramètres (Gompertz, Richard et Von Bertalanffy généralisé) ajustés sur les données de Capisano et Fonteneau couvrant la période 1983 à 1988.

Yellowfin growth modelling in the Eastern Atlantic by 3- or 4-parameter models (Gompertz, Richards, and Von Bertalanffy generalized) fitted to the Capisano's and Fonteneau's 1983-88 data.

dans ce cas une distribution statistiquement normale (test du χ^2 à 95 % de certitude).

des « régions de confiance » dont l'estimation n'est pas abordée ici.

Tableau 3. — Estimation des paramètres (en gras) des différents modèles continus ajustés sur les données de Capisano et Fonteneau; valeurs particulières (entre parenthèses) et variance expliquée par le modèle. Les tailles sont en cm, les âges en années, les vitesses de croissance en cm/an.

Parameter estimation (in bold type) of the various continuous models fitted to Capisano's and Fonteneau's data; noteworthy values of growth curves (between brackets) and variance explained by models. Length in cm, age in years.

	Gompertz (¹)	Richards (¹)	Von Bertalanffy généralisé (¹)	Modèle à 5 paramètres	
				(¹)	(²)
Taille à l'âge théorique nul	L_0	20,7	(11,0)	37,8	39,9
Taille au point d'inflexion	L_{pi}	(106,4)	(107,3)	(88,6)	(86,1)
Taille asymptotique	L_∞	(253,7)	(149,4)	(175,9)	(158,5)
Age théorique de taille nulle	t_0		-2,84		
Vitesse de croissance à l'âge nul (*)	b	(21,9)	(15,5)	8,93	6,02
Age au point d'inflexion	t_{pi}	(2,7)	(2,7)	(2,2)	(2,2)
Vitesse de croissance au point d'inflexion	V_{pi}	(36,2)	(47,7)	(51,2)	(59,2)
Coefficient de vitesse de croissance	K	3,16	9,87	1,195	1,495
Taux de croissance instantané à l'âge nul	G	2,51			
Taux de croissance de G	g	0,393			
Paramètre d'origine	a	10,35			
Paramètre puissance	m/D	0,161	0,064	16,39	28,08
Inertie absorbée (R^2 en %)		99,6	99,8	99,3	99,9

(¹) Ajustement sur l'ensemble des données de la période 1983/88.

(²) Ajustement sur les données de la cohorte 1983.

(*) Calculée entre 0 et 0,25 an pour les trois premiers modèles.

L'ajustement aux données de la cohorte 1983 donne des résultats presque identiques à celui concernant l'ensemble de la période 1983-88. D'une manière plus générale, les résidus ne sont significativement corrélés ni au facteur date de naissance ni au facteur année, ce qui semble traduire une faible variabilité inter-annuelle de croissance. On retiendra l'ajustement sur l'ensemble de la période, en le considérant représentatif d'une croissance moyenne. Soit une longueur à la fourche (en cm) exprimée en fonction de l'âge conventionnel (en années, pour une date anniversaire fixée au 15 janvier) par l'équation suivante :

$$L(t) = 37,8 + 8,93 \cdot t + (120,7 - 8,93 \cdot t) \cdot [1 - \exp(-1,195 \cdot t)]^{16,39}$$

Ce modèle correspond à une longueur asymptotique de 158,5 cm. La table de correspondance taille/âge qui en découle (tabl. 5) couvre l'intervalle 40 à 150 cm et 0,25 à 4,25 ans.

Comme dans un modèle de Von Bertalanffy classique, les paramètres L_∞ et K sont fortement corrélés (tabl. 4a). Très logiquement, il en va de même pour les paramètres L_0 et b . Ceci interdit tout calcul d'un intervalle de confiance d'estimation des paramètres, à partir des seuls écarts-types d'estimation de chacun d'eux. Il conviendrait de ce point de vue de déterminer

Les coefficients de corrélation observés par ailleurs sont relativement faibles, comparativement notamment au modèle de Richards (tabl. 4b). En particulier les paramètres L_0 et b ne sont que faiblement corrélés aux paramètres L_∞ et K , ce qui traduit une certaine indépendance entre les deux parties de la courbe. Le second terme de l'équation, correspondant au modèle de Von Bertalanffy généralisé, a ainsi une valeur inférieur à 0,3 cm pour les âges inférieurs à 1 an. Il n'influe donc que de manière marginale sur la modélisation de la stance de croissance juvénile lente. L'ajustement du modèle à 5 paramètres conduit dès lors à estimer deux ensembles de paramètres : d'une part L_0 et b qui pour l'essentiel déterminent la modélisation de cette première stance de croissance, et d'autre part, L_∞ , K et m qui déterminent l'allure de la courbe taille/âge pour les albacores plus âgés.

Ajustements sur les données simulées

L'ajustement du modèle à 5 paramètres, sur les deux séries de données simulées et pour les différentes contraintes d'ajustement envisagées, conduit à des courbes de croissance qui, fort logiquement, sont extrêmement proches les unes des autres (série 1 non présentée, série 2 fig. 5). De manière relativement arbitraire, on retiendra l'ajustement sur la série 2, sous la contrainte de paramètres L_0 et b conservés.

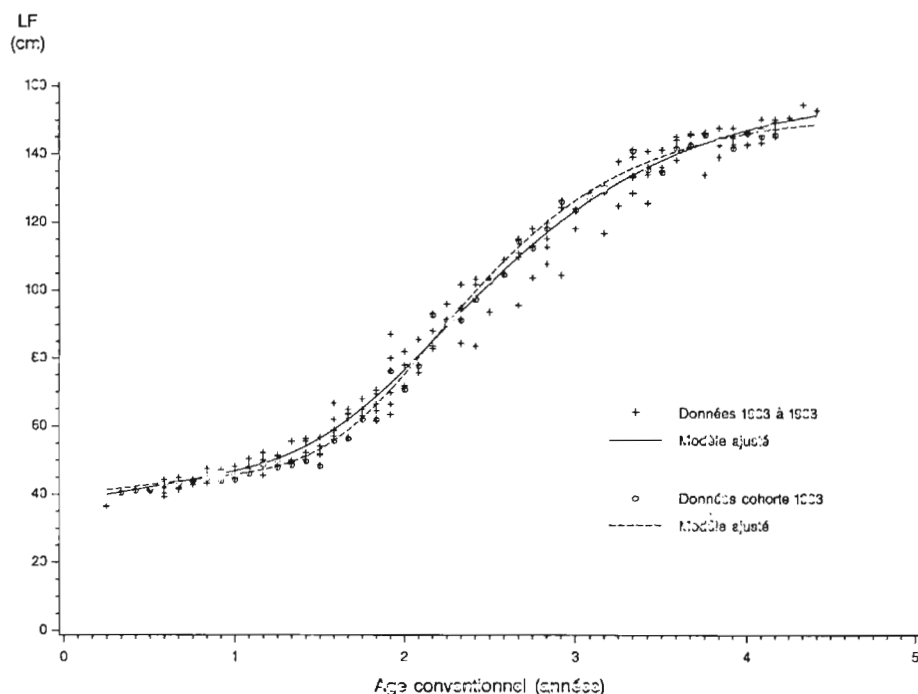


Figure 3. — Modélisation de la croissance de l'albacore dans l'Atlantique Est par le modèle à 5 paramètres (voir texte) ajusté sur les données de Capisano et Fonteneau.

