

RETROCALCUL EN OTOLITHOMETRIE SANS CONTRAINTE DE STANDARDISATION DE L'AXE DE LECTURE

Pascal BACH¹, Philippe CHAUVELON¹

RESUME

Les formules classiques de rétrocalcul ne sont applicables que dans le cas de mesures d'annuli réalisées selon un axe standard de lecture. La modélisation du plan de la coupe transversale d'un otolithe par une ellipse permet de s'affranchir de cette contrainte. Considérant les coordonnées polaires (r, α) d'un point sur un annuli et la taille correspondante du poisson, on obtient une équation de rétrocalcul fonction de ces trois variables, résolvable numériquement.

BACK-CALCULATION IN OTOLITHOMETRY WITHOUT THE CONSTRAINT OF A STANDARDIZED MEASURING AXIS

ABSTRACT

Usual back-calculation formulae (BCF) can be used only when considering a pre-defined reference axis for growth rings. We present here a back-calculation method in otolithometry which avoids this constraint of standardization. This method is based on an elliptical model of a part of the otolith cross section plane. The two ellipse parameters a and b , respectively great and small axis of the ellipse, whose center is the otolith nucleus are then estimated. When choosing as a reference the great axis of the section, any point from the otolith edge or from one rest line can be defined by its polar coordinates : α = angle between the lecture axis and the great axis; r = distance from the nucleus to the point. We use these coordinates and replace a and b by their expression as a function of the fish length (L), in the ellipse analytical formulation. The obtained BCF is therefore of the type $L = f(L, r, \alpha)$ and allows, knowing r and α characterizing a ring, the calculation of $L_{r,\alpha}$ by an iterative method.

¹ORSTOM, BP. 5045, 34080 MONTPELLIER Cedex

INTRODUCTION

Le besoin d'évaluation de l'âge individuel ressort de toutes les études de dynamique de populations de poissons. En effet, la connaissance de la clé taille-âge permet d'accéder aux paramètres de croissance qui seront inclus dans certains modèles analytiques de gestion des stocks monospécifiques exploités. Lorsque l'on s'intéresse à des populations de vertébrés marins et de mollusques, la détermination de l'âge passe par l'étude des pièces dures ou des éléments squelettiques (sclérochronologie) exploitant ainsi la propriété d'enregistreur biologique qui caractérise les tissus durs et squelettiques de ces organismes.

La sclérochronologie chez les poissons est réalisée à partir de plusieurs de ces tissus (écaille et otolithe pour les poissons osseux, vertèbre, rayon épineux des nageoires, opercule, urohyale, ...) qui présentent des marques (périodiques ou non) de ralentissement de croissance (annuli) pouvant être utilisées pour estimer l'âge.

Issue d'une étude sclérochronologique, la clé taille-âge nécessaire à la modélisation de la croissance peut être établie de deux manières. (1) On peut choisir de déterminer l'âge de chacun des individus examinés pour l'associer à sa taille. L'obtention d'un échantillon suffisamment important et représentatif de la composition en taille de la population constituera alors une opération relativement coûteuse, même si cette démarche conduit *a priori* aux résultats les plus proches de la réalité biologique. (2) A partir du rétrocalcul, on estime quelles étaient les tailles de l'individu étudié associées au différents annuli observés et ce, connaissant d'une part la relation entre la taille du poisson et la taille de la pièce osseuse, d'autre part la date de formation des annuli. Il est nécessaire de rappeler que par son principe, le rétrocalcul conduit à des estimations des tailles. Leur qualité dépendra d'une part de la qualité du modèle que l'on quantifiera, d'autre part de problèmes (repérage du nucléus, choix d'une zone de mesure sur l'annuli, lisibilité de l'annuli,...) que seul le savoir faire permettra d'atténuer.

Une revue critique des formules de rétrocalcul utilisées a été réalisée récemment par Francis (1990). Toutes ces formules (Lea, 1910 ; Lee, 1920 ; Hile, 1941 ; Withney et Carlander, 1956 ; Fry, 1943 ; Le Cren, 1947 ; Appelget et Smith, 1950 ; Jones, 1958 ; Gutreuter, 1987) ne sont applicables que dans le cas de mesures d'annuli réalisées selon un axe standard de lecture.

