

Contrairement aux idées reçues, la sclérochronologie, en particulier l'estimation de l'âge chez les poissons, n'est pas une science aisée. Elle implique une série de processus et de traitements de données qui sont souvent complexes et consommateurs de temps. Avant même de commencer de telles études, il est nécessaire de connaître à l'avance les contraintes sur le temps disponible et sur les coûts et, particulièrement, les objectifs de l'étude ainsi que les résultats attendus. Ce chapitre va aider à choisir la pertinence de telle ou telle technique et de tel ou tel protocole de recherche :

- la distinction est faite ici entre les études dédiées aux estimations de l'âge et celles dédiées à la connaissance des traits de vie des individus (âge à la maturité, longévité, métamorphose, recrutement, migrations, etc.);
- en ce qui concerne la méthodologie, la discussion porte sur la difficulté d'observer les marques de croissance et sur la forme en 3D représentée par la pièce calcifiée au cours de sa croissance. La complexité de cette forme et des patrons de croissance sous-jacents influence en particulier les stades initiaux de préparation des PC.

A. Estimation de l'âge

B. Morales-Nin, J. Panfili

L'estimation de l'âge implique différentes étapes, du choix de la PC qui sert à cette estimation au niveau de précision requis, en passant par les différents problèmes techniques touchant à la préparation et à l'observation des marques de croissance. Le patron de croissance doit être sélectionné et sa signification temporelle doit être déterminée par ailleurs. De plus, le lecteur doit aussi acquérir de l'expérience dans son interprétation de façon à assurer la cohérence de ses critères de reconnaissance et à les transmettre ou à les comparer avec d'autres experts. Une fois ce processus terminé, il devrait être répété et renouvelé à intervalles de temps réguliers pour conserver une cohérence.

L'estimation de l'âge est donc un processus dynamique qui peut être résumé en sept étapes séparées :

- sélection de une ou plusieurs PC, en fonction de leur présence ou de leur absence, des problèmes de résorption et de synchronisme de la croissance des PC dans la population (chap. II);
- reconnaissance des patrons de croissance, incluant la périodicité des marques de croissance étudiées et la gamme de temps couverte (chap. II);
- choix de la méthode de préparation, en fonction des problèmes techniques, de la lisibilité des marques de croissance avec cette méthode et du degré de précision attendu (chap. VIII);
- confirmation de la cohérence et intercalibration (interprétations multiples par un et/ou plusieurs lecteurs) (chap. IV);
- validation de l'exactitude de l'interprétation (i.e. temps écoulé entre les marques de croissance interprétées) (chap. IV);

- formalisation de l'expérience et de la connaissance dans l'interprétation des marques de croissance ;
- application des résultats obtenus (chap. V et VII).

1. Critères de choix des pièces calcifiées

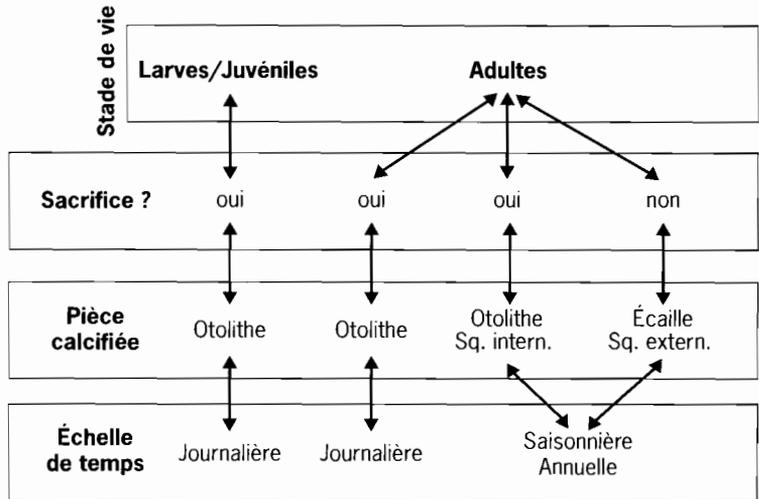
En fonction de la pièce calcifiée choisie, il peut être nécessaire de tuer l'individu pour pouvoir l'extraire (e.g. pour les éléments du squelette interne ou les otolithes). Le choix de la PC va ainsi dépendre d'abord de la nécessité de sacrifier ou non le poisson (fig. III.A.1). Souvent, les échantillonnages en criée lors des débarquements ne permettent pas de mutiler ou de détériorer l'individu, car il peut y avoir une incidence sur la vente, et des précautions doivent être prises pour extraire par exemple les otolithes (chap. VIII.B.3.1.4). Ensuite, selon les espèces, la présence ou non de la PC va déterminer la limite des choix possibles. Par exemple, pour les espèces dépourvues d'écaillés (e.g. Siluriformes) ou présentant de très petites écaillés facilement perdues (petits pélagiques) ou pour les espèces sans otolithes (e.g. Élasmobranches), d'autres structures doivent être utilisées. Pour les grands pélagiques comme les thons, les espadons et les Istiophoridae, qui possèdent de très petits otolithes comparés à la taille du poisson, les vertèbres sont très fréquemment utilisées. Mais, ces généralités souffrent cependant de nombreuses exceptions. D'autres os, comme les rayons de nageoires, les épines, les *cleithra* ou les operculaires, sont plus rarement utilisés. Ils peuvent cependant être très utiles pour les Siluriformes, d'autant plus que les connaissances sur les otolithes de ces espèces sont très limitées. Les épines des nageoires dorsales sont aussi employées pour quelques espèces de grands pélagiques et pour quelques espèces tropicales comme les Balistidae.