Yellowfin growth modelling in the Eastern Atlantic, by the 5-parameter model (see text) fitted to the Capisano's and Fonteneau's data.

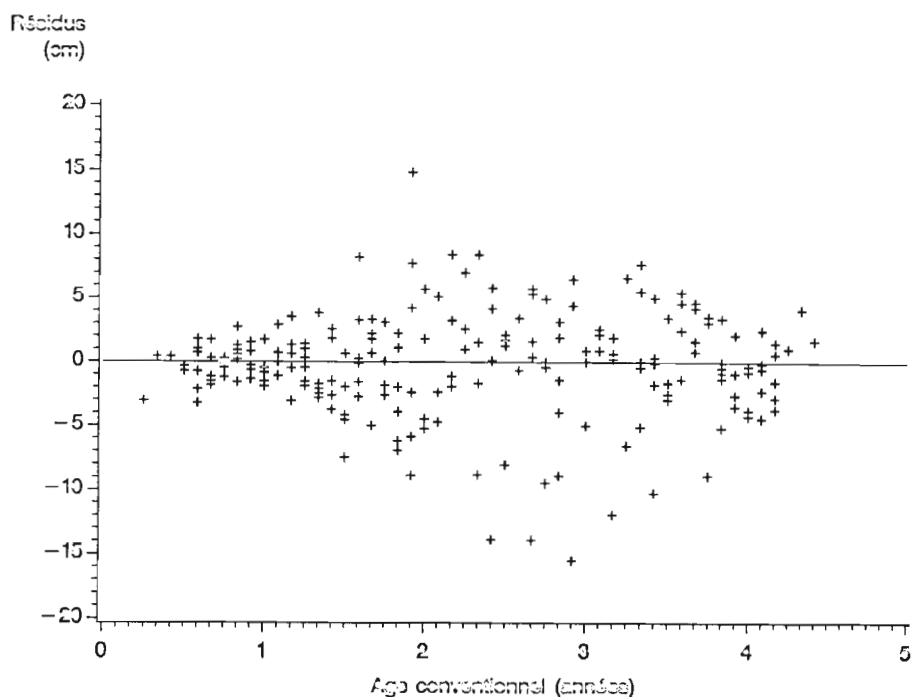


Figure 4. — Résidus du modèle de croissance à 5 paramètres ajusté sur les données de Capisano et Fonteneau de l'ensemble de la période 1983 à 1988.

Residuals about the 5-parameter growth model fitted to the 1983-88 data of Capisano and Fonteneau.

Tableau 4. — Coefficients de corrélation asymptotiques entre les paramètres des modèles continus ajustés sur les données taille/âge de Capisano et Fonteneau. (a) Modèle à 5 paramètres. (b) Modèle de Richards.

Asymptotic correlation coefficients between the parameters of continuous models fitted to age/length Capisano's and Fonteneau's data. (a) 5-parameter model. (b) Richard's model.

(a)	L_{∞}	K	m	L_0	b
K	-0,97	1,00			
m	-0,67	0,78	1,00		
L_0	0,42	-0,55	-0,85	1,00	
b	-0,57	0,63	0,82	-0,94	1,00
(b)	L_{∞}	K	a	m	
K	-0,82	1,00			
a	-0,79	0,99	1,00		
m	0,79	-0,99	0,99	1,00	

Ces deux paramètres sont donc égaux à ceux estimés précédemment par ajustement sur les données de Capisano et Fonteneau. La courbe de croissance correspondante constitue un compromis entre les différents ajustements. L'inertie absorbée dans ce cas n'est pas significativement différente de celle du modèle sans contrainte. Le modèle continu de croissance, dans l'intervalle 40 à 170 cm et 0,25 à 6,0 ans, s'écrit alors :

$$L(t) = 37,8 + 8,93 \cdot t + (137,0 - 8,93 \cdot t) \cdot [1 - \exp(-0,808 \cdot t)]^{7,49}$$

Ce modèle correspond à une taille asymptotique de 174,8 cm. La table de correspondance taille/âge résultante ne diffère jamais de la précédente de plus de 4 cm (tabl. 5).

DISCUSSION

Déterminisme des stances de croissance

La succession de deux stances de croissance différentes, ou tout au moins la présence d'un point d'inflexion dans la courbe taille/âge est observée chez l'albacore, à des degrés divers, dans les différents océans : dans l'Atlantique Ouest (Capisano et Fonteneau, 1991; Gaertner et Pagavino, 1991), dans l'océan Indien (Marsac, 1991), et dans le Pacifique Est (Wild, 1986).

Concernant l'Atlantique Est, Fonteneau (1980) discute l'hypothèse, peu vraisemblable selon lui, suivant laquelle la mise en évidence d'une stance de croissance juvénile lente constituerait un artefact lié à la sélectivité spatio-temporelle des engins de pêche. Une croissance rapide des juvéniles serait, dans ce cas, masquée par deux phénomènes simultanés : un recrutement plus ou moins continu de petits albacores et

une émigration, hors de la phase exploitée, des juvéniles les plus grands. Cette hypothèse semble aujourd'hui devoir être définitivement écartée. D'une part, les données individuelles de marquage-recapture confirment l'existence de la stance de croissance juvénile lente (Fonteneau, 1980; Bard, 1984a et b; Bard *et al.*, 1991); elles permettent d'estimer des taux de croissance qui sont très proches de ceux issus de la décomposition polymodale des fréquences de taille (tabl. 1). D'autre part, les travaux récents concernant la reproduction de l'albacore confirment l'existence d'une période principale de reproduction limitée dans le temps (Bard et Capisano, 1991; Capisano et Fonteneau, 1991); un recrutement plus ou moins continu est donc peu vraisemblable.

En revanche, une hypothèse alternative peut être formulée. Les captures d'albacores de l'Atlantique Est présentent globalement une distribution de taille bimodale, avec des captures faibles dans l'intervalle 50 à 130 cm de longueur et plus importantes en deçà ou au-delà. Fonteneau (1991) montre que cette observation pourrait être liée à des migrations entre les stocks Est et Ouest de l'Atlantique. Dès lors, on peut penser que l'émigration des juvéniles hors du stock Est concernerait les animaux dont la croissance est la plus rapide. La stance de croissance juvénile lente serait ainsi bien réelle; elle se rapporterait aux albacores demeurant dans le stock Est. Ceux migrant à l'ouest pourraient présenter une courbe de croissance plus proche de celle observée, par exemple, dans le Pacifique, où il ne semble pas exister de migrations transocéaniques et où la stance de croissance juvénile lente est moins marquée (Wild, 1986; Bard *et al.*, 1991).

