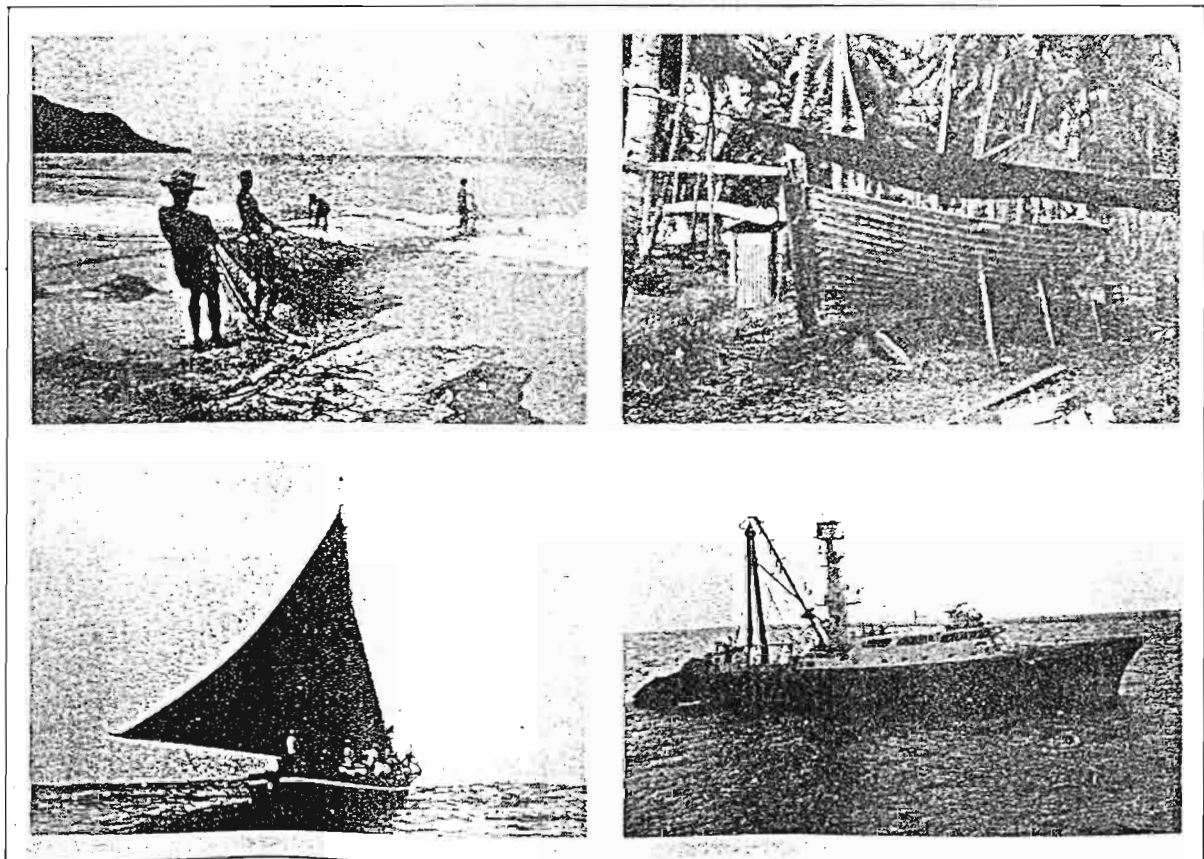


SEYCHELLES FISHING AUTHORITY

TECHNICAL REPORT

Relation entre la densité des microstries et le rayon de l'otolithe
compatible avec le modèle de von Bertalanffy :
application à *Lutjanus sebae* (Cuvier, 1828) aux Seychelles.



P.O. Box 449 — Fishing Port — Mahé — Seychelles
Phone 224597/224721 — Telex 2284 SFA SZ

**Relation entre la densité des microstries et le rayon de l'otolithe
compatible avec le modèle de von Bertalanffy :
application à *Lutjanus sebae* (Cuvier, 1828) aux Seychelles.**

par

Pascal BACH *

et

Philippe CHAUVELON **

* Antenne ORSTOM auprès de la SFA, VICTORIA, SEYCHELLES
Adresse actuelle : Centre ORSTOM de Tahiti, BP 529, TAHITI, POLYNESIE FRANÇAISE

** Station biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13 200 ARLES, FRANCE

ABSTRACT

Daily growth increments (DGI) density - otolith radius relationship according to the von Bertalanffy's growth model: application to *Lutjanus sebae* (Cuvier, 1828) in Seychelles.

Often, age determination of fishes is conducted from several parts (scales and otoliths for teleost fishes, vertebrae, spine, opercular bones,) displaying seasonal marks (annuli) associated with growth checks, which can be used for the estimation of individual age. Since Panella's (1971, 1974) discovery of the daily growth increments (DGI) in the teleost otoliths, age determination with DGI method has been used more and more on larval stages of both temperate and tropical species and juvenile and adult individuals of, principally, snapper and grouper species.

The age study of fishes using DGI observations is made from:

- 1- either the exhaustive determination of increments,
- 2- or the calculation of daily growth increments density for different otolith zones between the nucleus and the margin edge of otolith, the width of increments being presumed constant for each zone.

To apply the first method, increments may be readable individually from the nucleus to the margin edge of otolith. This is a very time consuming operation. It can cause miscalculation of increments and errors of the age estimation.

The second method, called "DGI density method" is based on the decrease of the increment width in relation to the slowing down of the growth phenomena. The more used approach according to this method consists in the search of a relationship between the DGI density and the otolith radius. The fish age for an otolith radius R_T is obtained with the numerical integration of this relationship.

At the moment, relationships that were proposed in the literature were algebraically inconsistent with fish growth according to the von Bertalanffy's model. In this work, we propose an expression, algebraically consistent with the von Bertalanffy's model.

Simple mathematical expressions of the two parameters L_∞ and K are obtained if the relation between the fish length and the otolith radius is linear:

$$DMJ(R) = (1/K) \cdot a / (L_\infty - a \cdot R - b)$$

where

$DMJ(R)$ = DGI density for an otolith radius R ,

K and L_∞ = parameters of the von Bertalanffy's growth model,

a and b = parameters of the fish length - otolith radius relationship.

Age determination and growth modelling using this method have been studied for *Lutjanus sebae* in Seychelles. Otolith data (radius, width of DGI zone, number of increments) have been collected with software for assisted acquisition of sclerochronological data developed on an image analysis station.

The results of the parametrization of the DMJ(R) equation are:

$$DMJ(R) = 11.18 / (0.708 - 0.119.R)$$

Values of the parameters of the von Bertalanffy's model are:

$$K = 0.485 \text{ an}^{-1}$$

$$L_{\infty} = 54.4 \text{ cm}$$

$$t_0 = 0.043 \text{ an}$$

The acceptance limits of this model are 1.5 and 3 years. In this interval, length at age calculated are in concordance with those obtained by Mac Pherson and al. (1985) and Lablache and Carrara (1985).

Key-words : Otolith, daily growth increments density, *Lutjanus sebae*, age, growth.

RESUME

Relation entre la densité des microstries et le rayon de l'otolithe compatible avec le modèle de von Bertalanffy : application à *Lutjanus sebae* (Cuvier, 1828) aux Seychelles.

L'estimation de l'âge des poissons peut être réalisée à partir de la mesure de la densité des microstries supposées journalières de l'otolithe. La méthode consiste en une intégration numérique de la fonction reliant le taux de croissance de l'otolithe et le rayon de l'otolithe.

Les fonctions jusqu'alors proposées sont algébriquement incompatibles avec une croissance en taille du poisson décrite par un modèle de von Bertalanffy. Celle présentée dans ce travail est compatible avec un schéma de croissance de type von Bertalanffy. La solution analytique de l'intégration de cette fonction conduit à une expression mathématique simple des deux paramètres K et L_{∞} lorsque la relation entre la taille du poisson et le rayon de l'otolithe est linéaire.