Nous présentons ici une nouvelle approche du rétrocalcul en otolithométrie qui permet de s'affranchir de cette contrainte de standardisation. Cette méthode repose sur la modélisation¹ géométrique d'une partie du plan de la coupe transversale de l'otolithe par une ellipse. Après une présentation générale de la méthode et des étapes de la modélisation qu'elle nécessite, un exemple d'application à des otolithes d'une espèce démersale tropicale sera présenté.

¹ Tous les paramètres et variables estimés seront soulignés dans le texte.
ex : estimation a du grand axe de l'ellipse sera notée a.

PRESENTATION DE LA METHODE - DEVELOPPEMENTS MATHEMATIQUES

MODELISATION ELLIPTIQUE DU CONTOUR DE LA ZONE DE LECTURE D'UNE COUPE TRANSVERSALE D'OTOLITHE

La zone de lecture des annuli sur une coupe transversale d'otolithe peut être définie sur la face proximale par rapport au grand axe qui relie le nucléus à l'extrémité du bord ventral ou dorsal.

Cette zone de lecture rappelle un quadrant d'ellipse, et l'ajustement de cette forme géométrique au contour de la zone de lecture a été envisagé.

Une ellipse s'exprime sous la forme :

$$x^2 / a^2 + y^2 / b^2 = 1 \quad (1) \text{ où :}$$

- x et y sont respectivement l'abscisse et l'ordonnée d'un point de l'ellipse dans un repère orthonormé ayant pour origine le centre de l'ellipse,

- a et b sont respectivement les mesures des grand et petit axes de l'ellipse.

En choisissant comme référence le grand axe de la coupe, un point situé sur le contour de l'otolithe peut être défini par ses coordonnées polaires r et α (figure 1 a, b) avec :

- α = angle entre l'axe de lecture et le grand axe de la coupe

- r = distance entre le nucléus (centre de l'ellipse) et l'intersection entre l'axe de lecture et le contour de l'otolithe.

En utilisant les coordonnées polaires : $x = r \cdot \cos\alpha$ et $y = r \cdot \sin\alpha$ l'équation (1) devient :

$$(r \cdot \cos\alpha)^2 / a^2 + (r \cdot \sin\alpha)^2 / b^2 = 1 \quad (2)$$

Pour chaque coupe d'otolithe d'un poisson j de taille connue, des mesures de i couples de valeurs $r_{i,j}$ et $\alpha_{i,j}$ sont réalisées. L'ajustement d'un modèle elliptique à ces valeurs conduit à l'estimation des paramètres a_j et b_j associés à la valeur minimale de la somme des carrés des résidus des rayons r :

$$\min_{\substack{a_j, b_j}} \sum (r_{i,j} - r_{i,j})^2 = f(a_j, b_j, \alpha_{i,j})$$

RELATIONS ENTRE LES PARAMETRES a ET b DE L'ELLIPSE ET LA TAILLE DU POISSON

L'étape suivante consiste à calculer les équations des relations entre les paramètres a_j et b_j de l'ellipse et la taille L_j (longueur totale, longueur à la fourche, longueur standard) du poisson j : $a = f_a(L)$ et $b = f_b(L)$.

Disposant des expressions $f_a(L)$ et $f_b(L)$, l'équation (2) peut s'écrire sous la forme :

$$[(r \cdot \cos\alpha) / f_a(L)]^2 + [(r \cdot \sin\alpha) / f_b(L)]^2 = 1 \quad (3)$$

soit :

$$[f_b(L)^2 \cdot (r \cdot \cos\alpha)^2] + [f_a(L)^2 \cdot (r \cdot \sin\alpha)^2] = f_a(L)^2 \cdot f_b(L)^2 \quad (4)$$

L'expression (4) permet, connaissant les mesures de r_k et α_k caractérisant un annuli k , le rétrocalcul de la taille du poisson lors de la formation de l'annuli k ($\underline{L}_{r_k, \alpha_k}$) par une méthode itérative.