Les mécanismes écologiques et physiologiques qui déterminent ces variations de croissance en fonction de la taille demeurent très largement méconnus. Si on admet une reproduction durant l'hiver précédant le recrutement, la croissance apparaît d'abord extrêmement rapide pendant quelques mois, au cours de la phase pré-recrutée. Elle se ralentit ensuite avant 0,5 an et est particulièrement lente en début de phase recrutée; c'est la stance de croissance juvénile lente. Durant cette stance, les jeunes albacores présentent, au sein de l'Atlantique Est, un comportement relativement sédentaire. Ils sont localisés essentiellement dans les eaux équatoriales du golfe de Guinée qui constituent leur principale zone de nourricerie (Albaret, 1977; Fonteneau, 1982; Bard *et al.*, 1988; Bard et Capisano, 1991). Or ces eaux sont constamment chaudes (27-29°C), avec une température qui pourraient être supérieure à l'optimum thermique de croissance. De plus, elles semblent globalement caractérisées par une faible productivité primaire et une forte densité multispécifique de petits thonidés (Fonteneau, 1980); la compétition trophique intra et inter-spécifique y serait donc vraisemblablement importante. Ces facteurs pourraient expliquer, au moins partiellement, la stance de croissance juvénile lente observée dans

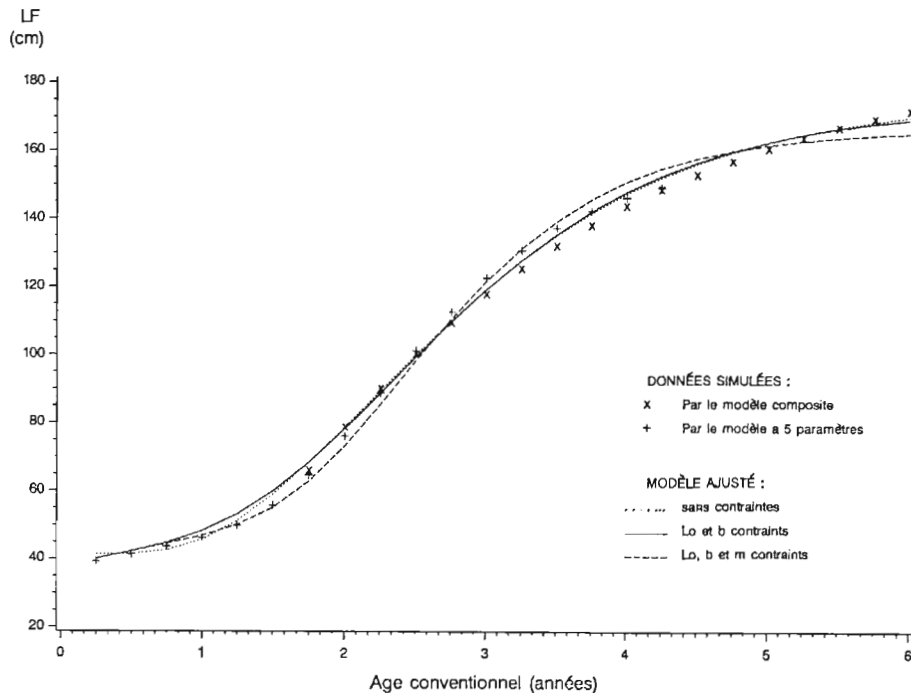


Figure 5. Modélisation de la croissance de l'albacore dans l'Atlantique Est par le modèle à 5 paramètres ajusté sur les données simulées de la série 2 (voir texte).

Yellowfin growth modelling in the Eastern Atlantic by the 5-parameter model fitted to simulated data from series 2 (see text).

l'Atlantique Est. Compte tenu de l'hypothèse évoquée plus haut, ils pourraient également être un des déterminants de l'émigration d'une fraction du stock vers l'Atlantique Ouest.

Le modèle continu conduit ensuite à distinguer deux aspects, qui étaient confondus dans le cas du modèle composite : l'accélération de croissance et le point d'inflexion.

L'accélération de croissance est sensible dès l'âge de 1 an, à une taille de 47 cm, qui correspond à une augmentation des tendances migratoires des albacores (Fonteneau, 1982; Bard *et al.*, 1988). Elle intervient ainsi en janvier-février, en période de dispersion des juvéniles dans l'Atlantique Est, vers les eaux côtières du nord et du sud qui semblent plus riches et plus froides. Conformément à l'hypothèse de Fonteneau (1980), la migration et l'écologie de l'espèce seraient donc des déterminants importants de l'accélération de croissance. Des changements métaboliques ou physiologiques et des variations du régime alimentaire pourraient intervenir dans le même temps. Malheureusement, ces modifications restent largement méconnues aujourd'hui.

En ce qui concerne le point d'inflexion, il correspond à une taille de 89 cm et à un âge de 2,25 ans. Au delà de cette taille, intervient un nouveau ralentissement de croissance. Cette inflexion pourrait correspondre au début de la maturation sexuelle. Le taux de 50 % de femelles matures est en effet atteint à une

taille moyenne comprise entre 97 et 101 cm (in Cayré *et al.*, 1988) et la pleine maturité à partir d'une taille moyenne de 108 cm (Albaret, 1977). D'après les courbes de croissance, cette dernière taille est atteinte au début du quatrième trimestre de l'année, c'est-à-dire au début de la période de reproduction (Albaret, 1977; Bard et Capisano, 1991). On peut dès lors penser, conformément à un mécanisme fréquemment cité, que la croissance des gonades se fait au détriment de la croissance somatique. Les modifications physiologiques seraient ici un déterminant important du ralentissement de croissance observé à partir du point d'inflexion.

Concernant les gros albacores, ce ralentissement pourrait en outre affecter différemment les mâles et les femelles. Il entraînerait un dimorphisme sexuel de croissance, marqué par une croissance plus rapide et une taille asymptotique plus grande chez les mâles que chez les femelles (Albaret, 1977; Fonteneau, 1980). Naturellement, l'existence d'un tel dimorphisme pose des problèmes quant à l'ajustement et à l'interprétation d'un modèle de croissance unique. Nous y reviendrons.