Mots-clés : Otolithe, densité des microstries, *Lutjanus sebae*, âge, croissance

INTRODUCTION

Pour Beamish et McFarlane (1987), "the most important advancement in age-determination studies from 1970 until the present has been the discovery of daily growth rings". En effet, depuis la mise en évidence des structures élémentaires journalières de l'otolithe (Pannella, 1971, 1974), cette pièce dure de l'oreille interne des poissons téléostéens est devenue un matériel biologique de choix pour la détermination de l'âge des espèces de poissons en particulier en milieu tropical.

L'observation de ces microstries supposées journalières a contribué à l'estimation de l'âge de nombreuses populations de poissons (Le Guen, 1976 ; Ralston, 1976, 1985 ; Ralston et Miyamoto, 1983 ; Brouard *et al.*, 1983 ; Radtke, 1987 ; Baillon, 1988 ; Moralès-Nin, 1988 ; Caillart et Morize, 1989 ; Ralston et Williams, 1989 ; Baillon, 1990 ; Moralès-Nin et Ralston, 1990 ; Smith et Kostlan, 1991).

L'étude de l'âge des poissons au moyen de l'observation des microstries est réalisée à partir :

- soit du comptage exhaustif de ces microstructures,
- soit de la mesure de la densité des microstries supposées journalières (DMJ) pour diverses zones situées entre le nucléus et le bord marginal de l'otolithe où la largeur des dépôts intrazone est supposée constante.

La première méthode nécessite que les microstries soient facilement identifiables et ce, depuis le nucléus jusqu'au bord de l'otolithe. Elle conduit à la détermination de l'âge absolu d'un individu. Très coûteuse en temps (Ralston et Williams, 1989), cette méthode peut être à l'origine d'importantes erreurs de comptage qui occasionnent une mésestimation de l'âge.

La deuxième méthode appelée "méthode de la DMJ" est basée sur la diminution de la largeur des microstries en fonction de l'âge qui résulte du ralentissement de la

croissance. On peut distinguer deux approches.

Ralston (1976, 1985) et Ralston et Williams (1989) divisent le rayon de l'otolithe en n intervalles de taille constante C . Pour chacun de ces intervalles, une densité moyenne D_n est calculée. Ainsi, pour un intervalle i ($1 \leq i \leq n$), le nombre de microstries est $N_i = D_i \cdot C$. Le nombre total de microstries donc l'âge du poisson est obtenu par la sommation des N_i .

La seconde approche consiste à rechercher une relation entre la densité de microstries DMJ et le rayon de l'otolithe R qui, par intégration, conduit à l'estimation de l'âge d'un individu pour un otolithe de rayon transversal RT . Connaissant la relation entre la taille du poisson et le rayon de l'otolithe, la clé âge-taille de la population étudiée est obtenue. Des relations descriptives entre la DMJ et le rayon de l'otolithe ont déjà été proposées par Ralston et Miyamoto (1983), Baillon (1988, 1990). Les relations entre l'âge et la taille du poisson (modèle de croissance) obtenues par combinaison des relations calculées entre la DMJ et R d'une part, entre la taille du poisson et RT d'autre part sont algébriquement incompatibles avec une croissance en taille du poisson décrite par le modèle de von Bertalanffy (1938), (Chevaillier, 1990).

L'objectif de ce travail consiste à rechercher une relation entre ces deux variables DMJ et R compatible avec un schéma de croissance de "type von Bertalanffy". Disposant de cette relation et de celle calculée entre la longueur du poisson et RT , on recherchera une expression mathématique des paramètres K , L_∞ du modèle.

Cette méthode est appliquée à l'étude de l'âge et à la modélisation de la croissance de *Lutjanus sebae*, espèce démersale exploitée aux Seychelles.

MATERIEL ET METHODES

Observation des lames minces de l'otolithe

Les otolithes sagitta de *Lutjanus sebae* soigneusement nettoyés et séchés subissent une déshydratation accélérée avant inclusion dans une résine transparente. Après 24 heures, une coupe transversale passant par le nucléus est réalisée à l'aide d'une scie diamantaire à vitesse lente (ISOMET "Low Speed Saw", BUEHLER). A partir d'un demi-bloc, une lame mince d'épaisseur comprise entre 200 μm et 300 μm est préparée. Celle-ci est polie à l'aide d'un mélange eau-poudre d'alumine (3 μm) sur un feutre de polissage. La face qui sera observée est attaquée à l'EDTA (acide éthylène diamine tétracétique) pendant 30 secondes puis rincée abondamment à l'eau.

Les lames minces ont été observées à partir d'une station d'analyse d'image. Les images résultent des prises de vue de diverses zones de la coupe transversale réalisées à l'aide d'une caméra placée au dessus d'un microscope. Cette station est utilisée pour la digitalisation manuelle, et la collecte des informations a été réalisée à partir d'un logiciel d'aide à l'acquisition de données en sclérochronologie (Chauvelon *et al.*, 1992).

Origine des données

Les couples de données taille du poisson-rayon transversal de l'otolithe ont été récoltées pour 40 individus de tailles comprises entre 274 mm et 834 mm (LF = longueur à la fourche). Les mesures du rayon transversal ont été réalisées sur dix axes de lecture d'une inclinaisons respectives 0°, 5°, 10°, 15°, 20°, 30°, 40°, 50°, 60°, 70°, par rapport au grand axe de la coupe.

La mise en évidence des microstries nécessite un facteur de grossissement x 40 à proximité du nucléus et x 100 pour des valeurs du rayon de l'otolithe comprises entre 1 500 et 5 000 μm . L'opération d'incrustation-superposition d'images a permis la lecture des microstries sur un même axe. Lorsque la distance entre les microstries

devient inférieure à 1 micron, les limites de résolution de la microscopie photonique sont atteintes et l'observation des microstructures n'est plus possible. L'étude des zones marginales de l'otolithe d'individus âgés n'a donc pas pu être menée.

Cependant, la contrainte majeure de ce travail concerne la difficulté de l'exploitation de l'axe de lecture de même inclinaison pour la totalité des coupes observées. Les mesures étant effectuées selon des directions variables, il s'avère nécessaire de standardiser les données acquises pour l'ajustement de la relation entre la densité de microstries DMJ et le rayon de l'otolithe R. Cette standardisation a été réalisée à partir de la modélisation elliptique du plan de coupe transversale de l'otolithe. Le modèle établi entre LF (taille du poisson), RT (rayon transversal de l'otolithe) et α (angle entre l'axe de lecture et le grand axe de la coupe) permet d'estimer la valeur d'une des trois variables lorsque deux sont connues (Chauvelon et Bach, *sous presse*), (fig. 1).

Soit un otolithe j, un segment i de lecture des microstries le long d'un axe défini par son angle $\alpha_{i,j}$ avec le grand axe de la coupe. La largeur ΔR de ce segment est égale à $(r_{2i} - r_{1i})$ où r_{1i} et r_{2i} sont respectivement les distances entre le nucléus et les bornes inférieure et supérieure de ce segment.

La distance R_i entre le nucléus et le milieu de ce segment qui sera appelée rayon de l'otolithe est égale à :

$$R_i = r_{1i} + (\Delta R / 2)$$

Connaissant R_i et α_i , le modèle elliptique permet d'estimer la taille théorique du poisson $\hat{L}\hat{F}_i$ associée à R_i .