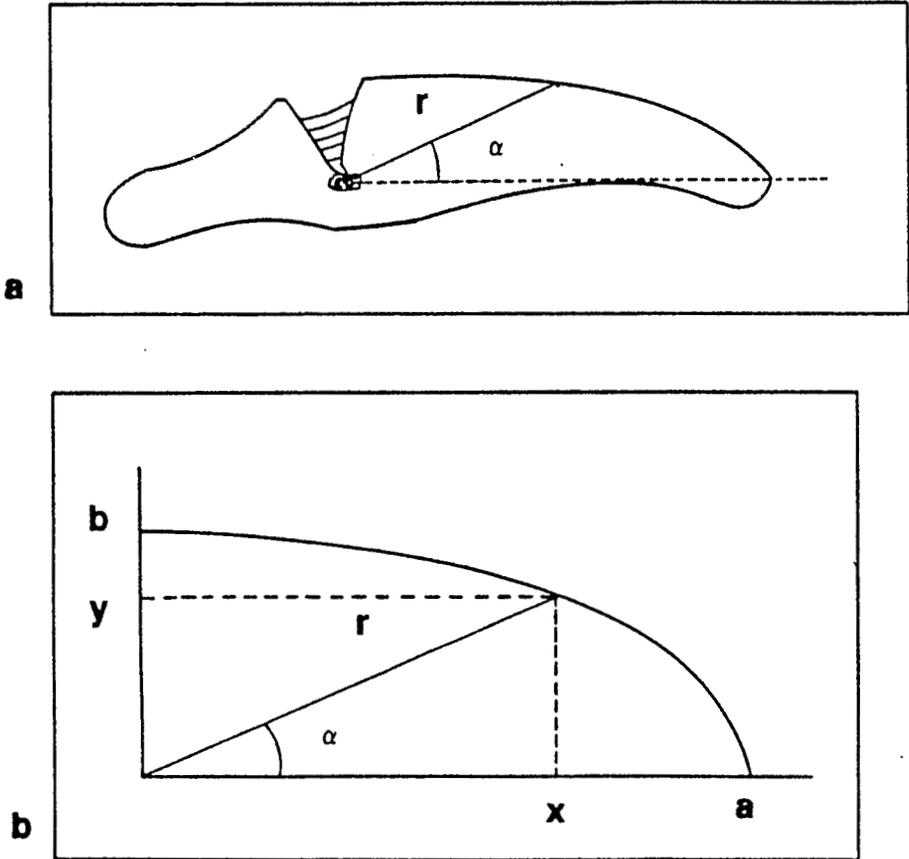


Figure 1. Plan de la coupe transversale d'un otolithe. a : repérage des coordonnées polaires d'un point de mesure sur le plan. b : analogie avec le modèle elliptique.

APPLICATION

AJUSTEMENT DE L'ELLIPSE. ESTIMATION DES PARAMETRES a ET b

Le matériel biologique est constitué de coupes transversales d'otolithes sagitta de *Lutjanus sebae*² incluses dans une résine transparente.

² *Lutjanus sebae* appelée communément "bourgeois" aux Seychelles constitue l'espèce démersale cibles des lignes à main de la flottille artisanale.

Ces otolithes ont été prélevées sur un échantillon stratifié selon le sexe considérant l'étendue des tailles des captures débarquées (les tailles - LF = longueur à la fourche - varient entre 24 cm et 84 cm).

Les mesures des rayons et des angles respectifs de l'axe de lecture sur les coupes transversales ont été réalisées à l'aide d'un logiciel d'analyse d'image³ Sur chaque coupe j , une quinzaine de mesures i de rayons ont été effectuées pour des valeurs de l'angle α comprises entre 0 et 90 degrés. Un ensemble de 874 couples de valeurs r, α provenant d'un échantillon de 68 otolithes a été constitué.

Pour chaque élément j de cet échantillon, une ellipse a été ajustée aux couples de valeurs $r_{i,j}, \alpha_{i,j}$ par la méthode des moindres carrés non linéaires⁴. Ces ajustements ont conduit à l'estimation de 68 couples de valeurs a_j, b_j .

RELATION ENTRE LES PARAMETRES a, b ET LA TAILLE LF

L'objet de cette étape consiste en l'élaboration de la formule de rétrocalcul, après voir remplacé les paramètres a et b par leur expression en fonction de la longueur à la fourche du poisson.

Ainsi, les relations $a = f_a(LF)$ et $b = f_b(LF)$ doivent être de type prédictif (minimisation des erreurs de la variable à expliquer) et prendre en compte les limites de l'intervalle de la prédiction des a_j et b_j .

