

**ETUDE SCALIMETRIQUE
DE LA TRUITE COMMUNE
A KERGUELEN, TAAF.
PRINCIPALES DIFFICULTES ET VALIDATION**

Edward BEALL¹, Patrick DAVAINÉ¹, Didier BAZIN¹

RESUME

La scalimétrie est un outil performant au service du biologiste, mais qui doit être évalué critiquement dans chaque situation nouvelle. Les difficultés rencontrées dans l'étude d'une population de truites communes acclimatées dans les Iles Kerguelen sont présentées avec les procédures de validation utilisées pour déterminer l'importance des erreurs de détermination d'âge.

SCALE STUDY OF BROWN TROUT IN THE KERGUELEN ISLANDS. MAIN PROBLEMS AND VALIDATION

ABSTRACT

The analysis of salmonid scales gives information on age, longevity, age and frequency of reproduction, survival and growth rates, changes of environment. However, the value of results depends on the correct appraisal of the study method, which is based upon the objective definition of periodic structures and the verification of their annual formation. Restrictions upon periodicity are then determined (missing or supernumerary rings) and validation can be undertaken. Analysis of spawning marks requires a specific validation. Examples of the method are given for a population of brown trout acclimatized in the Kerguelen Island, South Indian Ocean.

¹ INRA, Station d'Hydrobiologie, BP 3, 64310 SAINT-PEE-SUR-NIVELLE

INTRODUCTION

La connaissance des paramètres du cycle vital est à la base de toute recherche en dynamique des populations de poissons. Elle dépend d'une bonne évaluation des âges et de la croissance. L'étude des âges en particulier permet la détermination de la structure des stocks, des taux de mortalité, de la longévité, des stratégies de reproduction (âge et fréquence des reproductions) et de croissance (changements de milieu, migration trophique). De nombreuses méthodes de détermination des âges existent, mais dans la zone tempérée où les variations cycliques de la croissance sont observées en relation avec des saisons bien tranchées, la scalimétrie est considérée comme l'un des outils les plus performants au service du biologiste pour l'étude de nombreux groupes de poissons, en particulier les salmonidés. Cependant, même si la méthode est pratiquée depuis longtemps (Hoffbauer, 1898), les écailles ne sont pas toujours faciles à interpréter en raison de la grande variabilité dans les modalités de leur croissance en liaison avec les caractéristiques de l'environnement ou de la population étudiée. En conséquence, l'utilisation de cette méthode doit être évaluée critiqueusement dans chaque situation nouvelle. Beamish et McFarlane (1983), dans une étude statistique portant sur 500 publications traitant de la démographie des poissons, constatent que seulement 6 % des travaux apportent une validation correcte. Nous présentons ici quelques unes des difficultés rencontrées et les procédures de validation utilisées lors d'une étude entreprise sur une population de truite commune, *Salmo trutta* L., acclimatée à Kerguelen, îles du domaine subantarctique dans l'Océan Indien Austral (pour une description du milieu et des populations étudiées, voir Beall et Davaine, 1988). En raison du manque de références pour cette zone géographique originale, nous avons procédé à une analyse détaillée des caractéristiques scalaires de cette population. La première étape a été de définir objectivement les critères permettant d'identifier les marques annuelles. Ensuite, nous avons cherché à identifier les sources d'erreur sur les déterminations d'âge, puis à valider les résultats obtenus.

Figure 1.