Le rayon théorique \hat{R}_i correspond à $\hat{L}\hat{F}_i$ pour un angle standard de l'axe de lecture α_0 est calculé à partir de l'expression :

$$\hat{R}_i = 1 / \left(\frac{(\cos \alpha_0)^2}{f_a (\hat{L}\hat{F}_i)^2} + \frac{(\sin \alpha_0)^2}{f_b (\hat{L}\hat{F}_i)^2} \right)$$

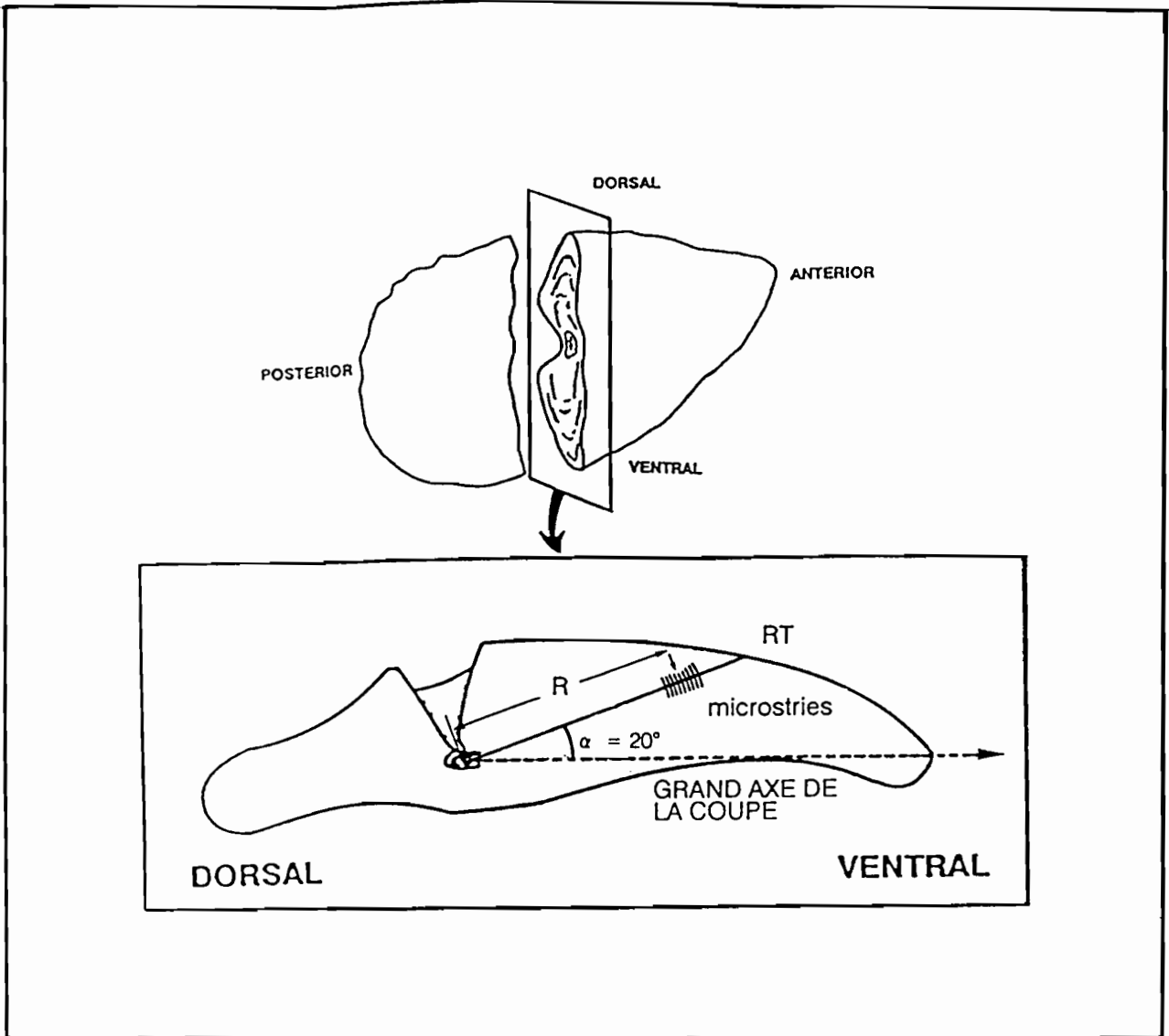


Figure 1. - Mesures effectuées sur les coupes transversales de l'otolithe en vue de la modélisation de la densité des microstries.

Measures realised on the otolith transverse section plane for the modelling of the daily growth increments density.

où f_a (LF_i) est la relation calculée entre la valeur a du grand axe de l'ellipse et la taille du poisson et f_b (LF_i) est la relation calculée entre la valeur b du petit axe de l'ellipse et la taille du poisson.

Ainsi pour un otolithe j , on dispose de i couples de données $D_{i,j}$ et $\hat{R}_{i,j}$ où $D_{i,j}$ est la densité de microstries supposées journalières (DMJ) observée sur une zone i située le long du rayon transversal d'inclinaison α_j et $\hat{R}_{i,j}$ est la distance estimée entre le nucléus et le milieu de la zone i de l'otolithe j pour une inclinaison standard de l'axe de lecture α_0 . Les estimations des $\hat{R}_{i,j}$ ont été réalisées pour un axe de lecture d'une inclinaison $\alpha_0 = 20^\circ$. Cet angle a été retenu en regard de la qualité de la droite de régression calculée entre la taille du poisson (LF) et le rayon transversal (RT) de l'otolithe (Chauvelon, données non publiées).

Les coupes transversales $j = 7$ d'otolithes d'individus de tailles (LF) comprises entre 311 mm et 815 mm ont été observées (tab. 1). Au total, 91 comptages ont été réalisés, chaque comptage portait sur des zones comprenant 10 à 20 microstries.

Modélisation de la relation entre la DMJ et R

La densité de microstries supposées journalières (DMJ) associée à un point situé à une distance R du nucléus est définie par le rapport entre le nombre de microstries (ΔN) et la largeur de la zone (ΔR) sur laquelle le comptage est réalisé :

$$DMJ = \Delta N / \Delta R$$

Au voisinage du point R , la fonction $DMJ(R)$, sous l'hypothèse de sa linéarité en ce point, s'exprime sous la forme :

$$DMJ(R) = dN/dR = DMJ = \Delta N / \Delta R \quad (1)$$

On peut donc écrire :

$$dN = DMJ(R) dR \quad (2)$$

Tableau 1. - Mesures effectuées sur les coupes transversales des otolithes en vue de l'estimation de l'âge par la méthode de la densité des microstries.

Measures realised on the transverse section of otoliths for the age estimation using the daily growth increments method.

N° individu	Taille observée (LF en mm)	RT (µm)	R (µm)	NZ	α_j (°)
1	311	3663	3624	10	18
2	380	4443	4370	14	31
3	403	4704	2227	7	40
4	452	5252	2101	6	18
5	488	5550	4867	20	24
6	585	6704	4928	28	27
7	815	9009	3051	6	43

LF = longueur à la fourche

RT = rayon transversal de l'otolithe observé sur un axe standard de lecture d'inclinaison $\alpha = 20^\circ$ avec le grand axe de la coupe

R = distance entre le nucléus et la borne supérieure de la dernière zone de lecture pour une direction $\alpha = 20^\circ$ de l'axe de lecture

NZ = nombre de zones observées.

α_j = inclinaison de l'axe de lecture retenu sur le plan de coupe de l'otolithe j.

LF = fork length

RT = transversal radius of the otolith observed on an standard interpreted axis with an inclination $\alpha = 20^\circ$ with the great axis of the section

R = distance between the nucléus and the superior mark of the last observed zone for a direction of the interpreted axis $\alpha = 20^\circ$

NZ = number of observed zones

α_j = inclinaison of the interpreted axis considered for the transversal section plane of the otolith j.

