

A. Introduction générale

H. de Pontual, J. Panfili, P.J. Wright, H. Troadec

Étymologiquement, le terme « sclérochronologie » est dérivé des racines grecques sklêros « dur », khronos « temps » et logos « étude ». Littéralement, cette science vise à reconstruire l'histoire vécue par les organismes vivants à partir de l'étude de leurs pièces calcifiées (PC). Elle couvre ainsi non seulement les problèmes d'estimation de l'âge mais aussi ceux de l'estimation de la période et de la durée d'événements marquants de l'histoire individuelle. Ses méthodes sont basées sur l'étude de divers types de signaux qui fournissent des références temporelles, qu'elles soient structurelles, chimiques et/ou optiques.

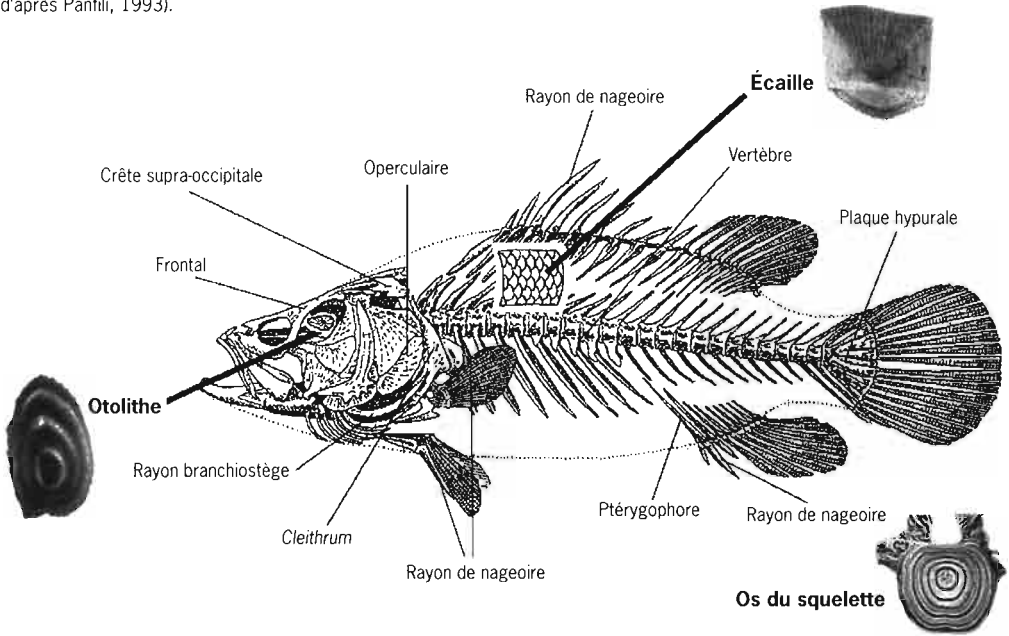
Les données sur l'âge et la croissance des poissons sont essentielles à la compréhension des traits d'histoire de vie des espèces et des populations (e.g. longévité, âge au recrutement, âge de la maturité sexuelle, périodes de reproduction, migrations, mortalité) et à l'étude de la structure démographique des populations et de leur dynamique (par exemple dans les modèles d'estimation basés sur une structuration en âge). Les applications en écologie et en paléoécologie incluent l'étude des réponses adaptatives des populations aux pressions environnementales, d'origine naturelle (variations climatiques) ou anthropique (e.g. pêche, pollution, aménagement de la bande côtière). Étant donné l'état d'appauvrissement actuel de nombreuses ressources aquatiques, la demande de données sclérochronologiques fiables s'accroît pour aider à la prise de décision en matière de gestion des pêcheries et d'exploitation durable des ressources aquatiques.

