

ANNEXE 2

ETUDE DE LA CROISSANCE DE *BERYX SPLENDENS* (LOWE, 1834) SUR LES MONTS SOUS-MARINS DE NOUVELLE-CALEDONIE

P. LEHODEY

L'estimation des paramètres de croissance d'une espèce est indispensable à l'étude dynamique de sa population. La croissance au sens large englobe tous les processus physiologiques qui déterminent la variation de la taille et du poids des individus dans le temps. En halieutique, l'étude de croissance se restreint généralement à l'analyse de l'évolution des tailles des individus en fonction de l'âge, de telle sorte que la croissance peut être décrite par une équation mathématique, la plus utilisée étant sans conteste l'équation de VON BERTALANFFY (1938) qui fait intervenir les trois paramètres de croissance K , L_{∞} et t_0 . Si l'interprétation biologique de ces paramètres peut porter à controverses (LE GUEN, 1971 ; LAUREC & LE GUEN, 1981), le modèle en lui-même s'adapte généralement bien aux données de taille et d'âge observées.

1. GENERALITES SUR LES METHODES D'ESTIMATION DE L'AGE

Les différentes méthodes permettant de déterminer la relation liant la taille à l'âge d'une espèce peuvent être regroupées selon DAGET & LE GUEN (1975) en deux catégories : celles qui utilisent l'analyse des distributions des fréquences de tailles de groupes de poissons du même âge et celles qui permettent d'affecter individuellement un âge aux poissons soit par des techniques de marquage soit par la lecture directe de marques périodiques sur certaines parties dures.

1.1. ANALYSE DES DISTRIBUTIONS DES FREQUENCES DE TAILLES

Cette analyse d'un échantillon représentatif d'une population repose sur le fait que les tailles de tous les individus nés durant une même période de temps assez courte (cohorte) se

répartissent suivant une fonction gaussienne. Une population composée de plusieurs cohortes sera donc représentée par une courbe polymodale, chaque mode correspondant à une cohorte. Toutes les méthodes proposées (PETERSEN, 1892 ; HARDING, 1949 ; CASSIE, 1954 ; BHATTACHARYA, 1967 ; HASSELBLAD, 1966) consistent à décomposer la distribution initiale en plusieurs composantes gaussiennes, chacune étant décrite par trois paramètres : la taille moyenne, son écart-type et l'effectif théorique. Cette décomposition n'est possible que lorsque les modes sont suffisamment différenciés, ce qui n'est pas toujours le cas ; ainsi, une ponte trop étalée dans le temps (cas des poissons tropicaux), une croissance lente (cas des poissons profonds) ou un engin d'échantillonnage trop sélectif au niveau des tailles se traduisent souvent par des courbes sans modes distincts.

1.2. MARQUAGES

Cette méthode semble en théorie la plus simple ; elle consiste à marquer un échantillon de la population afin de mesurer la variation de croissance dans un intervalle de temps connu entre la capture et la recapture. Toutefois, si elle donne le taux de croissance entre le marquage et la recapture, elle ne permet pas le calcul de l'âge absolu (BAILLON, 1991). De plus, en milieu océanique, les marquages deviennent rapidement des opérations de grandes envergures qui nécessitent l'existence d'une pêcherie permettant les recaptures. Enfin, pour les espèces vivant en profondeur, ce type de technique semble difficilement applicable, les problèmes de décompression durant la remontée pouvant causer de sérieux traumatismes, même si, comme dans le cas du *Beryx*, l'espèce possède une vessie gazeuse ouverte.

1.3. MARQUES PERIODIQUES SUR PARTIES DURES

Ces marques sont dues à une alternance de dépôts de matériaux différents sur les structures dures (écailles, otolithes, rayons épineux des nageoires, vertèbres, etc, ...). Chez de très nombreuses espèces de zone tempérée, les marques présentent une périodicité annuelle et permettent d'obtenir une lecture directe de l'âge ; elles correspondent alors à des annuli. Depuis les premières observations qui ne sont pas récentes (HEDERSTRÖM, 1759 in BAILLON, 1991), une multitude de travaux ont été publiés. Le facteur le plus souvent évoqué pour expliquer la présence de ces marques périodiques est la température dont les variations saisonnières induiraient les variations de croissance ; en particulier, l'hiver correspondrait à une période de croissance réduite voire à un arrêt. Toutefois, d'autres facteurs tels que la nourriture disponible (PALOHEIMO & DICKIE, 1966 ; BILTON & ROBINS, 1971 ; PANELLA, 1980)

ou la reproduction, seraient susceptibles d'agir sur la croissance (PANELLA, 1971 ; PANELLA, 1980).

Dans les régions intertropicales et subtropicales, les faibles écarts de température des masses d'eaux observés au cours d'un cycle annuel et une croissance plus ou moins continue ont souvent été évoqués pour expliquer l'absence d'annuli bien distincts chez de nombreuses espèces. Toutefois des travaux de plus en plus nombreux montrent que certaines espèces tropicales sont elles aussi susceptibles de subir des variations saisonnières de croissance (BROUARD & GRANDPERRIN, 1984 ; LE GUEN, 1971 ; LOUBENS, 1978 ; BAILLON, 1990 ; MEUNIER *et al.*, 1979). "En effet, les poissons sont des vertébrés poïkilothermes que leur sang froid rend très sensibles aux variations de la température du milieu ambiant" (BAILLON, 1990), de telle sorte que de faibles fluctuations de température entre les saisons semblent suffisantes pour induire la formation de marques annuelles. Les anneaux de croissance pouvant également traduire des perturbations physiologiques liées à la reproduction, l'action simultanée des deux facteurs température et reproduction peut alors produire un effet cumulatif (BAYAGBONA, 1969).