Le degré d'exactitude requis dans les estimations d'âge et pour les stades de vie étudiés influence également le choix d'une structure calcifiée plutôt qu'une autre (fig. III.A.1). Comme les marques de croissance journalières ne sont présentes que dans les otolithes, ce sont les structures qui seront obligatoirement utilisées pour accéder à cette échelle de temps. Pour les larves et les juvéniles, les otolithes sont d'ailleurs le seul choix possible. Les otolithes ont aussi une caractéristique particulière qui les rend parfois incontournables, c'est qu'ils ne jouent pas le rôle de réservoir à calcium, comme le font les écaillés et les éléments du squelette interne (Simkiss, 1974). Ils ne sont donc presque jamais résorbés, sauf sous des conditions de stress extrêmes (chap. II.A) et conservent ainsi la séquence complète des marques de croissance enregistrées.

Parmi les trois types d'otolithes, la *sagitta* est le plus fréquemment utilisée sauf chez les Ostariophyses pour lesquels l'*asteriscus* est le plus gros. Dans des études sur les larves ou les juvéniles, ou même sur les poissons adultes, le *lapillus* a pu être utilisé à cause de sa petite taille et de sa facilité de préparation (les accroissements journaliers peuvent être observés directement sur les *lapilli* entiers ou après seulement un léger polissage). Cependant, le démarrage de la formation des otolithes

Figure III.A.1

Choix d'une pièce calcifiée en fonction de l'échelle de temps étudiée, du stade de vie considéré et de la nécessité de sacrifier ou non l'individu pour une étude de sclérochronologie.
 Sq. extern., pièces du squelette externe;
 Sq. intern., pièces du squelette interne.



peut ne pas être synchrone entre les trois paires, la *sagitta* et le *lapillus* étant formés en premier lieu. Ils ne peuvent donc pas être employés indistinctement (Secor *et al.*, 1992).

2. Sélection des marques de croissance

Les critères de sélection pour les marques de croissance présentes dans les PC sont les suivants :

- leur netteté et leur facilité d'identification ;
- la régularité de leur périodicité ;
- leur synchronisme dans une population donnée.

Le degré de précision requis dans l'étude et les stades de vie considérés sont également d'autres informations nécessaires à la sélection appropriée des marques de croissance : journalières, saisonnières ou annuelles. Les stades larvaires et juvéniles ne présentent pas de marques de croissance saisonnières ou annuelles, orientant naturellement le choix vers les marques d'accroissement journalières. Ce choix peut également être indiqué ou le seul disponible pour les espèces à faible longévité (durée de vie de moins de un ou deux ans). Les marques de croissance saisonnières sont employées lorsque leur échelle temporelle convient pour la population étudiée. Lorsqu'elles existent, ces marques sont présentes sur toutes les PC, des os du squelette interne aux otolithes. D'ailleurs, la plupart des études d'estimation de l'âge sont basées sur les marques saisonnières et, plus particulièrement, sur les accroissements annuels qui permettent de donner un âge aux espèces de poissons depuis les tropiques jusqu'aux régions polaires. Contrairement à des idées faussement véhiculées, le changement des saisons sous les tropiques, même à une très petite échelle, conduit à des rythmes saisonniers de dépôts sur les PC, les rendant appropriés pour estimer l'âge des espèces de ces régions. Cette observation reste plus discutable pour les espèces des régions réellement équatoriales où les transitions saisonnières sont très peu ou non marquées. Pour les poissons adultes ou les