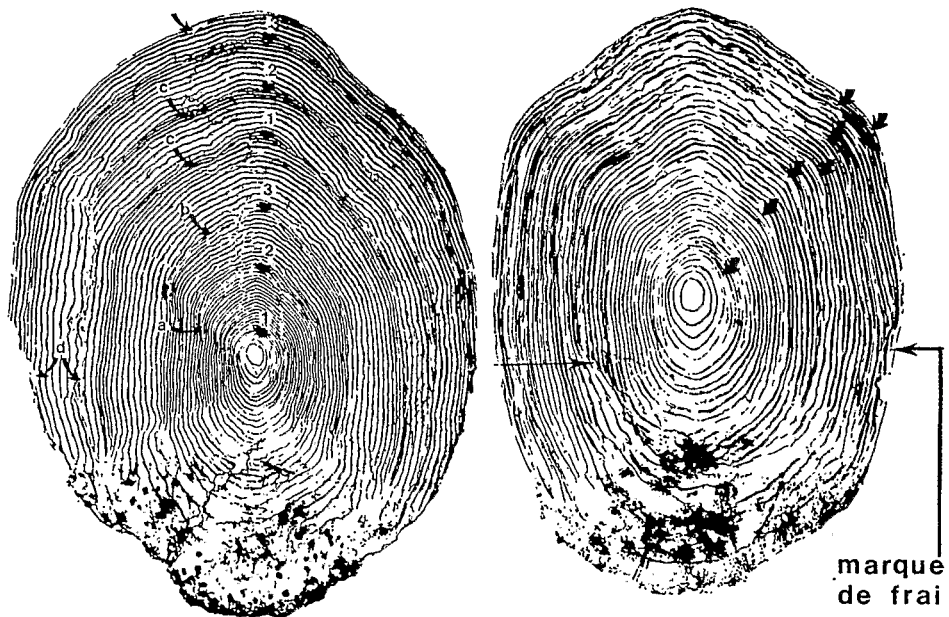
→
 Ecailles de truites de différentes origines montrant différents types de structures périodiques (annuli).

a : truite de mer de la rivière du Château, Kerguelen, 62 cm, âge 3.4. Les annuli sont reconnaissables par le resserrement (c), mais aussi par le recoupement (a) ou la discontinuité (b) de certains circuli ; d : marque de frai.

b : truite sédentaire de la rivière Norvégienne, Kerguelen, 26,5 cm, âge 7+. Les annuli sont faiblement marqués, identifiables par le recoupement, la discontinuité et les marques de frai.

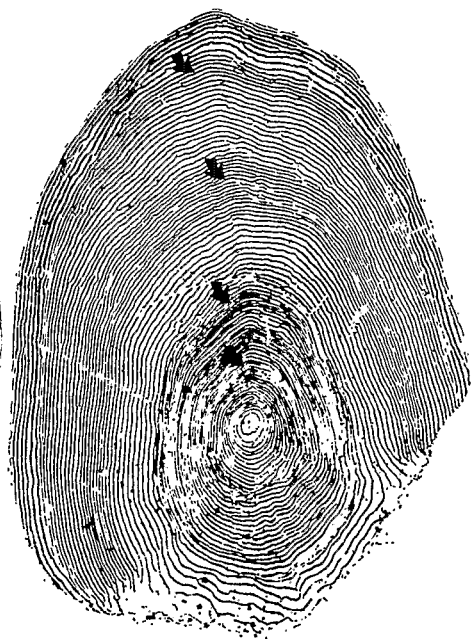
c : truite de mer de la rivière du Château, Kerguelen, 67 cm, âge 4.4+. Les annuli au cours de la phase marine sont bien marqués, mais très étroits et indiquent un hivernage en eau douce.

d : truite de mer de la Garonne, 61 cm, âge 2.2+, 2 hivers passés en mer. Les annuli sont indiqués par de larges bandes de circuli resserrés.



A

B



C

D

IDENTIFICATION DES STRUCTURES PERIODIQUES

Chez les poissons osseux et en particulier les salmonidés, les périodes d'alimentation intensive sont enregistrées sur les écailles par des zones où les stries de croissance (circuli) sont largement espacées. Dans la zone tempérée, l'activité des poissons est élevée en été et se ralentit ou s'arrête en hiver. Des marques annuelles (annuli) sont ainsi formées par l'alternance des bandes de stries de croissance largement espacées ou resserrées.

CRITERES D'IDENTIFICATION

Chez les truites de Kerguelen, annuli ou marques d'arrêt de croissance sont identifiés par un ou plusieurs critères concernant la structure et l'apparence des circuli : recoupement, discontinuité, resserrement (Beall et Davaine, 1988). En règle générale, la bande d'arrêt de croissance est très étroite et formée de quelques circuli discontinus, recoupés par les premiers circuli de la nouvelle croissance (figure 1a,b). Le resserrement des circuli chez les truites de mer de Kerguelen (figure 1a,c) n'est pas aussi marqué que chez les truites de mer européennes (figure 1d). Chez les poissons âgés, des anneaux difficiles à déterminer peuvent être précisément situés grâce à la marque de frai caractéristique (figure 1b).