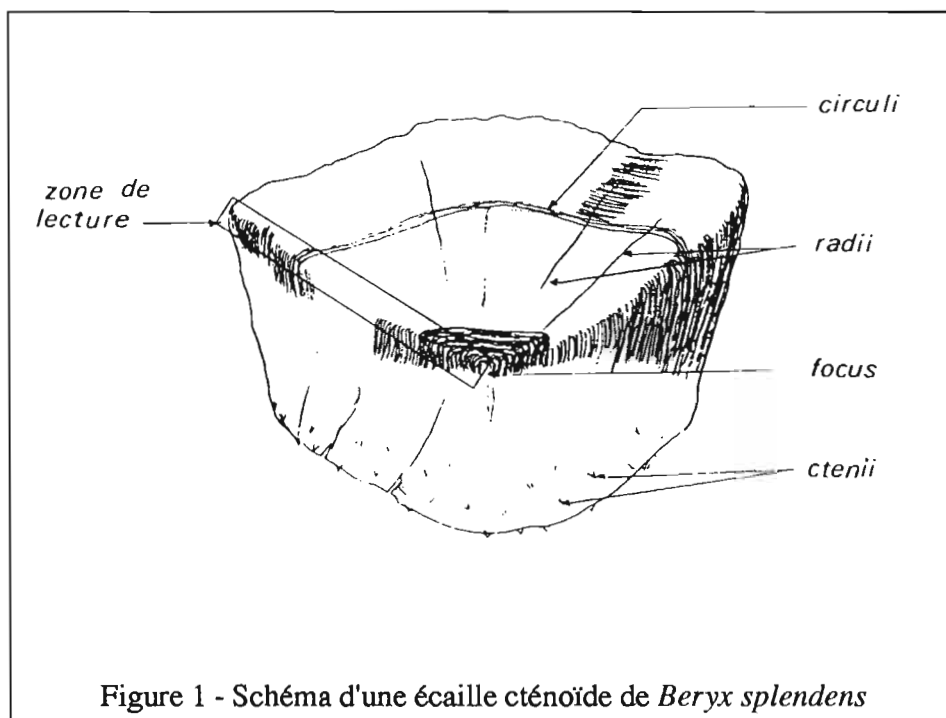
2. ECAILLES ET OTOLITHES

La lecture d'âge sur les écailles est souvent la première technique utilisée en raison de sa simplicité ; lorsque celle-ci ne donne pas de résultats, ce sont généralement les otolithes qui servent à l'estimation de l'âge. Ces deux types de tissus durs sont à l'origine d'une abondante littérature et continuent de susciter un grand intérêt, notamment en ce qui concerne leur structure et leur mode de croissance. Les brefs rappels qui suivent sur la morphologie, la structure et la croissance de ces pièces dures sont inspirés de quelques uns de ces nombreux travaux (GRASSE, 1958 ; DEGENS *et al.*, 1969 ; LE GUEN, 1971 ; OTTAWAY, 1978 ; BURDAK, 1979 ; OMBREDANE & BAGLINIERE, 1991 ; BAILLON, 1990 ; PANELLA, 1971 ; WATABE *et al.*, 1982 ; CAMPANA & NEILSON, 1985).

2.1. MORPHOLOGIE ET STRUCTURE DES ECAILLES

La plupart des Téléostéens possèdent des écailles élasmoïdes, type le plus évolué qui traduit une adaptation morphologique à la vie nectonique. Au contraire des écailles de type placoïde (les plus primitives), elles sont en nombre constant durant toute la vie du poisson et leur taille augmente lorsque l'individu grandit. Les écailles enregistrent, de même que les autres pièces squelettiques, chaque étape physiologique du poisson ; la croissance y est représentée

par un dépôt de matériaux osseux produit par les ostéoblastes. La minéralisation des écailles est liée au métabolisme du calcium et les dépôts se font selon une périodicité qui semble dépendre à la fois de facteurs environnementaux saisonniers et de facteurs internes permanents. Cette périodicité est à l'origine de la formation de stries de croissance concentriques ou *circuli* (fig. 1) qui se déposent autour du focus (plaque primitive de l'écaïlle). Ces formations sont surtout visibles sur les parties antérieures et latérales des écailles ; parfois, elles sont traversées perpendiculairement par des sillons ou *radii* qui rayonnent depuis le focus vers le bord antérieur (fig. 1). Les écailles élasmoïdes présentent soit le type cycloïde (le plus ancien) de forme circulaire avec des bords à peu près lisses soit le type cténoïde plus évolué qui possède dans le champ postérieur des ornements appelés *spinules* ou *ctenii* (fig. 1).



Chez de nombreuses espèces de poisson, notamment celles de milieu tempéré, il est possible d'observer une alternance de zones à *circuli* resserrés et à *circuli* espacés. Ces bandes correspondent à des périodes de croissance respectivement lente et rapide et peuvent être interprétées, sous réserve d'une validation, comme des anneaux de croissance annuelle (*annuli*), permettant ainsi de déterminer directement l'âge du poisson.

2.2. STRUCTURE ET CROISSANCE DES OTOLITHES

Les otolithes (fig. 2) sont des concrétions calcaires contenues dans l'oreille interne du poisson à la base des canaux semi-circulaires ; au nombre de trois, elles sont appelées *lapillus*,

astéricus et sagitta. Elles baignent dans l'endolymphe et sont reliées plus ou moins lâchement aux parois par des formations ligamenteuses qui s'insèrent sur leur pourtour. Les otolithes interviennent dans la perception de l'équilibre en appuyant sur les cils des cellules sensorielles qui tapissent les cavités où elles sont enfermées. Leurs formes sont caractéristiques de l'espèce et peuvent servir de critères d'identification pour les taxonomistes. Du fait de leur lente digestibilité, elles peuvent être utilisées pour l'analyse des contenus stomacaux (FITCH & BROWNELL, 1968 ; GRANDPERRIN, 1975). Chez les Téléostéens, les otolithes sont formées de cristaux de carbonate de calcium (aragonite) enrobés dans une matrice protéique (otoline) ; elles s'accroissent par dépôt de nouveau matériel sur leur pourtour. Ces dépôts se réalisent de façon cyclique, en fonction du métabolisme du calcium et de la synthèse des acides aminés. Il est généralement admis que les otolithes, en particulier la sagitta, croissent en réponse à un cycle d'activité circadien. D'autres périodicités sont susceptibles de se surajouter à ce cycle sans toutefois le remettre en question.