Le nombre total de stries (donc l'âge du poisson) pour un otolithe de rayon R s'obtient par intégration de (2) entre 0 et R :

$$N = \int_0^R DMJ(R) dR \quad (3)$$

Supposons que les croissances en taille de l'otolithe et du poisson sont décrites par le modèle de von Bertalanffy (1938), la taille au temps t s'exprime sous la forme :

$$L_t = L_\infty \cdot [1 - \exp(-K(t - t_0))] \quad (4)$$

et donc l'âge associé à la taille L s'écrit :

$$t_L = t_0 - (1/K) \cdot \ln [1 - (L/L_\infty)] \quad (5)$$

Connaissant la relation g(R) entre la taille du poisson et le rayon de l'otolithe, l'équation (5) devient :

$$t_R = t_0 - (1/K) \cdot \ln [1 - (g(R) / L_\infty)] \quad (6)$$

Si le dépôt des microstries est bien un phénomène périodique de période 1 jour, tR, âge en jour d'un poisson pour une otolithe de rayon R, est équivalent au nombre de microstries N déposées sur l'otolithe. On a donc :

$$N = \int_0^R DMJ(R) dR = t_0 - (1/K) \cdot \ln [1 - (g(R) / L_\infty)] \quad (7)$$

Si l'expression de g(R) est de la forme a.R + b, comme on le rencontre souvent dans la littérature (Campana, 1990), l'équation (7) devient :

$$N = t_R = t_0 - (1/K) \cdot \ln [(L_\infty - a \cdot R - b) / L_\infty] \quad (8)$$

d'où

$$R = (L_\infty/a) \cdot [1 - \exp(-K(N - t_0))] - (b/a) \quad (9)$$

qui est l'expression de la relation théorique entre le rayon de l'otolithe et le nombre de microstries sous l'hypothèse d'une croissance en taille de type von Bertalanffy.

Dans l'approche qui nous intéresse, l'information disponible n'est pas le nombre de microstries mais la DMJ ce qui nous amène à reconsidérer les expressions (1) et (6).

En effet, sachant que :

$$DMJ(R) = dN/dR$$

on déduit l'expression de la densité de stries DMJ(R) en dérivant l'expression (6), il vient :

$$DMJ(R) = \frac{dN}{dR} = (1/K) \cdot [g'(R) / (L^\infty - g(R))] \quad (10)$$

avec $g'(R)$ = dérivée de la fonction $g(R)$.

Si cette fonction $g(R)$ est de la forme $a.R + b$, on obtient :

$$DMJ(R) = (1/K) \cdot [a / (L^\infty - a.R - b)] \quad (11)$$

En posant :

$$A = K \cdot (L^\infty - b)$$

$$B = - K \cdot a$$

l'expression (11) s'exprime sous la forme :

$$DMJ(R) = a / (A + B.R) \quad (12)$$

L'ajustement du modèle (12) aux couples de données (DMJ(R), R) conduit à l'estimation des paramètres A et B, qui nous permettent de calculer les valeurs de K et L^∞ . En faisant l'hypothèse que $t(R) = 0$ lorsque $R = 0$, on détermine t_0 à partir de (6).

RESULTATS

Relation $g(R)$ entre la taille LF et le rayon transversal de l'otolithe.

Une droite de régression au sens des moindres carrés a été ajustée à un échantillon de 40 couples de valeurs LF, RT (fig. 2).

L'expression de cette droite est :

$$LF = 11,18 + 86,54 RT \quad r^2 = 0,93$$

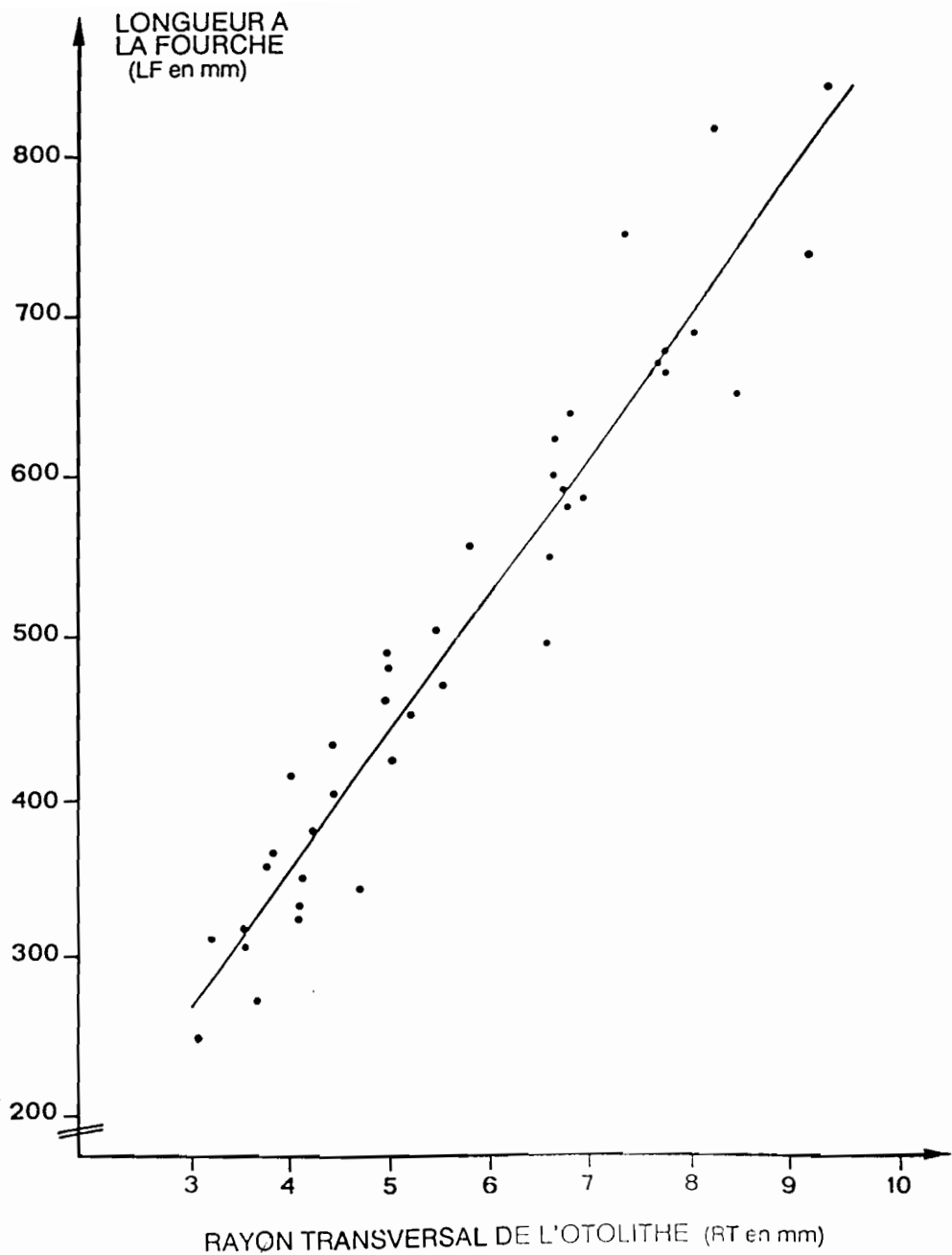


Figure 2. - Relation entre la taille (LF en mm) du poisson et le rayon transversal (RT en mm) de l'otolithe.

Relation between the length (LF in mm) of fish and the otolith transverse radius (RT in mm).

où LF et RT sont exprimés en millimètre. r^2 est le coefficient de détermination.