PERIODICITE

Le moment et la périodicité de formation des annuli ont été établi par comptage des nombres de circuli après le dernier anneau visible sur la marge des écailles échantillonnées régulièrement au cours de l'année (figure 2). Une distribution bimodale des nombres de circuli apparaît en octobre-novembre, ce qui indique la formation d'un nouvel anneau à cette époque. Ainsi, dans les conditions de Kerguelen, les anneaux se forment généralement une fois par an, à la même époque de l'année.

DETERMINATION DES AGES

Les déterminations d'âge sont effectuées sur la base des critères définis ci-dessus. Nous avons cherché à évaluer la précision de ces déterminations en comparant les lectures effectuées par plusieurs personnes entre elles et à différentes époques, sur des échantillons de truites migratrices d'âge inconnu. Les lectures sont comparées par le pourcentage d'accord (Godfrey et al., 1968) et l'indice d'erreur moyenne de Beamish et Fournier (1981). Le tableau 1 indique que d'une part les lectures sont reproductibles dans le temps, d'autre part les erreurs sont plus importantes pour la phase rivière, et enfin elles tendent à augmenter avec l'âge.

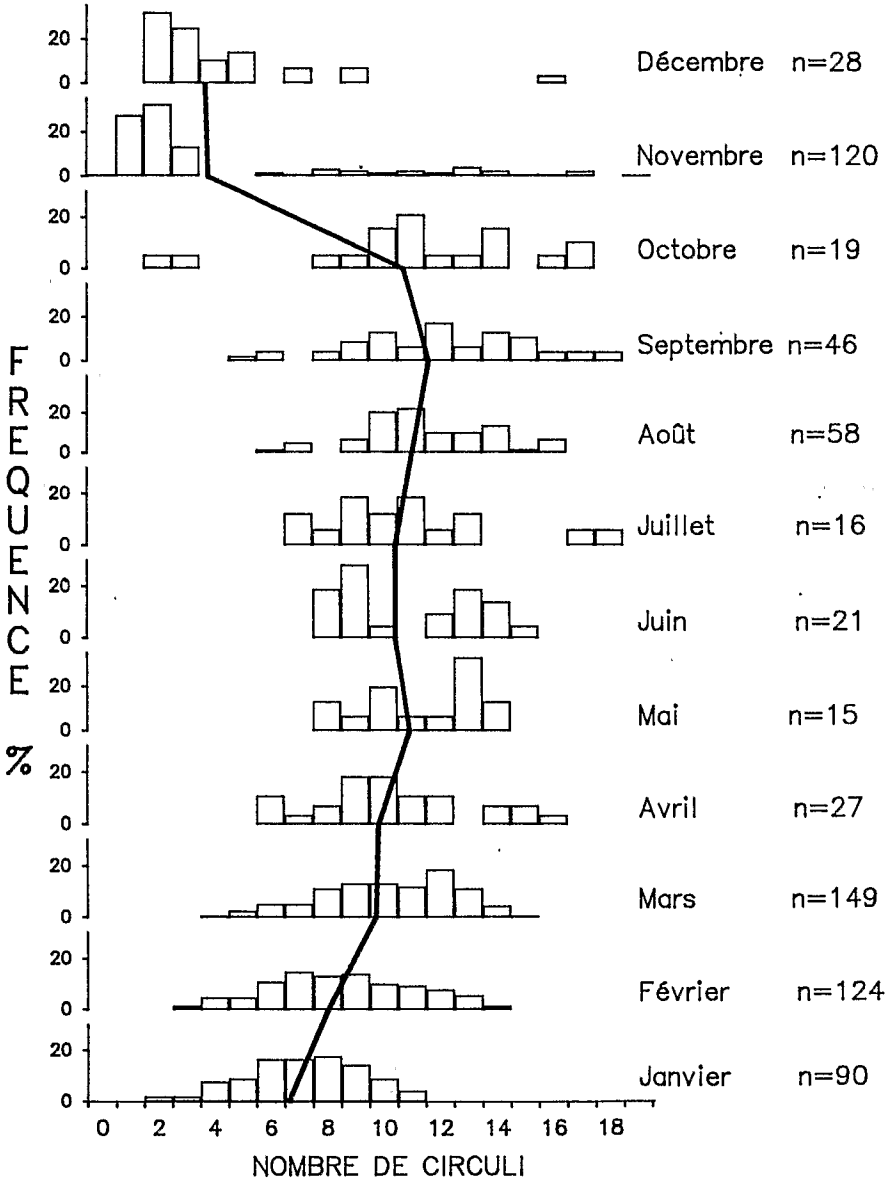


Figure 2. Evolution mensuelle des nombres de circuli visibles après le dernier annulus et des moyennes sur un échantillon de truites sédentaires de différents âges (1 à 4 anneaux) capturées dans la rivière Norvégienne (Kerguelen) entre 1972 et 1978.

IDENTIFICATION DES SOURCES D'ERREURS ET VALIDATION

Les erreurs de détermination d'âge proviennent d'une périodicité non annuelle de la formation des anneaux, due soit à leur absence soit à la présence de faux anneaux.

ANNEAUX MANQUANTS