On a depuis longtemps observé que les PC des poissons montrent, comme celles de certains Invertébrés (e.g. céphalopodes, mollusques ou coraux hermatypiques), des patrons de structures périodiques (fig. I.A) qui sont liées aux variations du taux de croissance induites par des facteurs environnementaux (biotiques ou abiotiques) et des facteurs endogènes tels que des événements ontogéniques (voir Bagenal, 1974; Summerfelt & Hall, 1987). La sclérochronologie se rapproche, à de nombreux égards, de la dendrochronologie, science qui développe des méthodes de datation à partir de l'observation des cernes des arbres. Cette dernière a développé, dans un environnement plus propice (environnement terrestre et situation sédentaire), une méthodologie avancée d'analyse de la croissance des cernes en relation avec la climatologie.

Les pièces calcifiées peuvent potentiellement grandir pendant toute la vie du poisson et se comportent comme des enregistreurs permanents dont la définition varie d'une pièce à l'autre en fonction de son processus spécifique de biominéralisation et de son rôle fonctionnel propre. Trois principaux types de pièce se sont avérés porteurs d'information, ce qui a abouti à la division de la sclérochronologie en trois sous-disciplines (fig. I.A) : la scalimétrie, qui traite des écailles, l'otolithométrie, des otolithes et la squelettochronologie, des os.

L'estimation de l'âge et de la croissance individuels par l'analyse des PC s'est rapidement avérée être beaucoup plus informative et précise que les méthodes statistiques employées au niveau des populations (e.g. analyse des données de fréquence de taille) ou les méthodes individuelles alternatives telles que celle basée sur l'étude de l'accumulation de pigments métaboliques. En conséquence, la sclérochronologie a émergé comme une discipline capable de fournir des informations d'une valeur inestimable à différents domaines de recherche et particulièrement à l'halieutique et à l'écologie marine. Pour atteindre ce statut, elle a dû (et doit encore) répondre à un certain nombre de questions de base, dont beaucoup étaient (ou sont encore) loin d'être triviales.

Figure 1.A
Différentes pièces calcifiées pouvant être utilisées dans les études de sclérochronologie et trois principaux types de structure (otolithe, écaille, squelette) (modifié d'après Panfili, 1993).



Quelle est l'information enregistrée par chacune des PC ?

En tant qu'enregistreurs permanents, les PC constituent des archives biologiques potentielles plus ou moins précises qui doivent être décodées pour en extraire l'information utile et appropriée. Les signaux optiques présentent divers types de périodicité qui dépendent de la PC et de l'échelle d'observation. Par exemple, alors que l'on peut observer des marques de croissance saisonnières sur chacun des types de PC, les accroissements journaliers ne sont observables, à fort grossissement, que sur les otolithes. Les os et les écailles se comportent, à différents degrés, comme des réservoirs de sels de calcium et de phosphore et subissent ainsi des processus de résorption et de remaniement. De telles propriétés doivent être prises en considération lors de l'interpré-

tation de l'information obtenue par l'étude de ces pièces. Des ruptures dans les patrons de croissance sont fréquemment observées et correspondent à des événements vitaux dont l'identification est parfois loin d'être évidente. Par ailleurs, l'acquisition de l'information et son interprétation sont souvent compliquées par la grande plasticité des PC, observable à différentes échelles (individu, population, espèce). Cependant, au niveau individuel, l'interprétation des marques dans les PC peut conduire à une véritable reconstitution chronologique de la croissance et des événements de l'histoire de la vie du poisson.

Quelle sont les méthodes utilisées pour révéler l'information requise ?

Les données fournies par l'analyse des PC proviennent d'un processus d'acquisition dans lequel la méthodologie joue un rôle primordial. De nombreuses méthodes d'extraction, de préparation et d'observation ont été développées au cours du XX^e siècle; leur choix dépend fondamentalement de la PC à étudier ainsi que de l'information requise (type d'information et précision temporelle).

Les données acquises sont-elles justes et précises ?

La qualité des données est une question clé dans toutes les études de sclérochronologie. Des estimations d'âge qui ne seraient ni justes (i.e. proches de la valeur réelle, qui n'est, par essence, pas connue au moins pour les poissons sauvages) ni précises (i.e. présentant une forte variabilité des mesures répétées) seraient d'un faible intérêt pour une utilisation ultérieure.