Relation entre la DMJ et R

La procédure d'ajustement non linéaire du progiciel STATGRAPHICS a été utilisée pour l'estimation des paramètres du modèle $DMJ(R) = a / (A + B.R)$ où

a = pente de la droite de régression $g(R)$ ajustée précédemment,

DMJ(R) = densité de microstries au voisinage de R,

R = rayon de l'otolithe.

Le modèle ajusté (fig. 3) dont les valeurs des paramètres sont $A = 0,708$ (erreur standard = 0,048) et $B = - 0,119$ (erreur standard = 0,0096) explique 58 % de la variation des DMJ(R).

Modèle de croissance

Connaissant les valeurs de a, b, A, B on déduit celles des paramètres K, L_∞ , t_0 du modèle de von Bertalanffy (1938).

On obtient :

$$K = 1,328 \cdot 10^{-3} \text{ jour}^{-1} \text{ soit } K = 0,485 \text{ an}^{-1}$$

$$L_\infty = 544 \text{ mm}$$

$$t_0 = - 15,64 \text{ jours soit } t_0 = - 0,043 \text{ an}$$

Les valeurs limites du rayon de l'otolithe considérées dans les relations liant la densité des microstries et le rayon de l'otolithe d'une part, la taille du poisson et le rayon transversal de l'otolithe d'autre part, sont respectivement 220 μm et 4 959 μm , 3 040 μm et 9 340 μm . En conséquence, le modèle de croissance n'est valable que pour des valeurs du rayon transversal de l'otolithe comprises entre 3 040 μm et 4 959 μm , qui correspondent respectivement à des tailles (LF) calculées des individus de 274 mm et

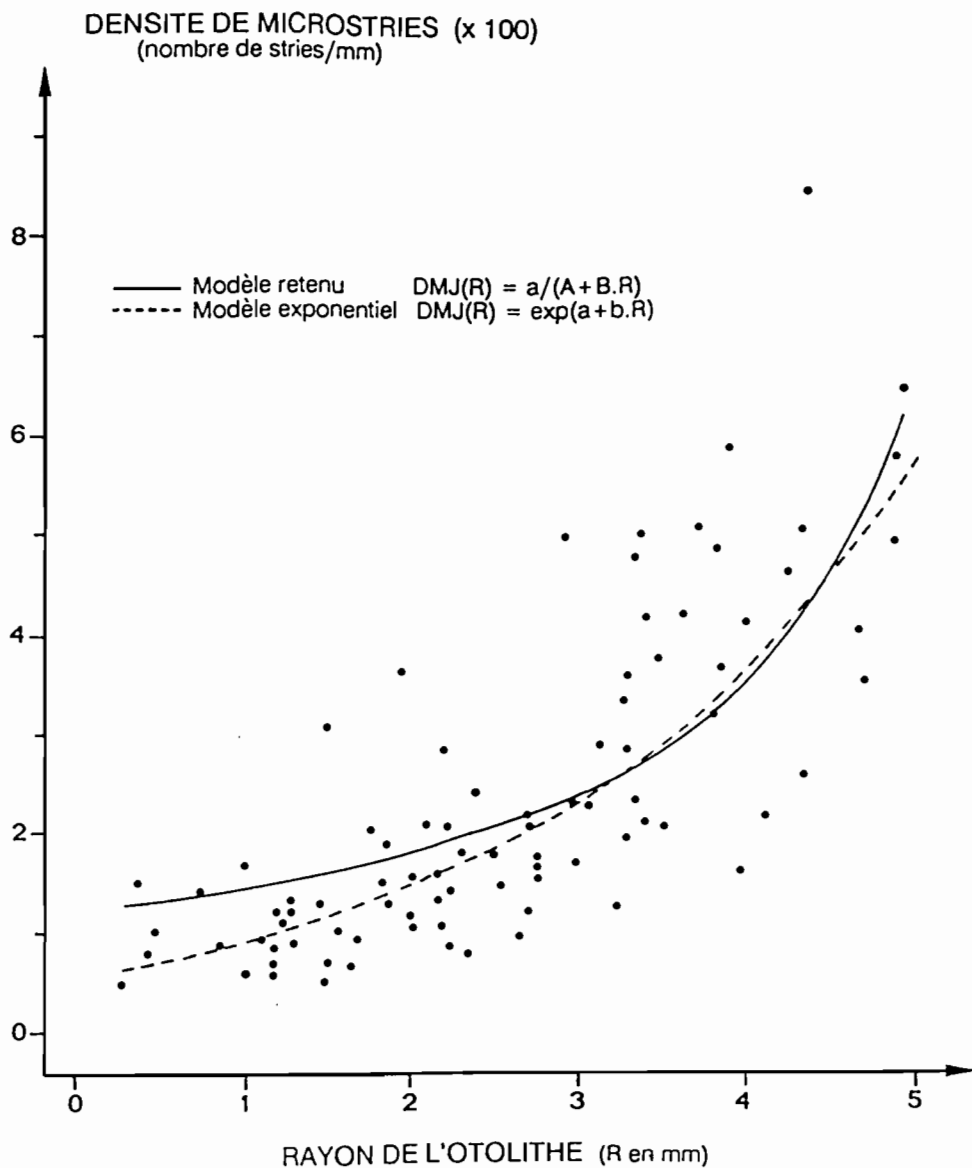


Figure 3. - Relation entre la densité des microstries et le rayon de l'otolithe sous l'hypothèse d'une croissance décrite par le modèle de von Bertalanffy.

Relation between the daily growth increments density and the otolith radius under the hypothesis of a fish growth according to the von Bertalanffy's model.

440 mm.

La relation taille-âge calculée à partir du modèle ajusté est présentée dans le *tableau 2*.

DISCUSSION

La méthode présentée, basée sur l'intégration de la fonction taux de croissance de l'otolithe, conduit à une estimation du nombre moyen de microstriés journalières (donc de l'âge moyen en jour) d'un individu i dont le rayon de l'otolithe est R_i . La clé âge-taille déduite après calcul de la relation entre la taille du poisson et le rayon de l'otolithe est, entre les âges 1,5 et 3 ans, proche de celles obtenues pour la même espèce par Lablache et Carrara (1988) aux Seychelles et par Mac Pherson *et al.* (1985) en Australie (*fig. 4*).

Cette approche est, sur son principe, analogue à celles déjà proposées dans la littérature, mais diffère quant aux critères de choix du modèle $DMJ(R) = f(R)$. Ainsi, Ralston et Miyamoto (1983), Baillon (1988, 1990) privilégient la recherche du modèle expliquant au mieux (selon un critère de minimisation des moindres carrés) la variation de la variable DMJ en fonction de R (modèle formel ou descriptif). On peut remarquer que pour cette étude, le modèle descriptif qui explique le mieux la variabilité des DMJ est de la forme $DMJ(R) = \exp. (a + b.R)$.

Smith et Kostlan (1991) proposent une méthode "d'intégration" qui conduit à l'estimation de l'âge $t(R)$ associé à un otolithe de rayon R , sachant que la relation entre la DMJ et le rayon de l'otolithe correspond à un modèle déterministe de croissance de Gompertz (1825) de la forme :

$$DMJ(R) = \frac{dR}{dt} = aR \exp(-bR) + c$$

avec

$DMJ(R)$ = densité de microstriés ($\mu\text{m}/\text{jour}$)

R = rayon de l'otolithe correspondant à la mesure de $DMJ(R)$

Tableau 2. - Relation taille-âge calculée à partir de la relation entre la densité de microstries et le rayon de l'otolithe selon l'hypothèse d'une croissance en taille décrite par le modèle de von Bertalanffy.

Length-at-age relationship calculated using the relationship between the daily growth increments density versus otolith radius according to a von Bertalanffy's growth model.