Les relations $a = f_a(LF)$ et $b = f_b(LF)$ ont été calculées sur un échantillon mixte d'effectif $N=50$, après avoir testé au moyen d'une analyse de covariance l'absence de différences significatives entre les relations observées pour chaque sexe. Les relations prédictives (régression au sens des moindres carrés) ont considéré les variables non transformées et transformées. Les expressions mathématiques des droites de régression associées aux valeurs les plus élevées du coefficient de détermination R^2 sont :

$$\ln(a) = -2,43 + 0,722 \cdot \ln(LF) \quad R^2 = 92,76$$

$$\ln(b) = -6,02 + 1,130 \cdot \ln(LF) \quad R^2 = 93,48$$

En reprenant le formalisme utilisé précédemment, on peut écrire les expressions des modèles "puissance" :

$$a = q1 \cdot LF^{p1} \quad (5)$$

$$b = q2 \cdot LF^{p2} \quad (6)$$

avec $q1 = 0,088$ et $p1 = 0,722$; $q2 = 0,0024$ et $p2 = 1,13$; (figure 2 a, b) où a, b et LF sont exprimés en mm.

En posant : $U = [q2 \cdot LF^{p2} \cdot r \cdot \cos \alpha]^2$, et $V = [q1 \cdot LF^{p1} \cdot r \cdot \sin \alpha]^2$, l'expression mathématique de la formule de rétrocalcul est :

$$LF = [(U + V) / (q1 \cdot q2)^2]^{1 / (2 \cdot (p1 + p2))} \quad (7)$$

³ Le Logiciel d'Aide à l'Acquisition des Données en Sclérochronologie (LAADS) que nous avons utilisé a été mis au point au laboratoire de Microscopie Electronique (Université des Sciences et Techniques du Languedoc) par C. Gril.

⁴ Les calculs ont été réalisés au moyen du progiciel GENSTAT.

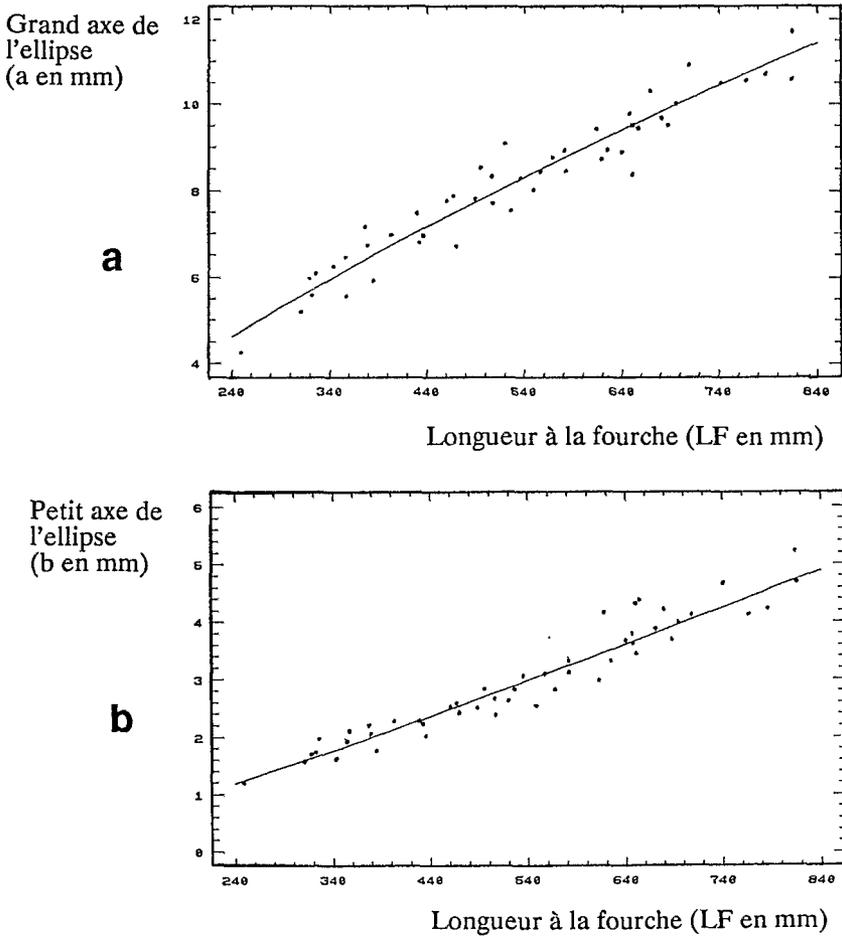


Figure 2. Relation entre les paramètres a et b de l'ellipse et la longueur à la fourche du poisson. a : Relation entre le paramètre a (grand axe de l'ellipse en mm) et la longueur à la fourche (LF en mm). b : Relation entre le paramètre b (petit axe de l'ellipse en mm) et la longueur à la fourche (LF en mm).