Le cycle de croissance journalier conduit à la formation de stries journalières qui peuvent être observées au microscope optique (fig. 3) après réalisation de coupes fines. Les observations au microscope électronique permettent de détailler leur structure. Deux types de microzonations sont discernables : d'une part une zone d'accrétion large et calcifiée, caractérisée par une forte concentration en calcium et par des cristaux de CaCO_3 orientés radialement, d'autre part une zone de "discontinuité" étroite et organique, composée de fibres épaisses d'otoline. Le dépôt de cristaux d'aragonite n'est pas continu d'une strie à l'autre, bien qu'il puisse être ininterrompu entre les stries et s'étendre sur plusieurs d'entre elles. Le cycle de croissance journalière des otolithes semble pouvoir se décomposer selon un processus en deux phases :

- une phase active de calcification pendant laquelle le carbonate de calcium se dépose sur la surface de l'otolithe en même temps que les fibres protéiques ; il cristallise ensuite sous forme d'aragonite, les fibres se retrouvant incluses entre les cristaux (matrice intercrystalline),
- une phase de calcification très ralentie, voire interrompue, pendant laquelle les fibres protéiques continuent à se former et recouvrent la surface de la zone d'accrétion (matrice interlamellaire).

Le resserrement des stries journalières (fig. 3) dû au ralentissement de croissance en périodes hivernales est responsable de l'apparition de marques saisonnières. Lorsqu'elles sont observables, elles apparaissent sur les otolithes généralement sous forme d'une alternance d'anneaux clairs et sombres visibles sur l'otolithe entière (fig. 2). En lumière transmise, la zone étroite translucide (hyaline) correspond à une période de croissance réduite et la zone large opaque à un taux de croissance élevé. En lumière réfléchie, les zones hyalines et opaques

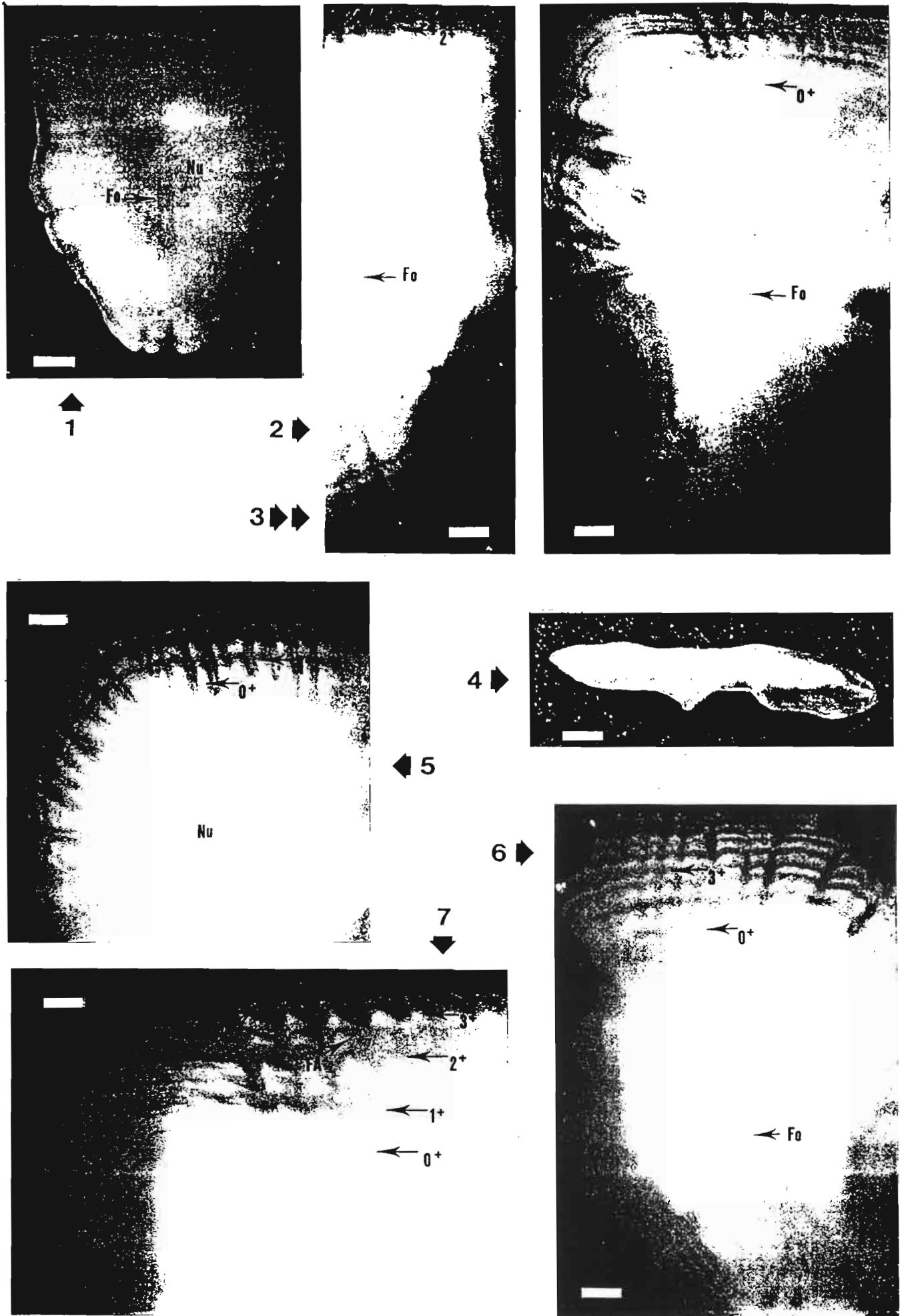
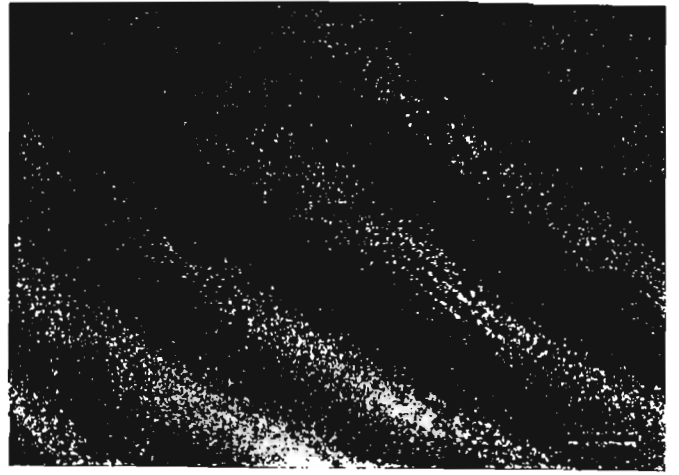