R ₂₀ (mm)	LF (mm)	DMJ (stries/mm)	N	Age (an)
0,3	29	129	38	0,1 (*)
0,75	66	139	98	0,27 (*)
1,25	108	153	171	0,47 (*)
1,75	149	171	252	0,69 (*)
2,25	191	193	342	0,94 (*)
2,75	233	221	446	1,22 (*)
3,25	275	259	565	1,55
3,75	319	313	707	1,94
4,25	363	395	882	2,42
4,75	408	535	1111	3,04

R₂₀ = rayon de l'otolithe pour un axe de lecture d'inclinaison $\alpha = 20^\circ$

LF = longueur à la fourche

DMJ = densité des microstries supposées journalières

N = nombre de microstries = âge en jours

(*) = valeur estimée hors des limites de validité de la relation entre la taille du poisson et le rayon de l'otolithe

R₂₀ = otolith radius (inclination of the interpreted axis $\alpha = 20^\circ$)

LF = fork length

DMJ = daily growth increments density

N = number of daily growth increments = age in days

() = estimated value out of the acceptance limits of length of fish and otolith radius relationship*

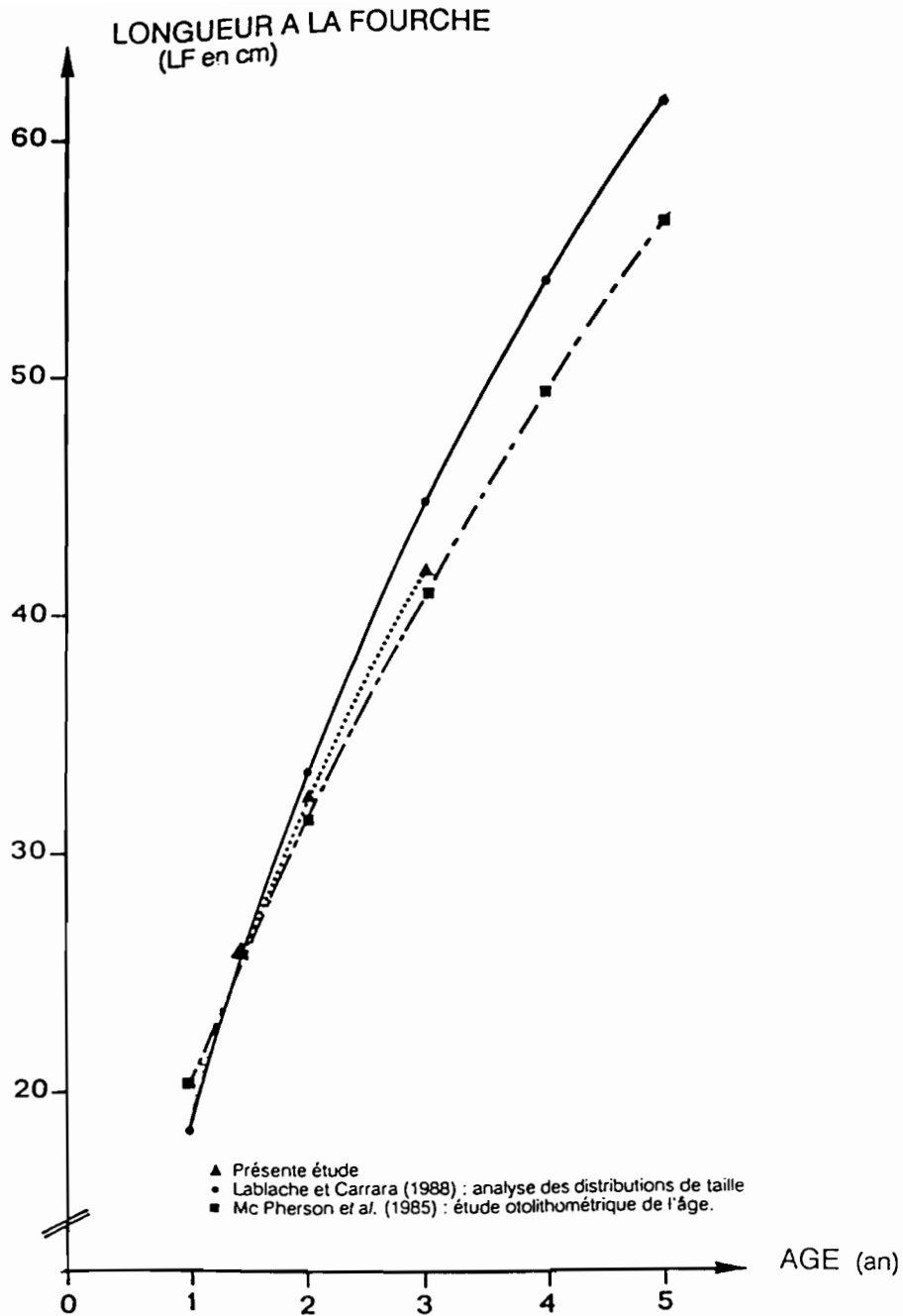


Figure 4. - Comparaison de la relation taille-âge calculée pour *Lutjanus sebae* à partir de la méthode de la densité des microstries avec celles obtenues par McPherson *et al.*, (1985) et Lablache et Carrara (1988).

Comparison of length at age relationship calculated for Lutjanus sebae using the method of daily growth increments density with those obtained by McPherson et al. (1985) and Lablache and Carrara (1988).

a, b, c = paramètres du modèle.

L'estimation de l'âge d'un individu pour un otolithe de rayon R est obtenue à partir de l'expression :

$$t(R) = \int_m^n dR / [c + aR \exp(-bR)]$$

où m et n correspondent aux bornes de la zone observée sur le rayon de l'otolithe. Un modèle de croissance de von Bertalanffy (1938) est ajusté aux couples (t(R), R).

L'approche proposée par Smith et Kostlan (1991) prend donc en compte deux modèles déterministes (Gompertz, 1825 ; von Bertalanffy, 1938) pour décrire respectivement les relations entre l'âge du poisson et d'une part le rayon transversal de l'otolithe, d'autre part la taille du poisson. En ce sens, elle est critiquable car elle conduit à une situation d'incompatibilité entre les modèles analogue à celle évoquée précédemment.

Dans cette étude, c'est le critère de la portée générale du modèle déterministe qui a été retenu, *i.e.* son adaptation à de nombreux exemples de croissance moyennant un simple ajustement numérique de ses paramètres (Amanieu, 1981). Ainsi, on recherche quelle est la formulation de la relation $DMJ(R) = f(R)$ algébriquement cohérente avec une croissance en taille du poisson décrite par le modèle de von Bertalanffy, modèle dont la portée générale en biologie de la croissance des populations ichthyques est largement reconnue.

La méthode proposée conduit à une expression simple des paramètres K et L_∞ . Elle repose sur l'existence d'une relation linéaire entre la taille du poisson et le rayon transversal de l'otolithe qui est toutefois très souvent rencontrée dans la littérature (Campana, 1990). Sur son principe, elle est analogue à une modélisation de la croissance à partir de données de tailles rétrocalculées, ainsi les critiques faites sur le rétro-calcul (Francis, 1990) restent en partie valable dans le cadre de notre approche.