- **Première année.** En raison des basses températures, de la courte saison de croissance et de la période tardive d'émergence des alevins à Kerguelen (Beall et Davaine, 1988), la possibilité de la non formation de l'anneau en première année a été examinée par le comptage des circuli au premier et deuxième anneaux visibles et en comparant les distributions ainsi obtenues à celles de truites d'âge connu (figure 3). Le marquage par ablation de nageoire des truites de la Rivière Norvégienne, identifiées avec certitude comme des alevins 0+, en raison de leur petite taille (2,5 à 3 cm) et de la date de capture peu après l'émergence, a permis de suivre différentes cohortes sur plusieurs années. Les truitelles recapturées à 1+ ont servi de référence pour établir la figure 3. La distribution correspondant au premier anneau visible est bimodale, ce qui suggère la présence de groupes d'âge différents. La partie gauche de cette distribution correspond à celle des truites d'âge connu. Cela signifie que les individus dans la partie droite de cette distribution n'ont pas formé le premier anneau.

Tableau 1. Précision des déterminations d'âge sur un échantillon d'écaillés de 245 truites de mer d'âge inconnu, lues 2 fois à 1 an d'intervalle par 4 lecteurs différents. A : reproductibilité des lectures (% d'accord) ; B : indice d'erreur moyenne (IE_{mj} , %) en fonction du lecteur et du milieu ; C : indice d'erreur moyenne (IE_{mj} , %) en fonction de l'âge et du milieu.

A

lecteur	1	2	3	4	moyenne
vie en rivière	90,6	91,0	92,2	86,1	90,0
vie en mer	95,1	95,5	93,9	94,3	94,7

B

lecteur	1	2	3	4	moyenne
vie en rivière	2,01	1,66	1,48	2,87	2,01
vie en mer	0,81	0,70	1,07	1,05	0,91

C

Age en rivière	2	3	4	5		
IE_{mj}	2,38	2,65	7,99	5,83		
Age en mer	1	2	3	4	5	6
IE_{mj}	0,71	1,52	1,68	1,95	2,50	4,86
						7
						4,76

- **Marques de frai.** Les marques de frai peuvent complètement éroder la marge de l'écaille et effacer un ou plusieurs anneaux périphériques. La détermination de leur présence à la périphérie des écaillés a été comparée avec la possibilité effective de reproduction déterminée par l'analyse des gonades de poissons capturés (tableau 2). Ces résultats indiquent que les marques de frai sont bien visibles sur les écaillés de truites de mer, lorsque la reproduction a eu lieu.