QUALITE DU MODELE

Le jugement de la qualité du modèle $LF = f(LF, r, \alpha)$ a considéré les valeurs des couples $(r_{i,j}, \alpha_{i,j})$ recueillies sur les coupes transversales des 18 individus j non pris en compte pour l'élaboration de la formule de rétrocalcul. Les valeurs des tailles $\underline{LF}_{i,j}$ calculées par le modèle à partir d'une procédure itérative ont été comparées aux tailles respectives observées.

Différentes erreurs affectent la qualité de l'estimation de la taille :

- erreur relevant de l'estimation des paramètres a et b,
- erreur associée à la pente et à l'ordonnée à l'origine des droites de régression.

Pour un individu donné, l'amplitude des écarts entre la taille observée et les tailles calculées pour les différents angles de l'axe de lecture résulte de la qualité des estimations des paramètres \underline{a} et \underline{b} de l'ellipse caractérisant le plan de la coupe transversale de son otolithe. Les erreurs relatives moyennes associées aux estimations des \underline{a} et \underline{b} sont inférieures à 5% et les valeurs maximales s'élèvent respectivement à 3,2% et 6,3%. L'écart moyen entre les tailles observées et calculées est révélateur des variations inter individus de la forme de l'ellipse (allométrie de croissance de l'otolithe) et est fonction de la qualité de la prédiction des valeurs des \underline{a} et \underline{b} à partir des modèles $\underline{a} = f_a(LF)$ et $\underline{b} = f_b(LF)$. Ainsi, pour les trois individus de taille $LF = 50$ cm, 58 cm et 67 cm (figure 3 a), les valeurs élevées de l'écart moyen sont associées à des erreurs relatives des \underline{a} et \underline{b} respectivement comprises entre 4% et 10%, et entre 1% et 4%.

Les écarts entre les variables taille observée et taille calculée varient entre -10,1 cm et +10,4 cm (à cette dernière valeur correspond une valeur maximale de l'erreur relative de 18%), soit un intervalle des valeurs des écarts normés (écarts centrés réduits) respectivement compris entre -2,2 et +2,6 (figure 3 a, b).

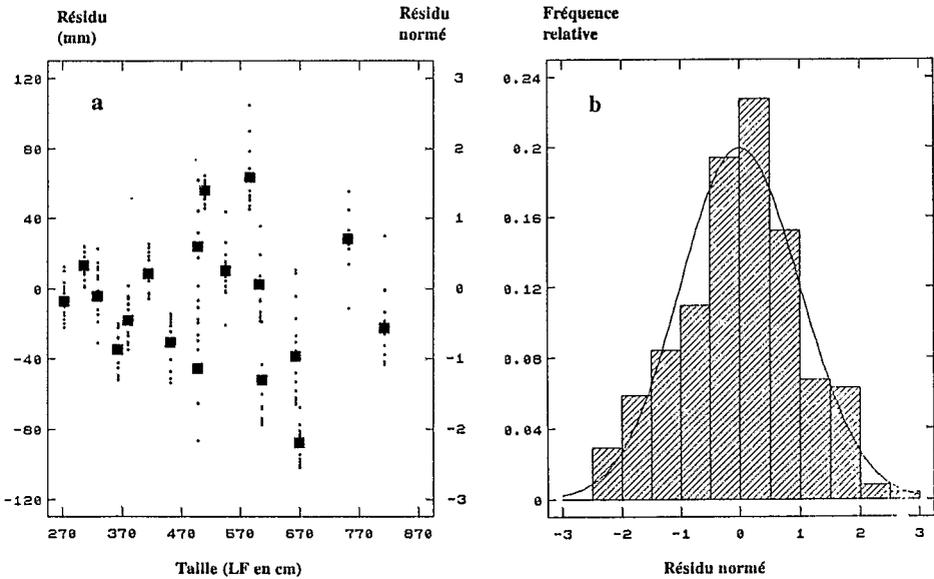


Figure 3. Qualité du modèle de rétrocalcul. a: Représentation des résidus (mm), des résidus moyens et des résidus normés en fonction de la taille du poisson (LF en cm). b : Distribution de fréquence des résidus normés.