La modélisation proposée est sujette à deux sources de variations :

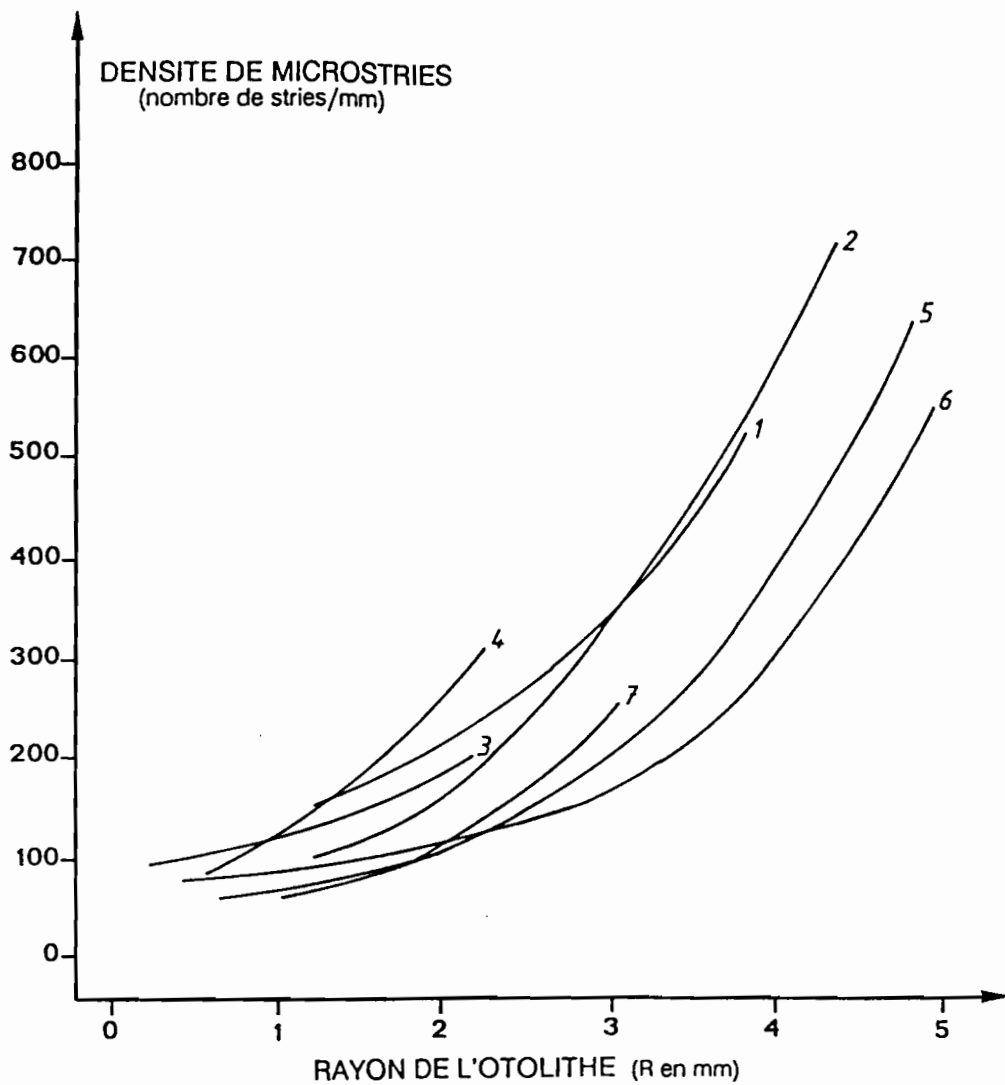
(1) Pour un individu donné, on observe un écart important entre les DMJ(R) d'une part observées, d'autre part calculées par le modèle. Pour expliquer cette variabilité intra-poisson, deux principales causes peuvent être identifiées :

- soit il existe une hétérogénéité locale de la largeur des dépôts inventoriés sur la zone de comptage (hétérogénéité intra-zone),
- soit les zones sélectionnées sur le rayon de l'otolithe correspondent à des schémas de croissance différents, en raison d'une fluctuation saisonnière du taux de croissance donc de la densité des microstries (hétérogénéité inter-zones).

(2) L'ajustement de la relation $DMJ(R) = f(R)$ pour chaque individu étudié, met en évidence une forte variabilité individuelle de croissance (VIC) (fig. 5). Notons que cette VIC observée est la somme d'une VIC naturelle, d'une erreur dépendante d'un problème technique qui tient à la difficulté d'obtention d'un même plan de coupe des lames minces, et d'une erreur liée à l'estimation de la valeur du rayon R théorique pour un axe standard de lecture partir du modèle elliptique.

Pour le matériel biologique étudié, outre le problème de la périodicité du dépôt des microstries, l'étude proposée témoigne de la difficulté de la mise en place d'une collecte bien standardisée des données (inclinaison de l'axe de lecture, comptage des microstries associées à des valeurs identiques du rayon de l'otolithe). La modification dans le temps de la structure cristalline qui affecte la lisibilité des microstries (Radtke, 1987 ; Davies *et al.*, 1988), le pouvoir de résolution des optiques utilisées (Jones et Brothers, 1987), et la disparition des microstructures sur le bord de la lame mince due à l'opération de ponçage (Moralès - Nin, 1989) amoindrissent considérablement les possibilités d'étude des zones marginales de l'otolithe de poissons âgés.

Sur un plan théorique, l'approche de la modélisation de la croissance présentée dans ce travail se heurte aux problèmes (1) de la validation biologique de la périodicité du



1: LF = 311 mm, R = 3,62 mm	5: LF = 488 mm, R = 4,87 mm
2: LF = 380 mm, R = 4,37 mm	6: LF = 585 mm, R = 4,93 mm
3: LF = 403 mm, R = 2,23 mm	7: LF = 815 mm, R = 3,01 mm
4: LF = 452 mm, R = 2,10 mm	

Figure 5. - Représentation de la relation individuelle entre la densité des microstries et le rayon de l'otolithe.

Individual modelling of the daily growth increments density versus otolith radius.

dépôt des microstructures qui sous-tend la correspondance entre densité de microstries et taux de croissance de l'otolithe et de la valeur de la période du processus biologique de déposition dont dépend la valeur de l'âge puis (2) de la relation monotone entre la DMJ et le rayon de l'otolithe.

(1) Pour les larves et les juvéniles de diverses espèces de poissons Wild et Foreman (1980), Campana et Neilson (1982), Ralston et Miyamoto (1983) testent l'hypothèse du dépôt journalier des microstries de l'otolithe à partir du marquage vital. Ils concluent à une fréquence journalière des dépôts, hypothèse infirmée par Caillart et Morize (1989) qui observent une fréquence moyenne de dépôts des microstries de 2 jours pour des individus de *Epinephelus microdon* de tailles comprises entre 23 cm et 38 cm. La validation du rythme journalier de la formation des microstries à partir du marquage vital est une opération difficile à mettre en oeuvre et à contrôler, et si comme le notent Beamish et McFarlane (1983), l'âge des poissons n'est validé que dans 3 % des études, il est raisonnable de penser que ce pourcentage est bien inférieur lorsque l'âge est déterminé à partir du comptage des microstries.

Il est plus facile de valider des anneaux saisonniers d'arrêt de croissance et de vérifier l'hypothèse de la fréquence journalière de formation des microstries par un dénombrement des microstructures entre ces macrostructures. Moralès-Nin (1989) effectue pourtant la démarche inverse pour la validation des anneaux saisonniers. L'examen de bandes regroupant 7, 14 ou 28 microstries dont le facteur responsable serait le cycle tidal (Pannella, 1980) peut aussi être réalisé.

(2) L'hypothèse d'une relation monotone entre la DMJ et R semble peu réaliste au moins pour les espèces des régions tempérées pour lesquelles la vitesse de croissance est fortement ralentie durant les périodes hivernales. Pour les espèces tropicales, d'autres périodes de "crises physiologiques" telles que la période de reproduction sont aussi susceptibles de modifier le taux de croissance. Ainsi, un modèle de croissance de von Bertalanffy modifié par l'introduction d'une composante saisonnière serait biologiquement plus satisfaisant. Cependant, comme le mentionne Chevaillier (1990),

si on remplace l'expression (4) par une expression prenant en compte une modulation saisonnière de croissance, on ne peut plus exprimer algébriquement la fonction DMJ(R).