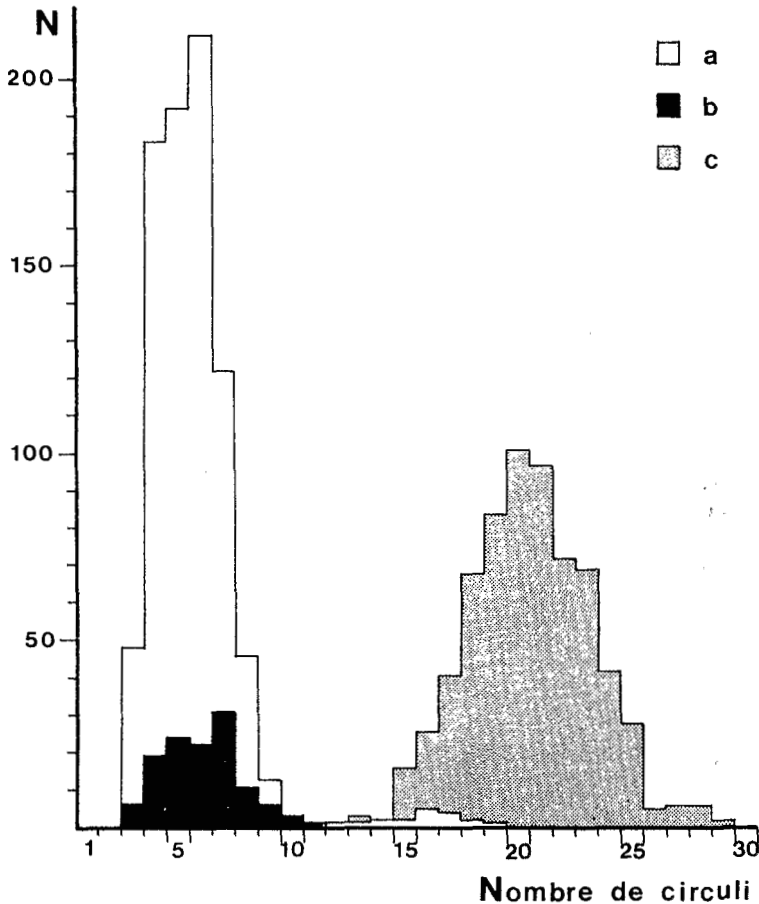


Figure 3. Distributions des nombres totaux de circuli au premier (a) et au deuxième (c) anneaux visibles pour 840 truites présentant au moins un anneau, et du nombre de circuli à 1 an (b) pour 123 truites d'âge connu (1+). Rivière Norvégienne, Kerguelen.

Les distributions du nombre de circuli au premier annulus ont permis d'établir que, pour cette population, seulement 3 % des individus ne forment pas le premier anneau. Pour une autre population située dans une zone plus froide de l'île, 40 à 50 % des individus ne marquent pas l'annulus du premier hiver.

- **Fin de croissance.** Les erreurs ont tendance à augmenter avec l'âge (tableau 1). Une estimation de l'importance de ces erreurs a été obtenue grâce au marquage-recapture de truites appartenant aux fractions sédentaire et migratrice des rivières du Château et Norvégienne. La figure 4 montre qu'il y a une bonne corrélation entre l'âge lu et l'âge réel pour les deux échantillons, mais les pentes et les ordonnées à l'origine sont différentes de 1 et de 0, ce qui indique un biais significatif. Pour les

truites de mer, l'âge tend à être sous-estimé d'un an à partir de 7 ans (37,5% des individus). Chez les truites sédentaires, les erreurs sont plus importantes, avec une tendance plus forte à la sous-estimation d'un ou deux ans dès le 5^{ème} anneau (46,3% des poissons de 5 ans ou plus).

Tableau 2. Concordance entre les déterminations de marque de frai périphérique sur les écailles et la possibilité de reproduction effective, d'après l'examen des gonades de truites capturées en hiver dans la Rivière du Château, Kerguelen.

Sexe	Effectif	Détermination exacte (%)	Marque de frai manquante (%)	Marque de frai non justifié (%)
Mâles	134	85	13	2
Femelles	222	97	2	1
Total	356	92,5	6	1,5

ANNEAUX SURNUMERAIRES

Des anneaux non justifiés comme marques annuelles sont également une source d'erreurs, mais seulement chez les truites sédentaires (figure 4) d'âge intermédiaire (3 à 5 ans). Cette source d'erreurs est relativement peu importante (3,6% des individus d'âge inférieur ou égal à 5 ans). Chez les truites de mer et les poissons jeunes, il y a peu d'erreurs car les annuli sont bien séparés et les faux anneaux plus faciles à identifier.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les structures périodiques des truites de Kerguelen sont caractérisées par des annuli bien marqués et plutôt étroits à la différence de la plupart des populations de truites européennes. Cette situation est représentative de poissons soumis à des conditions hivernales rigoureuses (cas des Iles Kerguelen situées dans la zone subantarctique, populations des régions septentrionales) ou des migrateurs entrant en eau douce pour hiverner ou pour frayer. L'étude de la formation des circuli montre que l'annulus apparaît au printemps après la reprise de croissance, comme dans la zone tempérée (Chugunova, 1963) et non durant le long arrêt de croissance hivernal.