espèces à forte longévité, la présence de discontinuités structurales dans les otolithes et la complexité à dénombrer des accroissements journaliers rendent cette dernière méthode moins pertinente. L'utilisation des marques quotidiennes pour estimer l'âge en nombre d'années n'est pas souhaitable, sauf pour des raisons spéciales. De plus, le temps nécessaire à la préparation de lames minces, qui sont pratiquement les seules à permettre la lecture des accroissements journaliers sur les otolithes des poissons adultes, limite aussi la faisabilité de cette méthode pour les otolithes volumineux et épais.

Les méthodes de préparation des PC sont généralement plus simples quand on traite des marques de croissance saisonnières plutôt que des marques quotidiennes, allant de la simple observation de la PC en entier à la préparation de coupes après inclusion dans de la résine (e.g. lames minces d'otolithes). Le temps nécessaire pour préparer une unique pièce est très variable en fonction de la méthode utilisée. Pour les très petits otolithes, les marques journalières peuvent être observées directement sans aucune préparation mais il est souvent nécessaire d'employer des méthodes beaucoup plus complexes pour pouvoir observer ces marques (e.g. ponçage et polissage après enrobage dans de la résine, lames minces, MEB, etc.). L'utilisateur devra donc être soucieux d'évaluer ces paramètres (niveau de préparation, durée de préparation, etc.) avant de commencer son étude. Il devra obligatoirement faire la synthèse des références des autres techniques utilisées avant lui par d'autres expérimentateurs, en particulier dans la littérature scientifique.

L'identification des marques d'accroissement saisonnières et/ou journalières n'est jamais aisée, à cause de la présence d'anneaux doubles, de discontinuités ou d'autres structures qui correspondent à des événements acycliques (e.g. migration, reproduction, etc.). L'identification est donc basée sur leur netteté, leur continuité sur l'ensemble de la PC, leur épaisseur et leur largeur (chap. III.C). Les marques doivent théoriquement décroître en largeur depuis le centre de la PC jusque vers son bord, en relation avec la réduction du taux de croissance avec l'âge (chap. V).

Un autre critère pertinent pour sélectionner une marque de croissance à étudier est le nombre total de poissons qui doit être traité. Ceci inclut également les coûts d'échantillonnage, de préparation des PC, et le temps nécessaire pour les préparations et pour les interprétations. L'utilisation des marques de croissance journalières pour les juvéniles et les adultes est consommatrice de temps (voir ci-dessus et chap. VIII) si l'on désire prendre en compte la séquence de croissance depuis le centre de l'otolithe jusqu'à sa marge extrême. Par exemple, le temps nécessaire pour une personne entraînée pour monter, poncer et polir un otolithe pour obtenir une lame mince est compris entre une et deux heure(s). Préparer un grand nombre de lames minces pour une analyse peut limiter l'utilité de la méthode. Un autre élément à considérer est le fait que, pour certaines espèces et à certains moments de leur cycle de vie (e.g. migration), la dimension des accroissements journaliers puisse se situer en dessous des limites de détection de la microscopie photonique (Campana *et al.*, 1987 ; Morales-Nin, 1988).

Avant de commencer une nouvelle étude, il est donc nécessaire de juger de la pertinence du choix de la PC et des marques de croissance. Le tableau III.A résume l'ensemble de ces considérations. La présence éventuelle de centres de croissance secondaires ou d'autres structures qui pourraient interrompre les patrons de croissance visibles doit aussi être prise en compte dans l'évaluation de la capacité d'une PC à répondre à la question initiale.

Tableau III.A. - Quelques considérations pour le choix d'une pièce calcifiée et des marques de croissance pour une étude de sclérochronologie.