Formulation mathématique du modèle de croissance en deux stances

Le modèle de Gompertz (1935, in Ricker 1975) constitue la tentative la plus ancienne pour rendre

Tableau 5. — Relation Longueur à la fourche (cm)/Age conventionnel de l'albacore, dans l'Atlantique Est

1. d'après le modèle composite :

- albacores de 40 à 63 cm : $L(t) = 17,7.t + 33,3$

- albacores de plus de 63 cm :

$$L(t) = 194,8.[1 - \exp(-0,42(t - 0,748))]$$

2. d'après le modèle continu à 5 paramètres, ajusté sur les données de Capisano et Fonteneau (intervalle 40/150 cm) ou sur les données simulées (intervalle 40/170 cm) :

- 40/150 cm :

$$L(t) = 37,8 + 8,93.t + (120,7 - 8,93.t).[1 - \exp(-1,195.t)]^{16,39}$$

- 40/170 cm :

$$L(t) = 37,8 + 8,93.t + (137,0 - 8,93.t).[1 - \exp(-0,808.t)]^{7,49}$$

Conventional age/fork length (in cm) relationship, for yellowfin in the Eastern Atlantic

1. from composite model :

- yellowfin from 40 to 63 cm : $L(t) = 17,7.t + 33,3$ - yellowfin more than 63 cm : $L(t) = 194,8.[1 - \exp(-0,42(t - 0,748))]$

2. from 5-parameter continuous model fitted to Capisano's and Fonteneau's data (from 40 to 150 cm) or to the simulated data (from 40 to 170 cm) :

- 40/150 cm :

$$L(t) = 37,8 + 8,93.t + (120,7 - 8,93.t).[1 - \exp(-1,195.t)]^{16,39}$$

- 40/170 cm :

$$L(t) = 37,8 + 8,93.t + (137,0 - 8,93.t).[1 - \exp(-0,808.t)]^{7,49}$$

Date	Age (an) conventionnel	Taille (cm)		
		Modèle composite	Modèle continu	
			40/150 cm	40/170 cm
avril	0,25		40,0	40,0
juillet	0,50	42,2	42,2	42,3
octobre	0,75	46,6	44,5	44,9
janvier	1,00	51,0	47,0	48,3
avril	1,25	55,4	50,6	53,2
juillet	1,50	59,9	56,6	60,0
octobre	1,75	66,4	65,5	68,5
janvier	2,00	79,2	76,9	78,3
avril	2,25	90,7	89,6	88,9
juillet	2,50	101,1	102,2	99,6
octobre	2,75	110,4	113,8	109,9
janvier	3,00	118,8	123,8	119,6
juillet	3,50	133,2	138,5	136,0
janvier	4,00	144,9	147,5	148,4
juillet	4,50	154,3		157,2
janvier	5,00	162,0		163,2
juillet	5,50	168,2		167,3
janvier	6,00	173,3		169,9

compte d'une courbe de croissance qui présente un point d'inflexion. Ce modèle à trois paramètres apparaît peu flexible. Il impose en particulier une relation entre la taille au point d'inflexion et les longueurs asymptotiques aux âges théoriques $+\infty$ et $-\infty$ (taille au point d'inflexion $L_{pi} = L_{-\infty} + 1/e \cdot (L_{+\infty} - L_{-\infty})$). Cette contrainte s'accommode mal des données concernant l'albacore, pour lequel le point d'inflexion de la courbe de croissance correspond à une taille relativement faible (tabl. 3).

En halieutique, la recherche d'une courbe de croissance plus flexible a très généralement conduit à l'introduction d'équations à 4 paramètres. C'est en particulier le cas des deux modèles pris en compte

ici : le modèle de Richards (1959) et le modèle de Von Bertalanffy généralisé (Pauly, 1979). C'est également le cas du modèle de Nelder (1962), qui constitue en fait un reparamétrage du modèle de Richards et est, comme ce dernier, une généralisation du modèle logistique. C'est enfin le cas du modèle général de Schnute (1981) dont les trois précédents constituent des cas particuliers.

Le modèle de Von Bertalanffy généralisé est initialement écrit en tenant compte d'une allométrie de croissance entre surface et volume du poisson (Pauly, 1979). Le paramètre D est interprété comme une mesure de cette différence allométrique de croissance; il est en principe proche de 1. Ce modèle présente en définitive une flexibilité qui apparaît limitée. Dans le cas de l'albacore, l'ajustement conduit à une valeur du paramètre D peu compatible avec l'interprétation biologique qui en est donnée ($D = 0,064$). La courbe de croissance correspondante présente un point d'inflexion qui est peu marqué. Parmi les modèles classiques utilisés, c'est celui qui s'ajuste le plus mal aux données (fig. 2).

Comparativement, le modèle de Richards se traduit par des taux de croissance plus proches des données observées, tant pour les juvéniles qu'au voisinage du point d'inflexion (fig. 2). Néanmoins, ces taux de croissance restent mal estimés. On aboutit, d'une part, à une surestimation des taux de croissance des juvéniles et, d'autre part, à une sous-estimation de la taille asymptotique et des taux de croissance au point d'inflexion (tabl. 3). Compte tenu des corrélations élevées entre paramètres (tabl. 4b), toute recherche d'une diminution de l'un de ces biais ne peut qu'entraîner une augmentation des autres. Le modèle de Richard est sans doute le modèle de 4 paramètres le plus utilisé actuellement. Dans le cas présent, sa flexibilité paraît limitée par la colinéarité des paramètres.

C'est déjà à cette difficulté que Bard *et al.* (1991) s'étaient trouvés confrontés en ajustant ce modèle aux données de marquage-recapture concernant l'albacore de l'Atlantique Est. L'ajustement conduisait simultanément à l'estimation d'une longueur asymptotique faible ($L_{\infty} = 132,5$ cm), et à des taux de croissance juvénile surestimés. Une analyse rapide montre en effet que le modèle correspondait à un accroissement moyen de 22,3 cm/an entre 35 et 60 cm, alors que la moyenne au sein des recaptures prises en compte est de 17,9 cm/an (tabl. 1a). Le forçage de la longueur asymptotique à une valeur de 180 cm (*ibid.*) entraînait une surestimation encore plus grande de ces taux de croissance (23,7 cm/an). Dans ce dernier cas, on notera d'ailleurs que le modèle comporte en réalité 3 paramètres; fort logiquement, il apparaît alors moins flexible.

En définitive, les modèles à 4 paramètres cités dans la littérature permettent sans aucun doute de décrire une croissance présentant un point d'inflexion relativement peu marqué, tel que celui observé, par exemple, dans le cas d'une allométrie de croissance. En

revanche, ils semblent peu adaptés à la description d'une croissance en deux stances bien distinctes, comme celle mise en évidence dans le cas de l'albacore de l'Atlantique Est. La recherche d'un modèle qui rende compte d'une telle dynamique de croissance conduit ainsi à l'introduction d'une équation à 5 paramètres.

L'utilisation d'un modèle comportant un plus grand nombre de facteurs présente cependant le risque d'une surparamétrisation. Celle-ci se traduirait par des phénomènes de colinéarité entre paramètres et donc par une forte instabilité dans leur estimation. Deux remarques s'imposent à ce sujet.