Les sources d'erreurs sont principalement liées aux conditions climatiques rigoureuses. Ainsi, dans les ruisseaux de montagne ou les cours d'eau des latitudes nordiques, les jeunes de l'année sortent tardivement des graviers, en raison de la longue durée de la période d'incubation causée par les basses températures hivernales.

Dans ces conditions, la première saison de croissance est très brève et les juvéniles arrivent à la fin de cette période avec une taille trop petite pour que les écailles ne soient déjà formées (Cooper, 1951).

En conséquence, l'anneau du premier hiver peut ne pas être marqué, ce qui conduit à une sous-estimation de l'âge. De même, la croissance se ralentit chez les poissons en raison du vieillissement et/ou de capacités trophiques limitées de l'environnement, ce qui est le cas à Kerguelen en eau douce, mais non dans le milieu marin. La croissance scalaire diminue elle aussi et rend difficile la séparation et l'identification des anneaux (tableau 1 et figure 1b).

Le ralentissement conduit donc à une sous-estimation de l'âge, qui est la source d'erreur la plus importante. En ce qui concerne les faux anneaux, ils apparaissent sur les écailles en raison de variations non périodiques de la croissance (Chugunova, 1963), conséquences d'accidents climatiques tels que baisses de température ou dystrophies estivales (Hofstede, 1974), de maladies, attaques parasitaires ou blessures (Van Oosten, 1957), de changement d'environnement (Bilton, 1974) ou du stress subi pendant la capture, le marquage et différentes manipulations (Ottaway et Simkiss, 1977). Dans les conditions de Kerguelen, ils ne sont pas une source d'erreur significative.

Une amélioration des déterminations d'âge est apportée par la comparaison des résultats de plusieurs lecteurs. Le degré de confiance que l'on peut accorder aux résultats est indiqué par le pourcentage d'accord entre plusieurs lecteurs (tableau 1, Godfrey et al., 1968 ; Beamish et Fournier, 1981). Ces résultats indiquent que les anneaux sont nets et donc faciles à lire, et/ou que les lecteurs sont cohérents entre eux et utilisent des critères pertinents. Sych (1967) estime qu'une triple lecture des mêmes écailles de truites de mer élimine pratiquement toutes les erreurs. Les méthodes ci-dessus ne permettent qu'une validation **relative** : elles indiquent la **précision** des déterminations. Mais seule une validation **absolue**, directe ou indirecte, donne une mesure de la **justesse** des déterminations (Beamish et McFarlane, 1983).

La méthode indirecte la plus simple utilise les données de fréquence des tailles pour laquelle il existe de nombreuses améliorations (Daget et Le Guen, 1975 ; Ombredane, 1988). Le nombre de modes de l'histogramme des fréquences de taille doit être en accord avec le nombre d'anneaux lus sur les écailles.

Cependant, cette approche n'est valable que pour les jeunes groupes car les individus plus âgés présentent une très grande variabilité des tailles à un âge donné (Beall et Davaine, 1988). L'évolution mensuelle de la structure marginale de l'écaille, qui indique le moment de formation de l'anneau et sa périodicité, est également une méthode de validation indirecte (figure 2), si elle est effectuée sur tous les groupes d'âge. Dans la pratique, la validation est rarement obtenue en raison d'une part du nombre important d'échantillons nécessaires et d'autre part de la difficulté de lecture sur les vieux poissons (figure 1b).