CONCLUSION

La mise en évidence des microstries supposées journalières de l'otolithe a facilité la sclérochronologie des poissons tropicaux.

Deux méthodes d'étude de ces microstructures sont envisageables. Le dénombrement exhaustif des microstries contribue à la détermination de l'âge absolu d'un individu, la méthode de la densité des microstries supposées journalières (DMJ) conduit à l'établissement d'une clé âge-taille.

Comme toutes les méthodes d'étude de la DMJ, celle proposée dans ce travail est basée sur l'intégration numérique de la fonction taux de croissance.

Elle doit sa simplicité aux hypothèses biologiques et mathématiques (linéarité de la relation entre la taille du poisson et le rayon de l'otolithe, monotonie de la relation entre la densité de microstries et le rayon de l'otolithe, schéma de croissance de von Bertalanffy) qui la sous-tendent. Aussi, l'utilité de son application ne pourra être affirmée ou infirmée qu'après de nombreuses vérifications empiriques et comparaison avec d'autres méthodes envisageables.

Si, comme le soulignent Beamish et McFarlane (1987), "the most important advancement in age - determination studies from 1970 until the present has been the discovery of daily growth rings", la modélisation de la croissance en taille des poissons à partir de la densité des microstries journalières devrait être de plus en plus utilisée à l'avenir.

REFERENCES

Amanieu M., 1981. La croissance des organismes - Application à l'étude de la croissance chez les animaux aquatiques et plus particulièrement chez les poissons. Cours d'Hydrobiologie, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 64 p.

Baillon N., 1988. L'utilisation de la densité des stries journalières sur les otolithes pour l'âge des poissons tropicaux coralliens. Journées d'études sur les ressources halieutiques côtières du Pacifique, Nouméa, SPC/Inshore Fish. Res./BP 4, 13 p.

Baillon N., 1990. Otolithométrie en milieu tropical : Application à 3 espèces du lagon de Nouvelle-Calédonie. Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille II, 363 p.

Beamish R.J., G.A. McFarlane, 1983. The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **112**, 735-743.

Beamish R.J., G.A. McFarlane, 1987. Current trends in age determination methodology. *In : Age and growth of fish*, R.C. Summerfelt G.D. Hall Eds, Iowa State University Press, AMES., 15-42.

Bertalanffy (von) L., 1938. A quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol.*, **10**, 181-213.

Brouard F., R. Grandperrin, M. Kulbicki, J. Rivaton, 1983. Notes sur les lectures de stries journalières observées sur les otolithes des poissons démersaux profonds à Vanuatu. Mission ORSTOM de Port-Vila, *Notes et Doc. Océanogr.*, **8**, 9 p.

Caillart B., E. Morize, 1989. Etude du rythme de dépôt des microstries sur les otolithes d'un Serranidé tropical, *Epinephelus microdon* (Bleeker) à l'aide d'un marqueur fluorescent : l'oxytétracycline. *Aquat. Living Resour.*, **2**, 255-261.

Campana S.E., 1990. How reliable are growth back-calculation based on otoliths ? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**, 2219-2227.

Campana S.E., J.D. Neilson, 1982. Daily growth increments in otoliths of starry Flounder (*Platichthys stellatus*) and the influence of some environmental variables in their production. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **42**, 1014-1032.

Chauvelon P., P. Bach (*sous presse*). Modelling the otolith shape as an ellipse : an attempt for back-calculation purposes. *ICES J. Mar. Sci.*

Chauvelon P., P. Bach, C. Gril, T. Do Chi, 1992. L.A.A.D.S. : Logiciel d'Aide à l'Acquisition de Données en Sclérochronologie. In *Tissus durs et âge individuel des Vertébrés*, J.L. Baglinière, J. Castanet, F. Conand, F.J. Meunier Eds, Ser. *Colloques et Séminaires*, ORSTOM Editions, INRA Editions, 423-432.

Chevallier P., 1990. Méthode d'étude de la dynamique des espèces récifales exploitées par une pêche artisanale tropicale : le cas de la Martinique. Thèse Docteur-Ingénieur, E.N.S.A. Rennes, Univ. Rennes I, 322 p. + ann.

Davies N.M., R.W. Gauldie, S.A. Grane, K. Thompson, 1988. Otolith ultrastructure of smooth area, *Pseudocyttus maculatus*, and black oreo, *Alloctytus* sp., species. *Fish Bull.*, **86**, 499-515.

Francis R.I.C.C., 1990. Back-calculation of fish length : a critical review. *J. Fish Biol.*, **36**, 883-902.

Gompertz B., 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new method of determining the value of life contingencies. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.*, 513-585.

Jones C., E.B. Brothers, 1987. Validation of the otolith increment aging technique for striped bass, *Morone saxatilis*, larvae reared under suboptimal feeding conditions. *Fish. Bull.*, **85**, 171-178.

Lablache G., G. Carrara, 1988. Population dynamics of emperor red snapper, *Lutjanus sebae*, with notes on the demersal fishery on the Mahe plateau (Seychelles). *FAO Fish. Rep.*, **389**, 171-192.

Le Guen J.C., 1976. Utilisation des otolithes pour la lecture de l'âge des Scianidés intertropicaux. Marques saisonnières et journalières. *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, **14**, 331-338.

McPherson G.R., L. Squire, J. O'Brien, G.B. Goeden, 1985. Great barrier reef demersal fish research. SPC, Seventeenth Regional Meeting on Fisheries Report, Noumea 5-9 August, 22 p.

Moralès-Nin B., 1988. Caution in the use of daily increments for ageing tropical fishes. *Fishbyte*, **6**, 5-6.

Moralès-Nin B., 1989. Growth determination of tropical marine fishes by means of otolith interpretation and length frequency analysis. *Aquat. Living Res.*, **2**, 241-253.

Moralès-Nin B., S. Ralston, 1990. Age and growth of *Lutjanus kasmira* (Forsk.) in Hawaiian waters. *J. Fish Biol.*, **36**, 191-203.

Pannella G., 1971. Fish otoliths : daily growth layers and periodical patterns. *Science*, **173**, 1124-1127.

Pannella G., 1974. Otolith growth patterns : an aid in age determination in temperate and tropical fishes. *In* : The ageing of fish, T.B. Bagenal Ed., Unwin Brothers Ltd., England, 28-29.

Pannella G., 1980. Growth patterns of fish sagittae. In : Skeletal growth of aquatic organisms, D.C. Rhoads R.A. Lutz Eds, Plenum Press, 519-560.

Radtke R.L., 1987. Age and growth information available from the otoliths of the Hawaiian snapper, *Pristipomoides filamentosus*. *Coral Reefs*, 6, 19-25.

Ralston S., 1976. Age determination of a tropical reef butterfly fish utilizing daily growth rings of otoliths. *Fish. Bull.*, 74, 990-994.

Ralston S., 1985. A novel approach to aging tropical fish. *ICLARM Newsletter*, 8, 14-15.

Ralston S., G.T. Miyamoto, 1983. Analyzing the width of daily otolith increments to age the Hawaiian snapper, *Pristipomoides filamentosus*. *Fish. Bull.*, 81, 523-535.

Ralston S., H.A. Williams, 1989. Numerical integration of daily growth increments : an efficient means of ageing tropical fishes for stock assessment. *Fish. Bull.*, 87, 1-16.

Smith M.K., E. Kostlan, 1991. Estimates of age and growth of Ehu *Etelis carbunculus* in four regions of the Pacific from density of daily increments in otoliths. *Fish. Bull.*, 89, 461-472.

Wild A., Foreman, 1980. The relationship between otolith increments and time for yellowfin and skipjack tuna marked with tetracycline. *Interam. Trop. Tuna Comm. Bull.*, 17, 509-560.