Figure 2

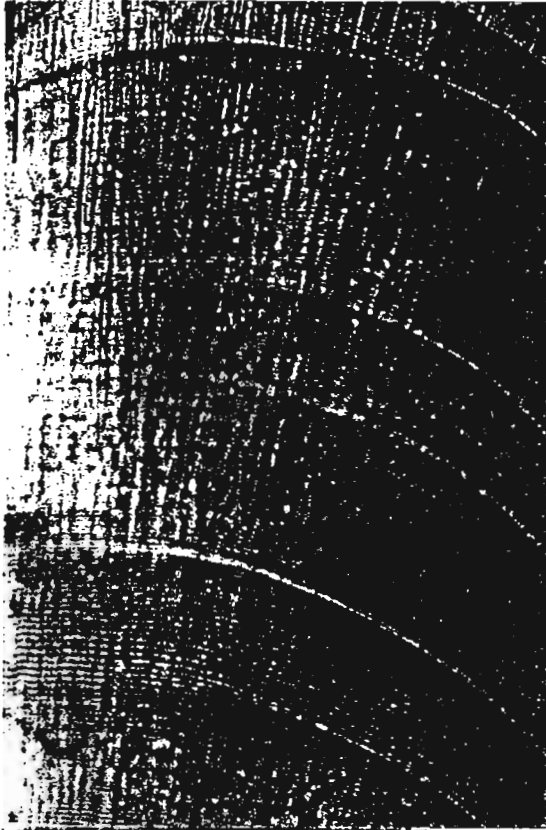


1

2



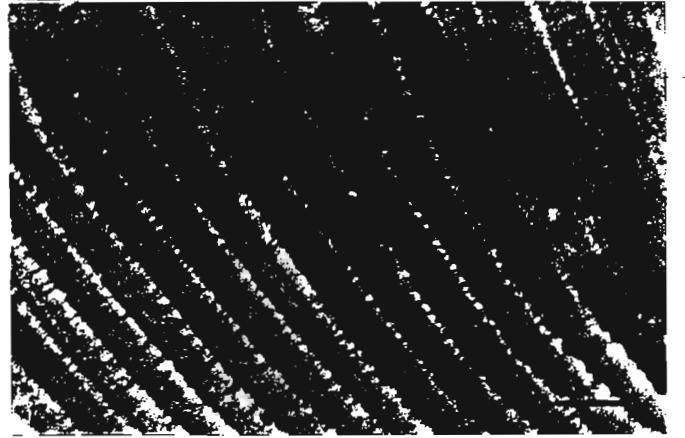
7



3



4



6

5

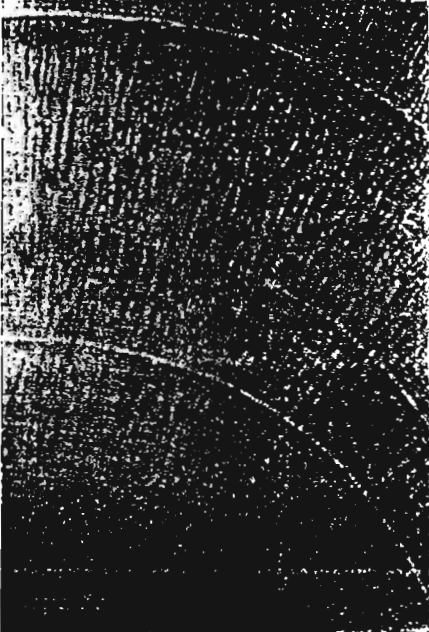


Figure 3

Légendes des figures 2 et 3

Figure 2 - Otolithes de *Beryx splendens* (FA : faux anneau ; Fo : focus ; Ma : marge ; Nu : nucleus)

- 1 - sexe indéterminé LF = 15 cm (G x 11 trait blanc = 1 mm)
- 2 - sexe femelle LF = 23 cm (G x 11 trait blanc = 1 mm)
- 3 - sexe femelle LF = 30 cm (G x 11 trait blanc = 1 mm) 4 - coupe transversale sexe femelle LF = 33 cm (G x 11 trait blanc = 1 mm)
- 5 - sexe mâle LF = 32 cm (G x 11 trait blanc = 1 mm)
- 6 - sexe mâle LF = 34 cm (G x 11 trait blanc = 1 mm)
- 7 - sexe femelle LF = 30 cm (G x 22 trait blanc = 0,5 mm)

Figure 3 - Coupes transversales d'otolithes de *Beryx splendens*

- 1 - sexe mâle LF = 22 cm (G x 220, trait noir = 50 μ)
- 2 - sexe indéterminé LF = 17 cm, distance au centre = 116 μ (G x 1375, trait noir = 10 μ)
- 3 - sexe femelle LF = 35 cm, distance au centre = 1 950 μ (G x 1375, trait noir = 10 μ)
- 4 - sexe femelle LF = 37 cm, distance au centre = 2 340 μ (G x 1375, trait noir = 10 μ)
- 5 - sexe femelle LF = 37 cm, distance au centre = 3 120 μ (G x 1375, trait noir = 10 μ)
- 6 - sexe femelle LF = 33 cm (G x 85, trait noir = 100 μ)
- 7 - sexe femelle LF = 33 cm, agrandissement de l'encadré de la photo 6 (G x 1 375, trait noir = 10 μ)

s'inversent. La lecture des annuli pose très souvent des problèmes d'interprétation en raison de la présence de marques accidentelles (faux anneaux, anneaux surnuméraires, anneaux dédoublés). Ces types de marques accidentelles se reconnaissent généralement à leurs formes irrégulières, à leur discontinuité ou à leur opacité plus faible (fig. 2).