En premier lieu, ce problème est particulièrement important lorsque l'estimation des paramètres de croissance est l'un des objectifs essentiels de la modélisation. C'est notamment le cas lorsqu'on s'intéresse à une description de la croissance individuelle moyenne. Les valeurs des paramètres sont alors souvent considérées comme des caractéristiques biologiques du stock à un moment donné; elles sont fréquemment comparées entre stocks ou entre années. Dans le cas d'une modélisation de la croissance au sein de la phase exploitée, le problème de la surparamétrisation n'a en revanche qu'une importance limitée. L'objectif est ici avant tout d'estimer des tailles moyennes par âge. Les paramètres de croissance sont alors de simples coefficients mathématiques d'ajustement, sans qu'il soit théoriquement nécessaire de leur attribuer une signification biologique quelconque. Le choix d'un modèle dépend dans ce cas plus d'une analyse des résidus de l'ajustement que d'un critère de stabilité des paramètres estimés. De ce point de vue, tous les modèles ajustés ici se traduisent par des résidus faibles ($R^2 > 99\%$). Par contre, seul le modèle à 5 paramètres présente des résidus qui ne sont pas autocorrélés et qui sont normalement distribués.

En second lieu, la matrice des coefficients de corrélation asymptotiques entre paramètres (tabl. 4) montre qu'en tout état de cause les problèmes de colinéarité sont ici moindres pour le modèle à 5 paramètres que pour le modèle de Richards. Ce résultat est lié à la relative indépendance des deux termes que comporte l'équation de croissance à 5 paramètres. Le premier décrit la stance de croissance juvénile lente par une fonction linéaire à 2 facteurs : L_0 la longueur théorique à l'âge nul et b la vitesse de croissance à l'origine. Le second correspond à la croissance des adultes décrite par un modèle de Von Bertalanffy généralisé dans lequel on retrouve les deux paramètres classiques en halieutique : L_∞ la longueur asymptotique et K le coefficient de vitesse de croissance. Le paramètre m , quant à lui, détermine en particulier la position du point d'inflexion. La combinaison de deux équations unitaires entraîne en définitive une faible colinéarité entre paramètres, dans la mesure où chacun d'eux se rapporte pour l'essentiel à l'une des deux stances de croissance.

Plus généralement, le problème de la modélisation d'une croissance en plusieurs stances est relativement nouveau en halieutique. C'est par contre un problème classique en matière, par exemple, de modélisation de la croissance humaine. Dans ce domaine, le modèle de Preece et Baines (1978), qui comporte également 5 facteurs, fait référence. Les travaux récents, visant à une meilleure description de la croissance des jeunes enfants, conduisent soit à introduire un sixième ou un septième paramètre (Shohoji et Sasaki, 1987; Jolicoeur *et al.*, 1988), soit à définir des modèles combinés construits à partir de la succession de différentes phases de croissance. Karlberg (1987), notamment, définit un modèle continu à 3 fois 3 paramètres, correspondant à la succession d'une équation de type Von Bertalanffy, d'un polynôme du second degré et d'un modèle logistique. Il relie chacune de ces équations unitaire à une phase physiologique déterminée (jeunes enfants, enfants et adolescents).

En halieutique, cette démarche est également adoptée par Soriano *et al.* (1990) qui modélisent la croissance de la perche du Nil, par deux équations de Von Bertalanffy consécutives. Dans le cas de l'albacore, l'introduction d'un modèle à 5 paramètres combinant deux équations unitaires permet de rendre compte de deux stances successives au sein de la phase recrutée. Une modélisation couvrant également la phase pré-recrutée, au cours de laquelle la croissance semble extrêmement rapide, conduirait très vraisemblablement à l'introduction d'un ou plusieurs paramètres supplémentaires, en modifiant la fonction linéaire ou en rajoutant une troisième équation.

Validité des modèles de croissance obtenus

L'équation à 5 paramètres étant retenue, les ajustements réalisés méritent discussion : d'une part, en ce qui concerne la fiabilité des données utilisées et la signification des courbes de croissance obtenues; d'autre part, quant à la cohérence de ces courbes avec celles antérieurement établies par les différents auteurs.

Concernant les données taille/âge estimées d'après les statistiques de capture, on notera d'abord que la décomposition des histogrammes de fréquence de taille par la méthode de Bhattacharya (Capisano et Fonteneau, 1991) n'est sans doute pas optimale. Cependant, l'utilisation d'une méthode *a priori* statistiquement plus satisfaisante, en particulier la méthode du maximum de vraisemblance de Hasselblad, ne modifierait probablement pas significativement les estimations des tailles modales moyennes. L'interprétation de ces modes ne semble ensuite pas poser de réels problèmes, au moins jusqu'à une taille d'environ 130 cm. L'accroissement régulier des tailles modales permet alors d'identifier sans ambiguïté les groupes d'âge (fig. 1). Entre 130 et 150 cm l'interprétation devient en revanche progressivement plus difficile. Au delà, c'est l'identification même des modes qui est

généralement impossible. Ces difficultés peuvent être analysées en relation avec le dimorphisme sexuel de croissance précédemment évoqué.

L'existence d'un tel dimorphisme chez les gros albacores est aujourd'hui considérée comme très probable (Bard et Capisano, 1991; Capisano et Fonteneau, 1991). Ses modalités restent par contre mal connues. Dans le Pacifique Est, Wild (1986) ajuste une courbe de Von Bertalanffy aux albacores de chaque sexe, à partir d'une détermination de l'âge par otholithométrie. Les modèles indiquent une différence de taille entre mâles et femelles inférieure à 3 cm pour les poissons de moins de 125 cm de longueur; les écarts atteignent respectivement 6 et 8 cm à des tailles moyennes de 145 et 160 cm. Dans le cas de l'albacore de l'Atlantique Est, aucune donnée de taille moyenne par âge et par sexe n'est actuellement disponible. Les données concernant le sex-ratio constituent néanmoins une indication. Le rapport des sexes, proche de 1 jusqu'à une taille de 125 cm, est ensuite légèrement mais significativement déséquilibré entre 125 et 145 cm, au bénéfice d'une prédominance des femelles (Bard et Capisano, 1991; Capisano et Fonteneau, 1991). Au delà de 145 cm ce sont au contraire les mâles qui dominent, jusqu'à représenter environ 90 % des captures à partir de 160 cm (*ibid.*).

Dans l'intervalle 40 à 150 cm, il semble ainsi que les écarts de tailles entre sexes soient faibles, au moins comparativement aux accroissements inter-annuels. On peut raisonnablement considérer que les modes identifiés correspondent à des groupes d'âge tous sexes confondus et que les tailles modales traduisent une moyenne des deux sexes. Le modèle ajusté sur les données de Capisano et Fonteneau débouche sur une courbe de croissance qui est sans doute assez représentative d'une croissance individuelle moyenne, peu différente pour les deux sexes dans l'intervalle considéré. En toute rigueur, la recherche d'une modélisation de la croissance au sein de la phase exploitée devrait conduire à un ajustement sur des données pondérées, proportionnellement à l'abondance de chaque groupe d'âge (Tomlinson et Albramson, 1961). Compte tenu, d'une part, de la forte abondance des captures d'albacores de grande taille et, d'autre part, de la faiblesse des résidus de l'ajustement, une telle pondération ne modifierait très vraisemblablement pas de manière significative la courbe de croissance obtenue. Celle-ci est ainsi représentative de la croissance au sein d'une population approximativement équilibrée en sex-ratio.