RETROCALCUL DES TAILLES ASSOCIEES AUX ANNULI

Les tailles LF_k associées aux annuli k caractérisés par les couples (r_k, α_k) ont été rétrocalculées à partir de l'équation (7). Etant donné la difficulté de discrimination des derniers annuli sur les coupes (même après coloration ou utilisation d'un éclaircissant), nos observations ont considéré un nombre maximum de 8 annuli.

Les résultats du rétrocalcul des tailles pour 40 individus extraits de l'échantillon (Chauvelon, 1990) sont résumés sur la figure 4.

En émettant l'hypothèse de la formation de 2 annuli par an au delà de l'âge de 2 ans, on constate que la clé annuli - taille obtenue est proche de la relation taille - âge calculée (modèle de von Bertalanffy) par Bach (données non publiées) suite à une analyse de distributions de fréquence de tailles. Cette formation de 2 stries par an au delà de l'âge de 2 ans pourrait être mise en relation avec la biologie de la reproduction de l'espèce. En effet, Lablache et Carrara (1988) étudiant les variations du pourcentage de femelles mûres dans les captures de *Lutjanus sebae* émettent l'hypothèse de deux saisons de ponte pour l'espèce aux Seychelles. L'information non disponible relative à l'âge (ou la taille) de première reproduction nous permettrait de mieux confirmer ou infirmer cette hypothèse.

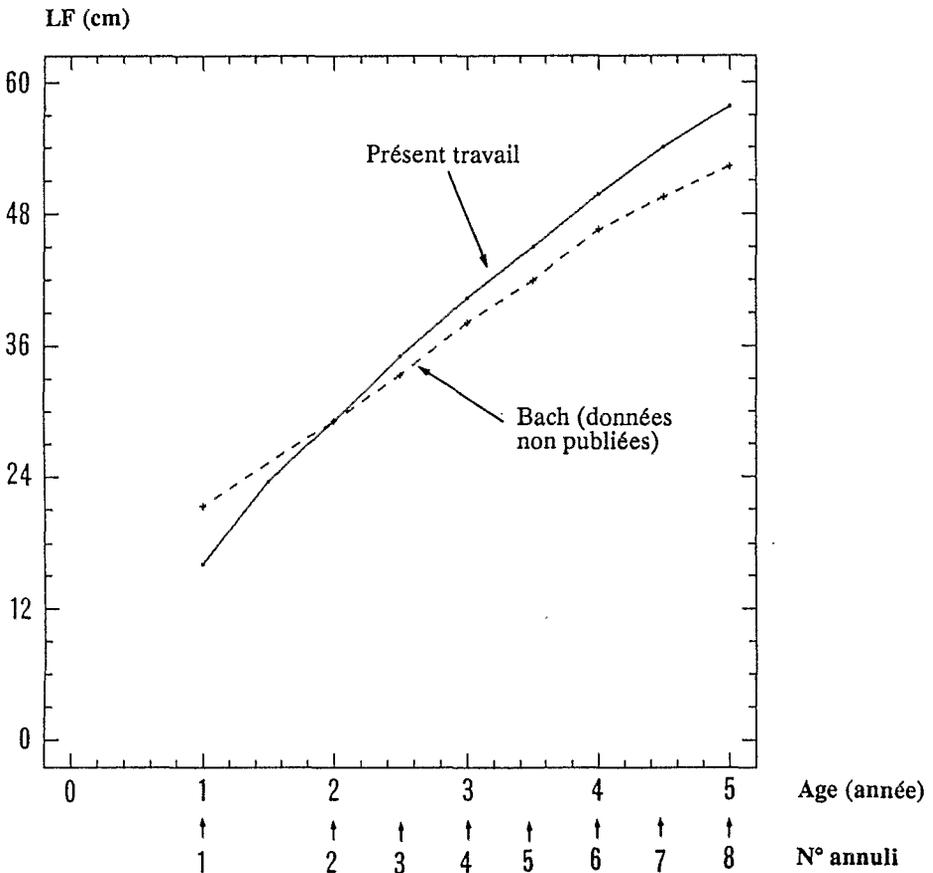


Figure 4. Comparaison de la clé annuli - taille issue du rétrocalcul avec la relation âge - taille calculée (modèle de von Bertalanffy) par Bach (données non publiées).

DISCUSSION - CONCLUSION

Dans le cadre plus général des méthodes de rétrocalcul, l'approche elliptique relève des méthodes régressives de rétrocalcul "regression methods of back-calculation" (Francis, 1990).