3. MATERIEL ET METHODE

3.1. ECHANTILLONNAGE ET PRELEVEMENTS

Durant les campagnes scientifiques BERYX, des échantillons de *Beryx splendens* ont été congelés afin de réaliser à terre, dans de bonnes conditions, des prélèvements d'otolithes sagittae et d'écaillés. A ces prélèvements s'ajoutent ceux effectués sur des échantillons provenant de deux campagnes commerciales du "Humboldt" et du "Fukuju Maru" et de la campagne AZTEQUE. Dans la mesure du possible, au moins 5 poissons de chaque classe de taille de un cm et de chaque sexe ont été conservés en vue des prélèvements d'otolithes et d'écaillés. Au total, 610 prélèvements ont été réalisés (tableau 1), la gamme de taille des poissons concernés s'étalant de 13 à 52 cm, les plus petits provenant des campagnes au chalut de fond (BERYX 2, BERYX 11, AZTEQUE).

Tableau 1 - Caractéristiques des prélèvements effectués pour l'étude de croissance de *Beryx splendens*

	Dates	Mont	Effectifs/gammes de tailles (cm)						
			mâles		femelles		sexe indét.		total
BERYX 1 à 11	8/10/91 - 23/10/92	b	246	18-45	202	20-48	5	21-29	453
		d	8	27-45	30	30-52			38
		k	13	35-45	6	44-49			19
		Jumeau est					23	13-17	23
Humboldt	30/05 au 12/07/91	-	29	24-37	22	25-47	1	33	52
Fukuju Maru	21/11 au 12/12/88	-					21	26-39	21
Aztèque	12/02 au 16/02/90	Aztèque					4	14-20	4
								Total	610

Les otolithes furent extraites en soulevant l'opercule et les ouïes afin de faciliter la découpe au scalpel de la partie ventro-latérale de l'occipital postérieur sous lequel se trouve la cavité les contenant. Les écaillés furent prélevées avec une pince fine au niveau de la nageoire pectorale, légèrement en dessous de la ligne latérale, là où les écaillés sont les plus larges.

Otolithes et écailles furent lavées par frottement entre les doigts sous l'eau courante, séchées dans du papier absorbant puis conservées en local climatisé dans des sachets plastique avec une étiquette d'identification du prélèvement (numéro, date, campagne, mont, longueur, sexe).

3.2. LECTURE DES ECAILLES ET DES OTOLITHES

La lecture des otolithes et des écailles a été réalisée sur un fond noir en lumière directe à l'aide d'une loupe binoculaire aux grossissements 120 et 250. Les otolithes furent examinées dans l'huile de paraffine afin d'augmenter les contrastes.

Les écailles de *Beryx splendens* sont des écailles élasmoïdes de type cténoïde (fig. 1). Le rayon des écailles prélevées a été mesuré depuis le centre du focus jusqu'au bord antérieur à l'aide d'un micromètre oculaire ; le nombre de circuli fut déterminé juste à la limite du champ antérieur et du champ latéral (fig. 1), zone où la lecture s'est avérée la plus aisée. Une ou plusieurs écailles furent utilisées selon leur degré de lisibilité. Les écailles présentant des défauts de formation furent écartées.

Les otolithes de *Beryx splendens* présentent une alternance de zones claires et opaques bien visibles sur la partie antérieure de la face concave (fig. 2). Un anneau complet comprend une zone hyaline et une zone opaque ; il démarre au début de la zone hyaline et s'arrête à la fin de la zone opaque (fig. 2). Le nucleus est volumineux ; il est compté comme la première zone opaque (groupe 0⁺). Le centre de l'otolithe ou focus est repérable par une légère excroissance et par la convergence de sillons radiaux. Le focus a servi de point d'origine pour la mesure, à l'aide d'un micromètre oculaire, des rayons de l'otolithe entière et de chacun des anneaux.

Toutes les otolithes n'étant pas lisibles de la même façon, un coefficient de lisibilité a été affecté à chacune d'elles. L'échelle de 1 à 5 (tableau 2) utilisée par MASSEY & HORN (1990) leur a été appliquée. Les observations ont été pondérées en fonction de leur degré de lisibilité (tableau 2).

Tableau 2 - Echelle de lisibilité des otolithes et coefficients de pondération

niveau de lecture	coefficient de lisibilité	coefficient de pondération
clair et sans ambiguïté	1	4
très peu d'incertitude	2	3
incertitude raisonnable	3	2
beaucoup d'incertitude	4	1
illisible	5	0

3.3. COUPES FINES D'OTOLITHES

Du fait de l'impossibilité d'élever des *Beryx* en captivité, l'estimation du temps nécessaire à la formation du nucleus a été réalisée par comptage du nombre de stries supposées journalières. Des coupes fines ont été effectuées après inclusion dans une résine polyester sur un échantillon de 29 otolithes provenant d'individus des deux sexes et de tailles différentes.

Après plusieurs essais, le mélange retenu pour que la résine ne durcisse pas trop rapidement (1 à 2 heures) fut de 1% de durcisseur et d'une goutte de catalyseur (cobalt) pour 100 ml. Une fois versée dans un moule (boîte en plastique souple), la résine est placée dans un cristalliseur relié à une pompe à vide afin d'éviter l'apparition de bulles d'air qui risqueraient par la suite de nuire à la qualité des coupes. Les otolithes sont déposées sur une première couche de résine en fin de durcissement et recouvertes par une seconde couche liquide. Une fois durci, le bloc est démoulé puis débité à l'aide d'une grande scie circulaire diamantaire en petits blocs numérotés contenant chacun une otolithe. Les blocs sont ensuite coupés en deux à l'aide d'une petite scie circulaire à lame diamantaire, la coupe traversant l'otolithe en son centre. Cette même scie est utilisée pour la réalisation d'une coupe d'une épaisseur de 150 à 250 microns après qu'un des demi-blocs ait été collé sur une lame (colle cyanocrylate). Les coupes sont polies puis recouvertes une ou deux fois par un mélange d'acide HCl à 2% pendant 30 secondes avant d'être rincées. L'acide, en attaquant les cristaux de carbonates de calcium, augmente le contraste entre les stries. La lecture des stries journalières est effectuée sous un microscope optique aux grossissements 400 et 1000 (objectif à immersion).