Au delà de 150 cm les écarts de taille entre mâles et femelles deviendraient plus importants, alors même que la croissance se ralentit. Les valeurs du sex-ratio semblent indiquer que la longueur asymptotique moyenne des femelles serait de l'ordre de 160 cm. Celle des mâles serait plus proche de 180 cm, voire supérieure. Naturellement, il serait dès lors souhaitable d'ajuster un modèle de croissance à chaque sexe. Ceci est actuellement impossible, compte tenu de

l'absence de données. Le modèle de croissance ajusté dans l'intervalle 40 à 170 cm, sur les données simulées, n'est quant à lui pas représentatif d'une croissance individuelle moyenne. Il décrit la croissance au sein d'une population progressivement dominée par les mâles. Il indique ainsi les tailles moyennes des captures, en fonction de leur âge et quel que soit leur sex-ratio. Bien évidemment, l'estimation des tailles moyennes des albacores les plus âgés reste relativement peu fiable. Il conviendra donc de rester prudent quant à l'utilisation du modèle.

Les deux modèles continus, ajustés dans des intervalles différents (respectivement 40 à 150 cm et 40 à 170 cm) décrivent en définitive la croissance au sein des populations différentes. On comprend ainsi mieux les difficultés rencontrées lorsqu'on tente d'extrapoler la courbe obtenue dans le premier intervalle. Cette difficulté concerne d'ailleurs tous les modèles antérieurement ajustés sur des données n'allant pas au delà de 150 cm (*fig. 6a*), qu'il s'agisse de données estimées par analyse des filiations modales (Fonteneau, 1980; Le Guen et Sakagawa, 1973 modifié par Fonteneau, 1980), ou des données de marquage-recapture (Bard, 1984 *a* et *b*; Bard *et al.*, 1991). Dans tous les cas, l'extrapolation conduit à des tailles moyennes par âge inférieures à celles estimées par lecture directe de l'âge des gros albacores (Draganick et Pelczarski, 1984; Manooch et Hinkley, 1991). Fonteneau (1980) montre en outre qu'un ajustement sur les données de Le Guen et Sakagawa (1973), mais en ne considérant que les tailles inférieures à 147 cm, conduit à une courbe de croissance de même allure que celle obtenue avec ses propres données (*fig. 6a*).

A l'inverse, le modèle de Le Guen et Sakagawa (1973), repris dans le modèle composite, est initialement ajusté dans l'intervalle 60 à 170 cm; il est alors extrêmement cohérent, entre 4 et 6 ans, avec les données de lectures d'âge (*fig. 6b*). A l'exception des travaux de Yang *et al.* (1969), qui semblent présenter une fiabilité limitée (*in* Cayré *et al.*, 1988), ces données ne concernent, quant à elles, que les albacores d'une taille supérieure à 120 cm. Les modèles de croissance qui en sont déduits ne sont cette fois pas compatibles avec les précédents en deçà de 3 ans (*fig. 6b*).

Plus généralement, les trois modèles présentés ici (modèle composite et modèles continus à 5 paramètres ajustés sur les deux types de données) couvrent les deux stances de croissance juvénile et adulte; ils se traduisent par des courbes de croissance très proches de celles établies antérieurement par les différents auteurs, généralement dans des intervalles de taille plus restreints. Lorsqu'on ne considère que l'intervalle de validité de chaque courbe, les écarts entre modèles ne sont jamais importants. Ceux qui existent s'expliquent par les différences d'intervalles d'ajustement analysées ci-dessus. Seul le modèle de Richards ajusté par Bard *et al.* (1991) est nettement distinct, ce qui est fondamentalement lié à l'inadéquation de ce modèle discutée plus haut.