L'intérêt d'une telle approche réside en particulier dans la possibilité de sa généralisation (1) et dans l'élimination de la contrainte de standardisation de l'axe de lecture (2).

(1) Il semble que la modélisation elliptique du plan de la coupe transversale de l'otolithe puisse être applicable à un grand nombre d'espèces de poissons.

(2) De nombreuses espèces (en particulier les espèces tropicales) présentent sur les otolithes des annuli peu visibles et discontinus même après coloration. Leurs mesures ne peuvent être effectuées que sur des axes de direction variable.

Dans un exemple d'application très sommaire au cas de *Lutjanus sebae* aux Seychelles, nous avons proposé une clé annuli-taille. En supposant la formation de 2 annuli par an en relation avec la biologie de la reproduction de l'espèce, on note une adéquation entre cette clé et la relation âge-taille observée.

Néanmoins, les éventuels problèmes de biais liés à la modélisation devront être clairement identifiés (des travaux plus détaillés sur ce sujet sont en cours).

Dans certain cas, cette approche ne pourra être envisagée que pour certains groupes d'âge de la population étudiée. En effet, les allométries de croissance des pièces osseuses deviennent généralement plus fréquentes lorsque l'âge augmente et il n'est pas improbable que les relations entre les paramètres a et b de l'ellipse et la taille observée diffèrent selon les groupes d'âge considérés.

L'estimation des tailles rétrocalculées est réalisée à partir de modèles imbriqués et interconnectés. Plusieurs sources d'erreurs ont été identifiées, elles occasionnent des erreurs relatives sur les tailles calculées pouvant atteindre 18%.

Il est nécessaire qu'une réflexion concernant les conséquences statistiques de notre démarche soit envisagée afin que les paramètres de dispersion des variables estimées puissent être évalués. A ce jour, les discussions entreprises dans ce sens montrent que cette question intéresserait nos collègues biométriciens.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée au moyen de crédits de la convention de financement n°309/C/DPL/87 signée entre l'ORSTOM et la République des Seychelles.

Nous remercions J.C. Le Guen et F. Laloe pour leurs précieux commentaires.

REFERENCES

- APPELGET J., SMITH L., 1950. The determination of age and rate of growth from vertebrae of the channel catfish, *Ictalurus lacustris punctatus*. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 80 : 119-139.
- CHAUVELON P., 1990. Lecture assistée par ordinateur en otolithométrie. Application à l'étude de l'âge de *Lutjanus sebae* (Cuvier, 1828) aux Seychelles. *DEA Université Aix-Marseille II* : 44 p. + ann.

- FRANCIS R.I.C.C., 1990. Back-calculation of fish length : a critical review. *J. Fish Biol.*, 36 : 883-902.
- FRY F.E.J., 1943. A method for the calculation of the growth of fishes from scale measurement. *Publ. Ont. Fish. Res. Lab.*, 61 : 5-18.
- GUTREUTER S., 1987. Considerations for estimation and interpretation of annual growth rates. In : *Age and Growth of Fish* (Summerfelt R.C. & Hall G.E., eds.). Ames, IA : Iowa State University Press : 241-251.
- HILE R., 1941. Age and growth of the rock bass, *Ambloplites rupestris* (Rafinesque), in Nebish lake, Wisconsin. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 78 : 156-162.
- JONES R., 1958. Lee's phenomenon of "apparent change in growth-rate" with particular reference to haddock and plaice. *Spec. Publ. int. Commn NW Atlant. Fish.*, 1 : 229-242.
- LABLACHE G., CARRARA G., 1988. Population dynamics of red snapper, *Lutjanus sebae*, with notes on the demersal fishery on the Mahe plateau (Seychelles). *FAO Fish. Rep.*, 389 : 171-192.
- LEA E., 1910. On the methods used in the herring investigations. *Publ. Circonst. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 53 : 175 p.
- LE CREN E.D., 1947. The determination of the age and growth of the perch (*Perca fluviatilis*) from the opercular bone. *J. Anim. Ecol.*, 16 : 188-204.
- LEE R.M., 1920. A review of the methods of age and growth determination in fishes by means of scales. *Fishery Invest. Lond.*, Ser. 2, 4(2) : 32 p.
- WHITNEY R.R., CARLANDER K.D., 1956.-Interpretation of body-scale regression for computing body length of fish. *J. Wildl. Mgmt*, 20 : 21-27.