Les coupes fines d'otolithes ont été réalisées pour estimer la durée de formation du nucleus ; le comptage de toutes ses stries est en effet envisageable car elles ne sont pas trop nombreuses et sont généralement bien visibles et suffisamment espacées (fig. 3). Du fait de l'existence d'annuli sur les otolithes, l'estimation des paramètres de croissance à partir de la lecture des stries journalières (RALSTON & MIYAMOTO, 1981 ; RALSTON & MIYAMOTO, 1983 ; RALSTON, 1984 ; RALSTON & WILLIAMS, 1988 ; SMITH & KOSTLAN, 1991) n'a pas été envisagée.

3.4. VALIDATION

Plusieurs méthodes de validation permettent de vérifier que les marques périodiques sont bien annuelles. La plus utilisée porte sur la mesure de la marge (distance entre le bord de l'otolithe ou de l'écaille et l'extrémité du dernier anneau) d'échantillons récoltés tout au long d'une année. L'évolution de son accroissement au fil du temps permet de montrer si un ou plusieurs anneaux sont formés par an. Les marges des otolithes de *Beryx splendens* ont été

mesurées en même temps que les rayons des anneaux. Le calcul d'un indice de marge (largeur de la marge divisée par celle du dernier anneau) est utilisé pour décrire l'évolution de l'accroissement marginal dans le temps.

Lorsqu'une analyse des distributions des fréquences de tailles est réalisable, il devient possible de comparer les valeurs des différents modes obtenus aux longueurs fournies par l'équation de Von Bertalanffy pour chaque groupe d'âge. Bien qu'il ne s'agisse pas à proprement parler d'une validation de la lecture des otolithes, la comparaison permet de s'assurer que les résultats obtenus dans les deux cas ne sont pas trop discordants. En raison de leurs sélectivités différentes, la palangre et le chalut de fond n'échantillonnent pas la population de *Beryx splendens* de la même manière. La gamme de taille provenant du chalut est notamment plus étendue que celle obtenue avec la palangre qui ne fournit le plus souvent que des distributions unimodales. La séparation des modes n'a donc été réalisée qu'à partir des distributions de fréquences de tailles obtenues à l'aide du chalut. Elle a été effectuée grâce au logiciel MULTIFAN (1988) qui utilise la méthode du "maximum de vraisemblance" pour estimer, à partir de plusieurs échantillons, le nombre et la valeur des modes permettant d'expliquer au mieux les distributions de fréquences de tailles, et d'estimer ensuite les paramètres de croissance K et L_{∞} .

Le comptage des stries d'accroissement journalier sur plusieurs zones hyalines ou opaques peut aussi permettre de vérifier la périodicité des annuli ; il implique toutefois que les stries journalières soient elles-mêmes validées comme telles (examens d'otolithes de larves nées en captivité, captures et recaptures après marquage chimique, identification de discontinuités correspondant à des événements naturels liés aux cycles lunaire, saisonnier et annuel).

3.5. RETRO-CALCUL DES TAILLES

Cette méthode permet, à partir d'une relation entre la longueur de l'otolithe et celle du poisson, d'estimer rétrospectivement les tailles que présentait un poisson aux différents âges correspondants aux marques périodiques lues sur ses tissus durs. C'est une méthode qui peut compenser dans certains cas le manque d'observations. Les relations entre les pièces dures et la taille du poisson peuvent également trouver une application dans l'estimation de la taille des proies consommées par des organismes ichtyophages. La littérature concernant l'utilisation du rétro-calcul des tailles est très abondante et plusieurs auteurs proposent des revues critiques sur le sujet (HILE, 1970 ; CARLANDER, 1981 ; BAGLINIERE & OMBREDANE, 1990 ; FRANCIS, 1990), notamment sur le choix des modèles mathématiques proposés pour décrire la relation liant la taille des poissons à celle des pièces dures.

Outre la représentation graphique des observations, les critères de sélection de cette relation sont, comme pour toute régression, l'analyse graphique et statistique des résidus (ϵ). Ceux-ci doivent se distribuer selon une loi normale et avoir une moyenne nulle et une variance constante. Ces conditions peuvent être supposées réalisées lorsque, pour un risque de 5% et un effectif supérieur à 30, au moins 95% des résidus réduits ($\epsilon_r = \epsilon/\sigma$) sont compris dans l'intervalle $\pm 1,96$ et 66% au moins dans l'intervalle $\pm 0,95$ (TRANCHEFORT, 1974, *in* BAGLINIERE & OMBREDANE, 1990). Des tests statistiques peuvent compléter l'analyse afin de vérifier que la distribution des résidus est normale (test de Kolmogorov-Smirnov) et que leur moyenne est nulle (test de Student). Si le choix subsiste entre plusieurs relations, la valeur du coefficient de corrélation R peut être utilisée pour comparer les modèles à condition qu'ils aient le même nombre de paramètres. L'intérêt de l'introduction d'un nouveau paramètre dans un modèle (par exemple passage d'un polynôme de degré 2 à un polynôme de degré 3) peut être vérifié par le test de Fischer (SNEDECCOR & COCHRAN, 1971).

Les relations entre les tailles de *Beryx splendens*, les rayons des otolithes, les rayons des écailles et le nombre de circuli des écailles ont été établies dans chacun des cas après avoir sélectionné la meilleure régression à partir des principaux modèles proposés dans la littérature. Les relations mâles et femelles ont été supposées décrites par le même modèle mathématique. Lorsque cela fut possible, le rétro-calcul des tailles a permis de comparer les paramètres de croissance obtenus à partir des tailles observées et des tailles rétro-calculées.