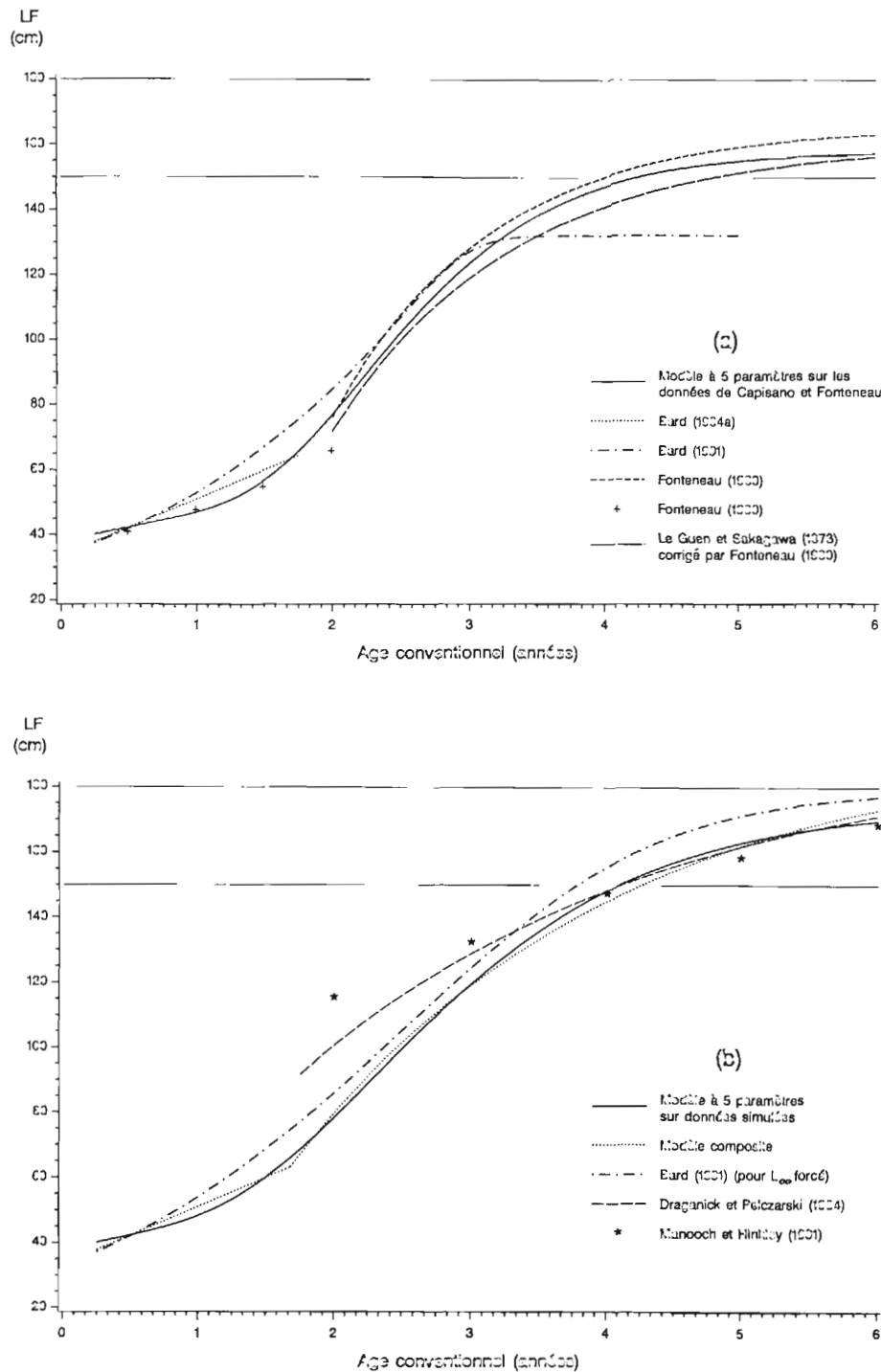


Figure 6. — Les modèles de croissance de l'albacore dans l'Atlantique Est établis par les différents auteurs : (a) modèles ajustés sur des données ne concernant que des tailles inférieures à 150 cm et extrapolations jusqu'à 6 ans; (b) modèles ajustés sur des données comportant des tailles supérieures à 150 cm. Les âges relatifs (Bard, 1984a et 1991) sont convertis en âges conventionnels sous l'hypothèse d'un recrutement fin mai, à la taille moyenne 40 cm; les âges absolus (Draganick et Pelcarski, 1984; Manooch et Hinkley, 1991) sont considérés égaux aux âges conventionnels.

The growth models for yellowfin in the Eastern Atlantic from various authors: (a) models fitted to data concerning only lengths less than 150 cm and extrapolations up to 6 years; (b) models fitted to data which include lengths greater than 150 cm. Relative ages (Bard, 1984a and 1991) are converted to conventional ages according to the hypothesis of a recruitment at the end of May at 40 cm length; absolute ages (Draganick and Pelcarski, 1984; Manooch and Hinkley, 1991) are assumed to be equal to conventional ages.

Enfin, une dernière différence doit être notée entre le modèle composite et le modèle à 5 paramètres. En effet, le modèle continu met en évidence des variations de croissance au sein de la stance juvénile, avec des taux moyens de croissance de 9,6 et 18,8 cm/an respectivement dans les intervalles 0,5 à 1 an et 1 à 1,5 an. Ces variations sont masquées dans le cas du modèle composite par le calcul d'un taux unique entre 40 et 63 cm (soit 17,7 cm/an). Au cours de cette stance, la croissance apparaît ainsi successivement plus lente puis plus rapide qu'on ne l'admet classiquement.

CONCLUSION

Dans un premier temps, la présente étude a permis de « caler dans le temps » le modèle de croissance composite de l'albacore de l'Atlantique Est, en exprimant la taille en fonction d'un âge conventionnel. Dans un deuxième temps, un modèle continu à 5 paramètres est ajusté sur les données taille/âge estimées par Capisano et Fonteneau (1991). Ce modèle est *a priori* plus satisfaisant que le précédent. D'une part, il n'introduit plus de discontinuité dans la courbe de croissance. D'autre part, il s'appuie sur des données récentes, homogènes, couvrant l'ensemble de l'Atlantique Est et qui sont incontestablement plus fiables que celles analysées antérieurement. En revanche, il présente comparativement au modèle composite l'inconvénient majeur de ne couvrir qu'une partie de la phase exploitée. Dans un troisième temps, le modèle à 5 paramètres est réajusté sur des données simulées à partir des deux équations de croissance précédentes. Ce troisième modèle répond à l'objectif d'une estimation des tailles moyennes des captures en fonction de leur âge. Rappelons que les équations et tables de correspondance taille/âge résultant de ces modèles sont synthétisées au *tableau 5*.

Le modèle continu à 5 paramètres combine deux équations unitaires, relatives aux deux stances successives de croissance. Comparativement aux modèles à 4 paramètres généralement utilisés en halieutique, il est plus flexible et présente une moindre colinéarité entre les paramètres d'ajustement. Comparativement aux résultats précédemment admis concernant la croissance de l'albacore, il conduit à réviser à la baisse la vitesse initiale de croissance, au début de la phase recrutée, et à distinguer ensuite l'accélération de croissance et le point d'inflexion. La stance de croissance juvénile lente serait liée à la relative sédentarité des poissons dans les eaux équatoriales chaudes et globalement peu productives. Cette sédentarité pourrait ne concerner qu'une partie de la population, certains animaux migrant à ce stade vers l'Atlantique Ouest, avec une croissance qui pourrait être plus rapide. Dans l'Atlantique Est, l'accélération de croissance, sensible dès 47 cm, correspondrait, quant à elle, à la phase de dispersion des juvéniles vers les

eaux côtières du nord et du sud de la zone équatoriale. Enfin, l'inflexion observée dans la courbe à une taille d'environ 90 cm marquerait approximativement le début de la maturation sexuelle.

En définitive, on peut raisonnablement considérer que l'allure générale de la courbe de croissance de l'albacore dans l'Atlantique Est est aujourd'hui bien connue entre 40 et 150 cm de longueur à la fourche. En particulier, les courbes de croissance des mâles et des femelles semblent rester peu différentes dans cet intervalle. En première approximation, le modèle de croissance correspondant serait ainsi représentatif tout à la fois d'une croissance individuelle moyenne et d'une croissance au sein de la phase exploitée. Au delà de 150 cm de longueur, la croissance individuelle moyenne reste par contre assez mal connue, compte tenu, d'une part, de l'existence probable d'un dimorphisme sexuel de croissance et, d'autre part, des difficultés de la détermination de l'âge. Le modèle ajusté sur l'ensemble de la phase exploitée doit ainsi être utilisé avec prudence. Il sera en particulier utile en matière d'approche structurale de la dynamique du stock, actuellement conduite tous sexes confondus.

Enfin, on conclura en insistant sur l'intérêt actuel des études de détermination et de validation de l'âge, notamment par lecture des pièces osseuses et par marquage à la tétracycline. Ces connaissances semblent à l'avenir indispensables pour préciser l'allure de la courbe de croissance des gros albacores et établir des modèles différenciés par sexe. La croissance de la phase recrutée est quant à elle presque inconnue et devra également être précisée. La modélisation de telles courbes passera vraisemblablement par la combinaison de différentes équations unitaires, décrivant les différentes phases biologiques de la croissance de l'albacore.