	Otolithe	Écaille	Os
Préparation	+/- longue	aucune	+/- longue
Marques de croissance (échelle de temps)	- primaire (<i>journalière</i>) - opaque (<i>saisonnnière</i>) - translucide (<i>saisonnnière</i>) - discontinuité (<i>apériodique ou saisonnière</i>)	- <i>circuli</i> - discontinuité (<i>saisonnnière</i>)	- opaque (<i>saisonnnière</i>) - translucide (<i>saisonnnière</i>) - discontinuité (<i>saisonnnière</i>)
Avantage	- pas de résorption - parfois pas de préparation	- pas de sacrifice - pas de préparation	- parfois pas de sacrifice
Désavantage	- sacrifice obligatoire - durées de préparation et d'interprétation parfois très longues	- régénération - résorption et remaniement	- résorption et remaniement (parfois important) - durée de préparation parfois très longue

3. Processus d'estimation de l'âge

La première étape du processus d'estimation de l'âge réside en la lecture de la pièce calcifiée sélectionnée en utilisant les marques de croissance appropriées pour les objectifs de l'étude. La deuxième étape consiste à interpréter les résultats en termes d'âge et à donner des applications (chap. V).

Pour les populations et/ou les espèces considérées, certains critères d'interprétation incontournables doivent être définis d'emblée : par exemple, la localisation de la marque de naissance, la première marque de croissance, les zones de transition sur la PC ou encore la nature du bord de la PC, etc. L'information biologique disponible sur l'espèce via la littérature doit être utilisée dans un premier temps pour définir ces critères de façon empirique. Ils peuvent être comparés entre eux de façon à établir un « alphabet » (identification des marques de croissance) et à déterminer des « règles grammaticales » (critères d'interprétation basées sur les connaissances existantes) pour attribuer les âges (Sych, 1974).

La cohérence du processus d'estimation de l'âge doit ensuite être déterminée. Cela signifie qu'il faut être capable d'identifier constamment les mêmes structures de croissance. La répétabilité de la procédure d'estimation (biais interne) doit être déterminée et les âges estimés doivent être calibrés (biais externe) avec d'autres experts (chap. IV.D). L'expérience du lecteur est un facteur essentiel pour pouvoir réduire les différents biais possibles. Cependant, des lecteurs expérimentés pour une

espèce particulière peuvent eux-mêmes donner des résultats inexacts pour une nouvelle espèce. Après avoir atteint un certain niveau d'expertise dans les estimations d'âge, des précautions doivent être prises pour conserver ce savoir et éviter que la méthode mise au point ne se dégrade ou évolue avec le temps. C'est une phase essentielle pour assurer une qualité optimale des procédures d'estimation de l'âge.

Enfin, les estimations doivent être validées et leur exactitude doit être testée. La signification temporelle des marques de croissance interprétées doit donc être déterminée, par ailleurs, pour comparer la valeur de l'âge estimé à celle de l'âge exact de l'individu concerné (chap. IV).

3.1. Estimation de l'âge individuel

L'estimation de l'âge à partir des accroissements journaliers des otolithes donne une valeur de l'âge directe et précise. Cette valeur est calculée à partir du nombre d'accroissements dont l'interprétation a été validée par ailleurs (nombre de zones D ou de zones L) et de l'intervalle déterminé entre l'éclosion et la formation du premier accroissement (chap. II.A.2.1).

À l'opposé, les âges individuels estimés à partir des marques de croissance saisonnières demandent des calculs intermédiaires : ils peuvent être donnés en nombre de mois et/ou en nombre d'années. Après avoir identifié toutes les marques de croissance de la PC, les informations suivantes sont nécessaires pour attribuer un âge correct à l'individu :

- la date de capture ;
- la date de naissance individuelle (exacte ou moyenne ou standardisée pour la population) ;
- les principales périodes de formation de la marque de croissance considérée ;
- la nature du bord de la PC.