3.6. ESTIMATION DES PARAMETRES DE CROISSANCE

Les paramètres de l'équation de Von Bertalanffy (2) peuvent être estimés de plusieurs façons. La méthode de FORD (1933) et WALFORD (1946), basée sur une transformation logarithmique de cette équation, permet d'obtenir une relation linéaire (3) liant la taille à un instant t à la taille à un instant t+1. L'estimation de K et L_∞ peut être obtenue graphiquement ou de façon plus précise par une régression linéaire.

$$(2) \quad L_t = L_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)}]$$

$$(3) \quad L_{(t+1)} = a + b \cdot L_{(t)} \quad \text{avec } K = -\ln b \text{ et } L_\infty = a/(1-b)$$

Il est possible d'utiliser la méthode de Von Bertalanffy qui fournit les estimations de K et de t_0 à condition de connaître L_∞ , ou au moins une valeur approchée (plus grandes tailles capturées). L'équation (2) est transformée de manière à obtenir une régression linéaire (4).

$$(4) \quad -\ln (1-L_{(t)}/L_\infty) = a + b \cdot t \quad \text{avec } K = b \text{ et } t_0 = -a/K$$

Les paramètres de croissance K , t_0 et L_{∞} peuvent également être estimés directement par une régression non linéaire utilisant la méthode des moindres carrés ; cette méthode nécessite de nombreux calculs ; ils furent réalisés à l'aide du logiciel SAS (1988) suivant la méthode de MARQUARDT (1963, *in* SAS, 1988) qui utilise les dérivées partielles de l'équation (2).

4. RESULTATS

L'existence d'annuli n'ayant pu être mis en évidence sur les écailles de *Beryx splendens*, seule la lecture des otolithes a permis le calcul des paramètres de croissance.

4.1. VALIDATION DE LA LECTURE

4.1.1. NIVEAUX DE LISIBILITE

Le degré de lisibilité des otolithes diminue généralement avec l'âge des poissons ; toutefois, le pourcentage d'otolithes totalement illisibles est inférieur à 5% (tableau 3). Les pourcentages correspondant aux différents niveaux de lisibilité des mâles et des femelles sont proches ; les niveaux 1 à 3, qui représentent aucune ou peu d'incertitude sur la lecture, rassemblent 73,6% des observations. Le pourcentage élevé de niveau 1 (50%) pour les poissons de sexe indéterminé s'explique par un grand nombre d'individus immatures de petites tailles dont les otolithes ne sont constituées que d'un seul (nucleus) ou de deux anneaux tout au plus. Les résultats les concernant ont été affectés à la fois aux sexes mâles et femelles.

Tableau 3 - Fréquences et pourcentages d'otolithes par niveaux de lisibilité et par sexe (N = effectif).

Niveaux de lisibilité	femelles		mâles		indéterminés		total	
	N	%	N	%	N	%	N	%
1	4	1,5	20	6,8	27	50,0	51	8,4
2	35	13,5	63	21,3	5	9,3	103	16,9
3	138	53,1	148	50,0	9	16,7	295	48,4
4	73	28,1	52	17,6	7	13,0	132	21,6
5	10	3,8	13	4,4	6	11,1	29	4,8
Total	260	100,0	296	100,0	54	100,0	610	100,0

4.1.2. POSITION DES ANNEAUX SELON LES GROUPES

La figure 4 présente les longueurs moyennes des rayons des différents numéros d'anneaux en fonction du sexe et du groupe d'âge supposé. Les valeurs moyennes de ces longueurs, calculées pour des anneaux de mêmes numéros mais formés à différentes années, varient peu. Cette stabilité dans le temps confirme que les marques sont effectivement périodiques avec un cycle régulier et qu'il n'y a pas résorption d'anneau au fur et à mesure de la croissance. Ces graphiques attestent d'une interprétation correcte des anneaux ; en particulier il ne semble pas y avoir eu de comptages surnuméraires vers le bord de la marge. Les rayons moyens des annuli sont présentés dans le tableau 4 où ils sont par ailleurs comparés à ceux qui ont été déterminés au Japon (IKENOUE, 1969) et en Nouvelle-Zélande (MASSEY & HORN, 1990). Si l'on considère, comme MASSEY & HORN, que le premier anneau compté par IKENOUE est un faux anneau entraînant par la suite un décalage entre les numéros d'annuli, les observations deviennent remarquablement similaires.

Tableau 4 - Longueurs moyennes des rayons des annuli des otolithes de *Beryx splendens* ; comparaison avec d'autres études

		Longueurs moyennes des rayons (mm)														
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Nouvelle Calédonie ¹	mâles (effectif*)	5,02 617	5,67 596	6,13 508	6,53 381	6,91 293	7,20 248	7,49 179	7,67 112	7,83 55	8,05 31	8,25 18	8,43 17	8,52 10	8,68 9	
	féelles (effectif*)	5,06 470	5,72 470	6,20 414	6,59 325	6,95 285	7,28 245	7,58 195	7,82 150	8,06 122	8,31 94	8,53 76	8,74 56	8,85 41	8,99 30	9,19 24
Nouvelle Zélande ²	mâles	4,99	5,50	6,01	6,48	6,83	7,11									
	féelles	5,04	5,58	6,05	6,54	6,92	7,21									
Japon ³		2,80	4,80	5,63	6,11	6,49	6,75	7,02								

1 Cette étude

2 Palliser Bank (MASSEY & HORN, 1990)

3 Sagami Bay (IKENOUE, 1969)

* après pondération en fonction du niveau de lisibilité

4.2. INTERPRETATION DE LA STRUCTURE DU NUCLEUS

4.2.1. NOMBRE DE STRIES JOURNALIERES

Le nombre moyen de stries supposées journalières observées pour le nucleus sur chaque coupe fine est représenté sur la figure 5 en fonction des tailles des individus (tous sexes confondus). Une des difficultés de lecture réside dans la détermination de la limite exacte du