RÉFÉRENCES

- Albaret J. J., 1977. La reproduction de l'albacore (*Thunnus albacares*) dans le golfe de Guinée. *Cah. ORSTOM (Sér. Océanogr.)*, **15**, 389-419.
- Bard F. X., 1984 a. Croissance de l'albacore (*Thunnus albacares*) Atlantique d'après les données des marquages. *Rec. Doc. Sci. ICCAT*, **20**, 104-116.
- Bard F. X., 1984 b. Aspect de la croissance de l'albacore Est-Atlantique (*Thunnus albacares*) à partir des marquages. *Rec. Doc. Sci. ICCAT*, **21**, 108-114.
- Bard F. X., C. Capisano, 1991. Actualisation des connaissances sur la reproduction de l'albacore (*Thunnus albacares*) en océan Atlantique. *Rec. Doc. Sci. ICCAT*, **36**, 158-181.
- Bard F. X., P. Cayré, T. Diouf, 1988. Les migrations. In : Ressources, pêches et biologie des thonidés tropicaux de l'Atlantique centre-est, Fontenaux A., J. Marcille éd., *FAO Doc. Tech. Pêches*, **292**, 391 p.
- Bard F. X., C. Chabanet, N. Caouder, 1991. Croissance du thon albacore (*Thunnus albacares*) en océan Atlantique

- estimée par marquages. *Rec. Doc. Sci. ICCAT*, **36**, 182-204.
- Bhattacharya C. C., 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, **23**, 115-135.
- Capisano C., A. Fonteneau, 1991. Analyse des fréquences de longueur, du sex-ratio et des zones de reproduction de l'albacore, *Thunnus albacares*, de l'Atlantique. *Rec. Doc. Sci. ICCAT*, **36**, 241-279.
- Caverivière A., 1976. Longueur prédorsale, longueur à la fourche et poids des albacores (*Thunnus albacares*) dans l'Atlantique. *Cah. ORSTOM (Sér. Océanogr.)*, **14**, 201-208.
- Cayré P., J. B. Amon Kothias, T. Diouf, J. M. Stretta, 1988. Biologie des thons. In : Ressources, pêche et biologie des thonidés tropicaux de l'Atlantique centre-est, Fonteneau A., J. Marcille éd., *FAO Doc. Tech. Pêches*, **292**, 391 p.
- CICTA (Commission Internationale pour la Conservation des Thons de l'Atlantique), 1984. Rapport du groupe de travail sur les thonidés tropicaux juvéniles (texte et appendices). *Rec. Doc. Sci. ICCAT*, **21**, 289 p.
- Diouf T., 1991. Les pêcheries thonières d'albacore de l'Atlantique. Bilan de l'évolution durant la période récente. *Rec. Doc. Sci. ICCAT*, **36**, 289-325.
- Draganick B., W. Pelczarski, 1984. Growth and age of bigeye and yellowfin tuna in the Central Atlantic as per data gathered by Rv "Wieczno". *Rec. Doc. Sci. ICCAT*, **20**, 96-103.
- Fonteneau A., 1980. Croissance de l'albacore (*Thunnus albacares*) de l'Atlantique Est. *Rec. Doc. Sci. ICCAT*, **9**, 152-168.
- Fonteneau A., 1982. Dynamique de la population d'albacores (*Thunnus albacares*) de l'Atlantique. Thèse Doctorat, Univ. Paris VI, 324 p.
- Fonteneau A., 1989. Note sur les problèmes d'extrapolation et de substitutions de strates pour l'albacore (*Thunnus albacares*) capturé par les senneurs FJS et espagnols. *Rec. Doc. Sci. ICCAT*, **29**, 57-70.
- Fonteneau A., 1991. Modeling a single Atlantic yellowfin stock with a mixing model. *Rec. Doc. Sci. ICCAT*, **SCRS/91/30**.
- Fonteneau A., J. Marcille (éd.), 1988. Ressources, pêche et biologie des thonidés tropicaux de l'Atlantique centre-est. *FAO Doc. Tech. Pêches*, **292**, 391 p.
- Gaertner D., M. Pagavino, 1991. Observations sur la croissance de l'albacore, *Thunnus albacares*, dans l'Atlantique Ouest. *Rec. Doc. Sci. ICCAT*, **36**, 479-505.
- Jolicoeur P., J. Pontier, M. O. Pernin, M. Sempé, 1988. A lifetime asymptotic growth curve for human height. *Biometrics*, **44**, 995-1003.
- Karlberg J., 1987. On the modelling of human growth. *Statistics in medicine*, **6**, 185-192.
- Le Guen J. C., G. T. Sakagawa, 1973. Apparent growth of yellowfin tuna from the eastern Atlantic. *Ocean. Fish. Bull. NOAA/NMFS*, **71**, 175-187.
- Manooch C. S., III, J. A. Hinkley, 1991. Preliminary age study of yellowfin tuna collected from the equatorial Eastern Atlantic. *Rec. Doc. Sci. ICCAT*, **36**, 515-522.
- Marsac F., 1991. Etude des relations entre l'hydroclimat et la pêche thonière hauturière tropicale dans l'océan indien occidental. Thèse Doctorat, Univ. de Bretagne occidentale, Brest, 350 p.
- Nelder J. A., 1962. An alternative form of a generalized logistic equation. *Biometrics*, **18**, 614-616.
- Pauly D., 1979. Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of Von Bertalanffy's growth formula. *Ber. Inst. Meerreskd. Christian-Albrechts Univ. Kiel*, **63**, 156 p.
- Preece M. A., M. J. Baines, 1978. A new family of mathematical models describing the human growth curve. *Ann. Human Biol.*, **5**, 1-24.
- Raltson M. L., R. I. Jennrich, 1978. DUD, a derivative-free algorithm for nonlinear least squares. *Technometrics*, **20**, 7-14.
- Richards F. J., 1959. A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Bot.*, **10**, 290-300.
- Ricker W. E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, **191**, 382 p.
- SAS Institute Inc., 1988. SAS/SAT™ User's Guide, Release 6.03 Edition. Cary, NC. 1028 p.
- Schnute J., 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **38**, 1128-1140.
- Soriano M., J. Moreau, J. M. Hoenig, D. Pauly, 1990. New functions for the analysis of two-phase growth of juvenile and adults fishes, with application to Nile Perch. ICES CM 1990/D:16. 13 p.
- Shohoji T., H. Sasaki, 1987. Individual growth of Japanese. *Growth*, **51**, 432-450.
- Tomlinson P. K., M. J. Abramson, 1961. Fitting a Von Bertalanffy growth curve by least squares. *Calif. Dep. Fish. Bull.*, **116**, 69 p.
- Wild A., 1986. Growth of yellowfin tuna *T. albacares* in the Eastern Pacific Ocean based on otolith increments. *IATTC Bull.*, **18**, 423-482.
- Yang R. T., Y. Nose, Y. Hiyama, 1969. A comparative study on the age and growth of yellowfin tunas from the Pacific and Atlantic Ocean. *Bull. Far. Seas Fish. Res. Lab.*, **2**, 1-21.