La vraie date de naissance des individus d'une population donnée peut être déterminée par des études sur la reproduction et/ou l'analyse des micro-accroissements quotidiens des otolithes mais parfois elle n'est pas connue. Dans ce dernier cas, par commodité et pour faciliter la mise en parallèle des données avec les autres paramètres mesurés sur une base annuelle, la convention est de fixer le 1^{er} janvier comme date de naissance pour tous les individus. Les expériences de validation (chap. IV) permettent de déterminer précisément la période de formation des marques saisonnières sur les PC. La figure III.A.2 montre des exemples de calcul de l'âge en nombre de mois ou en nombre d'années à partir de marques saisonnières pour des poissons capturés à différents moments de l'année. La conversion d'un comptage de marques de croissance en une valeur d'âge estimé implique de mettre en relation la date de formation des marques considérées avec la date de capture individuelle et la date nominale de naissance.

3.2. Définition des groupes et des classes d'âge

Les groupes et classes d'âge individuels sont utilisés fréquemment en dynamique de populations et pour les études des traits d'histoire de

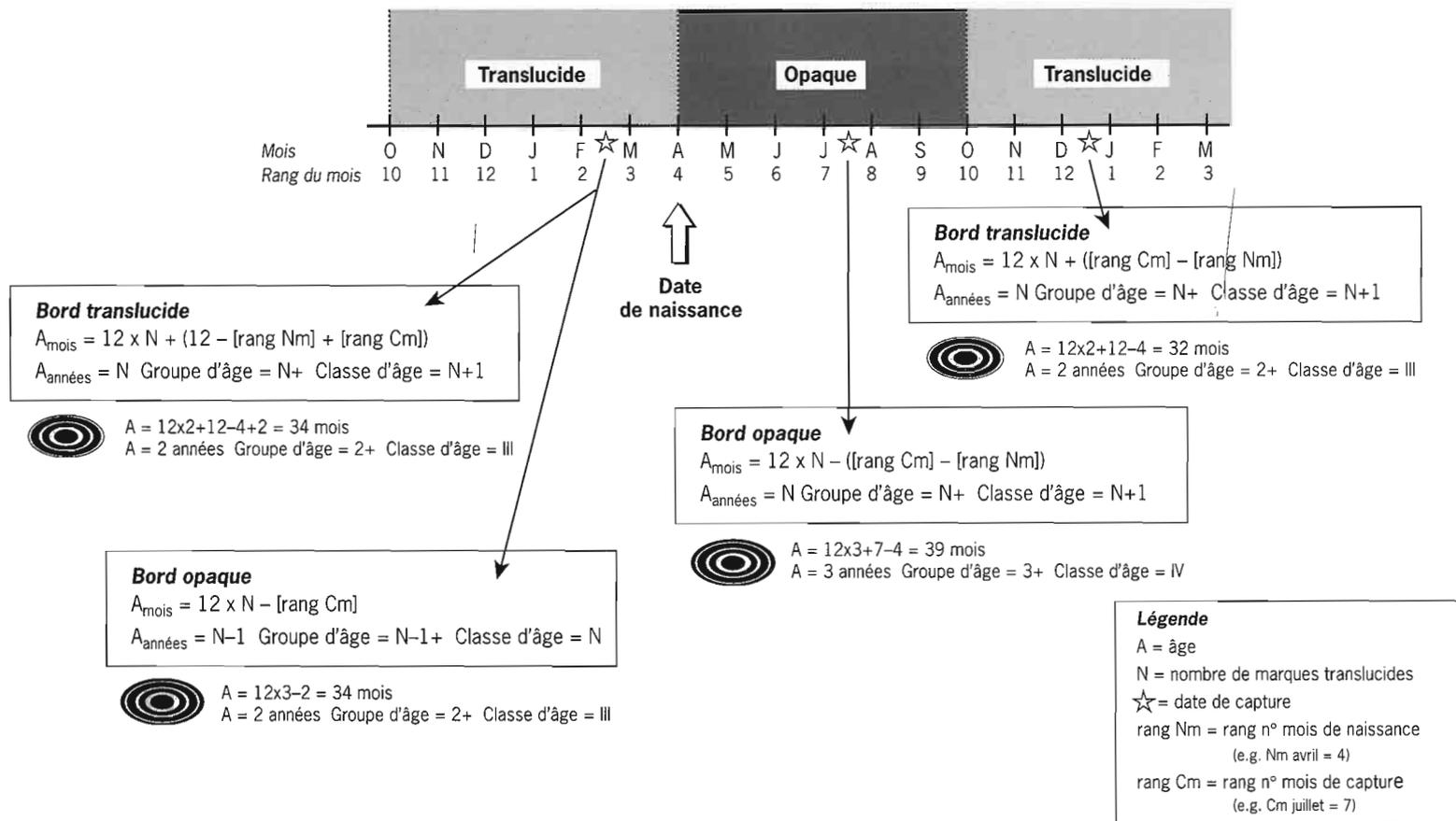


Figure III.A.2 - Calcul théorique de l'âge (en mois et années) et assignation à un groupe d'âge ou à une classe d'âge à partir d'une pièce calcifiée. La date de naissance pour tous les individus de la population considérée est fixée au 1^{er} avril et correspond aussi au début de la formation d'une zone opaque sur la PC. La validation a démontré que chaque année une zone translucide et une zone opaque sont déposées. L'âge est calculé en comptant le nombre de zones translucides, mais en tenant compte également de la date de naissance et de la date de capture. Une règle fixée au départ stipule qu'une zone translucide marginale n'est pas comptée comme une nouvelle marque annuelle. Des exemples d'estimation de l'âge pour des individus capturés à différentes périodes de l'année sont présentés. Pour une date de capture donnée (e.g. février), la nature du bord de la PC peut être différente d'un individu à l'autre (opaque ou translucide), mais l'âge estimé est le même.

vie des populations. Dans ces cas-là, l'âge est donné en nombre d'années. Après avoir identifié les marques de croissance sur la PC, le lecteur peut simplement estimer l'âge du poisson en comptant le nombre d'anneaux saisonniers sur une base annuelle. Comme pour l'estimation de l'âge individuel, un certain nombre d'informations supplémentaires doivent être prises en compte :

- la date de capture ;