Une validation absolue directe est apportée par marquage et recapture (Ricker, 1975). A la recapture, le nombre de marques sur les écailles doit être en accord avec le temps passé entre les captures ou avec l'âge connu du poisson. Chez les truites de Kerguelen, la seule source d'erreur importante est la sous-estimation de l'âge des vieux poissons. Cependant, les erreurs de détermination d'âge auraient peu d'incidence sur, par exemple, les calculs de production, car les vieux poissons sont peu nombreux et leur taille diffèrent peu d'un groupe d'âge à l'autre. Ricker (1969) estime que les erreurs de détermination d'âge doivent être vraiment grossières pour introduire un biais significatif dans les estimations de croissance. Une approche superficielle de la scalimétrie peut donner des résultats biaisés si les sources d'erreur potentielles ne sont pas prises en compte, particulièrement chez les poissons jeunes. Seule une étude détaillée et quelques connaissances préliminaires de la population considérée et de son environnement permettent une bonne interprétation des données. Cependant, l'analyse scalimétrique et les procédures de validation demandent du temps (collecte de nombreux échantillons d'écailles sur une ou plusieurs années, recapture des poissons marqués). Aussi, l'investissement dans la scalimétrie pour les études de dynamique de

population est le plus utile et le mieux valorisé dans le cadre d'investigations à long terme. Une fois la méthode validée et les sources d'erreur identifiées, les écailles procurent des informations précieuses et précises sur l'âge, la croissance, le comportement migratoire ou reproducteur des poissons.

REFERENCES

- BEALL E., DAVAINÉ P., 1988. Analyse scalimétrique de la truite de mer (*Salmo trutta* L.) : formation des anneaux et critères d'identification chez les individus sédentaires et migrateurs d'une même population acclimatée aux îles Kerguelen (TAAF). *Aquat. Liv. Resour.*, 1 : 3-16.
- BEAMISH R.J., FOURNIER D.A., 1981. A method for comparing the precision of a set of age determination. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38 : 982-983.
- BEAMISH R.J., McFARLANE G.A., 1983.- The forgotten requirement for age validation in Fisheries biology. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 112 : 735-743.
- BILTON H.T., 1974. Effects of starvation and feeding on circulus formation on scales of young sockeye salmon of four racial origins and of one race of young kokanee, coho and chinook salmon. In : Ageing of fish (Bagenal T.B., ed). London, Unwin Bros. Ltd : 40-70.
- CHUGUNOVA N.I., 1963. Age and growth studies in fish. *Israel Program for Scientific Translation, Nat. Sci. Found.*, Washington : 132 p.
- COOPER E.L., 1951. Validation of the use of scales of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, for age determination. *Copeia*, 2 : 141-148.
- DAGET J., LE GUEN J.C., 1975. Les critères d'âge chez les Poissons. In : Problèmes d'Ecologie : la démographie des populations de Vertébrés (Lamotte M. et F. Bourlière, eds). Masson, Paris : 253-289.
- GODFREY H., WORLUND D.D., BILTON H.T., 1968. Tests on the accuracy of ageing chinook salmon (*O. tshawytscha*) from their scales. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 25 : 1971-1982.
- HOFFBAUER A.E., 1898. Die Alterbestimmung des Karpfen an Seiner Schuppe. *Allgem. Fischerei Zeitg. Jahrg.*, 23 : 341-343.
- HOFSTEDÉ A.E., 1974. Studies on growth, ageing and back-calculation of roach, *Rutilus rutilus* (L.) and dace, *Leuciscus leuciscus* (L.). In : Ageing of fish (Bagenal T.B., ed). London, Unwin Bros Ltd : 137-147.
- OMBREDANE D., 1988. Méthodes graphiques de détermination statistique de l'âge chez les poissons. *Bull. Scient. Tech.*, n°23, Département d'Hydrobiologie, INRA : 43 p.
- OTTAWAY E.M., SIMKISS K., 1977. A method for assessing factors influencing "false check" formation in fish scales. *J. Fish Biol.*, 11 : 681-687.

- RICKER W.E., 1969. Effects of size-selectivity mortality and sampling bias on estimates of growth, mortality, production and yield. *J. Fish Res. Bd Can.*, 26 : 479-541.
- RICKER W.E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish Res. Bd Can.*, 191 : 390 p.
- SYCH R., 1967. Confidence estimation of a fish age determination from scales as exemplified by sea-trout (*Salmo trutta* L.). *Roczn. Nauk. Roln.*, H 90 (2) : 281-303.
- VAN OOSTEN J., 1957. The skin and scales. *In* : The Physiology of fishes. 1-Metabolism (Brown M.E., ed). *Academic Press Inc*, New York : 207-244.