Les études de validation qui visent à vérifier la périodicité présumée d'un signal donné constituent une base essentielle pour les études de sclérochronologie. Elles sont la seule manière de tester les techniques employées et la justesse des estimations de l'âge qui en résulte. Il est également essentiel d'évaluer la précision des données (i.e. la variabilité entre les interprétations (lectures) répétées (intra- ou inter-lecteurs) d'une PC donnée) pour dégager les schémas les plus appropriés en termes de lecture et d'interprétation. Le recours aux techniques d'imagerie numérique aide le lecteur à divers niveaux du traitement des PC. De telles techniques augmentent la précision de lecture, offrent des possibilités inégalées pour l'acquisition de mesures et permettent la conservation de l'interprétation des données.

Les patrons chimiques sont-ils informatifs et que reflètent-ils ?

L'idée que les PC possèdent des marques ou « empreintes » chimiques a été admise dans les années soixante, ouvrant un autre champ d'investigation qui progresse rapidement grâce au développement d'outils analytiques toujours plus sophistiqués et sensibles. L'étendue de ses applications potentielles est particulièrement vaste, ce qui explique

l'effort de recherche récemment consenti à cette discipline (plus de 400 articles ont été publiés sur le sujet pendant la précédente décennie). Cette discipline doit également faire face à des questions de qualité des données, particulièrement difficile à évaluer, ainsi qu'à des problèmes d'interprétation de signaux chimiques complexes dont le contrôle est à la fois environnemental et physiologique.

Comment ça marche?

En dépit d'une histoire et d'un développement relativement longs, la sclérochronologie est loin d'être une science exacte et, dans un certain nombre de cas, les schémas d'interprétation des informations structurales et chimiques demeurent incomplets et discutables, sur certaines espèces en particulier. Les travaux expérimentaux en cours, en laboratoire et en mésocosme, constituent des supports essentiels à la validation des hypothèses tirées de données acquises dans le milieu naturel. Enfin, une meilleure compréhension des processus de biominéralisation et des mécanismes de régulation associés est indispensable à l'interprétation exhaustive des signaux présents dans les PC.

La littérature sur les PC des poissons est énorme : par exemple, la base de données ASFA (Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts) contient plus de 2300 références sur les otolithes de 1978 à 2000. Bien que des ouvrages de synthèse ou des actes de colloques aient traité de quelques thèmes spécifiques (e.g. Bagenal, 1974; Prince & Pulos, 1983; Casselman, 1987; Summerfelt & Hall, 1987; Baglinière *et al.*, 1992; Smith, 1992; Stevenson & Campana, 1992; Secor *et al.*, 1995a; Fossum *et al.*, 2000), aucun n'offre une vision d'ensemble de l'état actuel des méthodes, des pratiques et des applications de la sclérochronologie à l'intention d'utilisateurs désireux de s'initier ou d'accroître leurs connaissances dans le domaine. Cet ouvrage vise à combler cette lacune.

La première partie de l'ouvrage porte sur les fondements des études de sclérochronologie en fournissant des descriptions des PC, de leurs accroissements et de la régulation des processus de dépôt. La justification des études sclérochronologiques et les utilisations des PC sont précisées afin de guider le lecteur pour de futures analyses. Une description détaillée des méthodes de validation est fournie, étant donné l'importance de cette étape pour la sclérochronologie. Quelques exemples d'utilisation des données sont ensuite proposés afin de décrire les applications majeures pour la recherche et la gestion des stocks. Comme la plupart des laboratoires impliqués dans la sclérochronologie sont maintenant équipés de systèmes d'analyse d'image, avec des possibilités s'étendant d'une complète interactivité à la numérisation automatique de données, les principes de base du traitement d'images de PC sont également décrits. La microchimie de l'otolithe, un domaine d'investigation qui se développe rapidement, est ensuite passée en revue. Enfin, des descriptions détaillées des multiples techniques utilisées pour la préparation et l'observation des PC