- le pic dans la période de reproduction de la population (exact, ou moyen ou standardisé pour la population) ;
- les principales périodes de formation de la marque saisonnière de croissance considérée (voir les études de validation, chap. IV) ;
- la nature du bord de la PC.

Afin de déterminer, à partir de la PC, le groupe ou la classe d'âge auquel appartenait le poisson, il est nécessaire de compter le nombre de marques annuelles depuis le centre jusqu'au bord de la PC. Si la date de capture est connue, il est possible de calculer l'année durant laquelle l'individu a vu le jour. Les chiffres arabes sont traditionnellement utilisés pour coder les groupes d'âge alors que les chiffres romains sont utilisés pour les classes d'âge. Dans l'exemple de la figure III.A.2, les marques translucides sont dénombrées pour estimer l'âge. La règle suivie est que si la marque marginale est translucide, elle n'est pas comptée car elle n'est pas totalement formée. L'assignation à un groupe ou une classe d'âge dépend de l'année de naissance de l'individu et de la date de capture. Le groupe d'âge correspond au nombre d'années calendaires après la naissance. La classe d'âge correspond au nombre d'années écoulées depuis la naissance. La dernière cohorte d'une population (les « jeunes de l'année ») comprend les individus âgés de 0 à 12 mois et constitue le groupe d'âge 0+ et la classe d'âge I. Les individus nés l'année précédente constituent le groupe d'âge 1+ et la classe d'âge II. L'année de naissance est l'année calendaire pendant laquelle le poisson est né. Dans la figure III.A.2, le poisson capturé en juillet 2000 est né en avril 1997.

Dans le cadre de la gestion d'un stock de poissons, la date de naissance véritable est généralement considérée comme inconnue car la période de ponte peut varier légèrement d'une année à l'autre ou, pour certaines espèces (par exemple *Merlangius merlangus*), la saison de ponte peut s'étendre jusqu'à quatre ou cinq mois. Aussi, pour faciliter la collecte des données de sources diverses dans l'hémisphère Nord et pour les différentes espèces de poissons, la date du 1^{er} janvier est fixée comme date de naissance. Une marque annuelle est normalement prise en compte seulement si la zone translucide qui lui correspond est complète et ceci se produit généralement vers les mois de mars-avril. Cependant, à cause de la date de naissance fixée au 1^{er} janvier, même si une zone translucide en bordure est incomplète, elle est comptée comme une marque annuelle terminant sa formation entre janvier et mars. Au 1^{er} janvier de chaque année, le poisson appartenant à une cohorte donnée passe dans le groupe et la classe d'âge supérieurs.