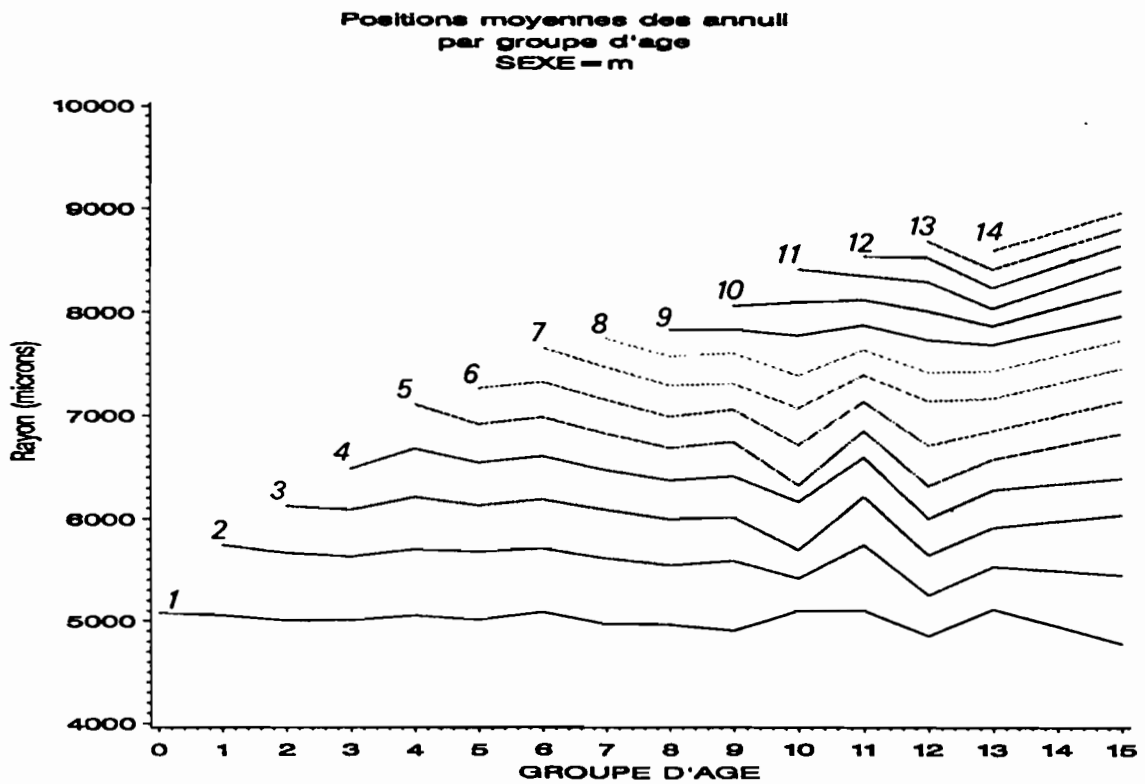
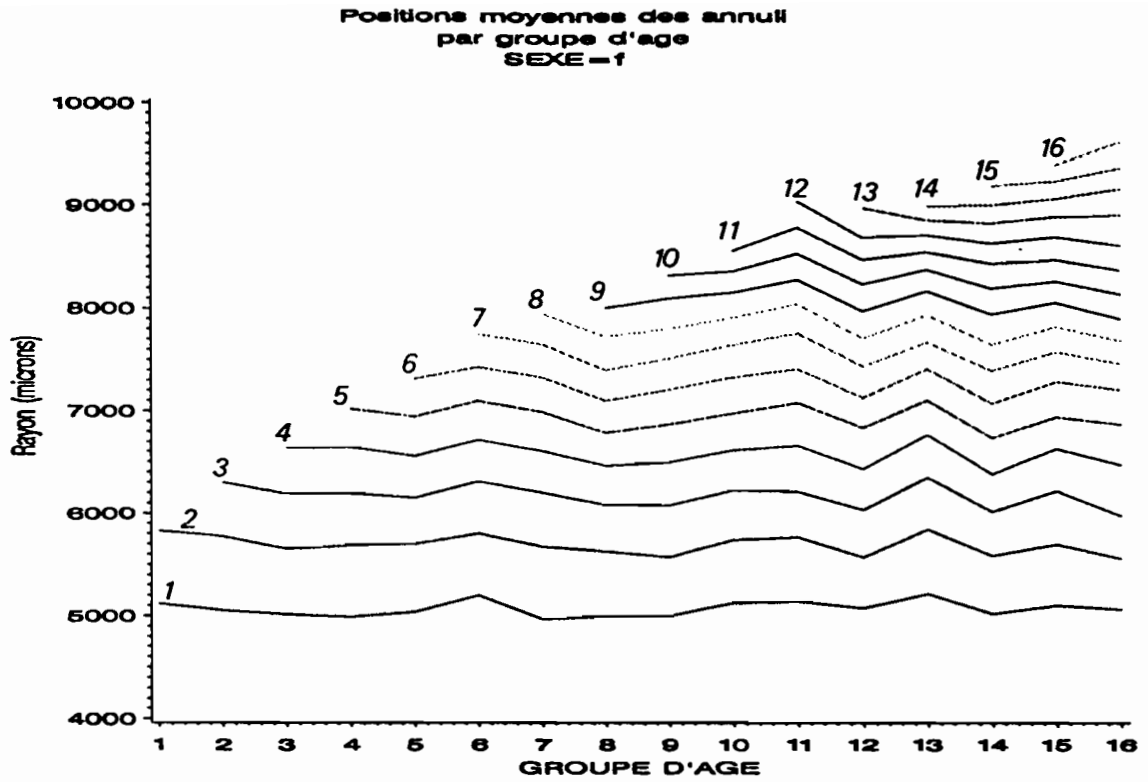


figure 4 - Longueurs moyennes des rayons des annuli des otolithes sagitta de *Beryx splendens*, par sexe et selon les groupes d'âges estimés (le numéro correspond au noyau).

nucleus, ce qui peut expliquer certaines valeurs parfois élevées. Les poissons de taille inférieure à 17 cm présentent pour la plupart des otolithes à nucleus incomplètement formé (absence d'une première zone hyaline). La moyenne de 297 stries obtenue pour l'ensemble des observations correspondrait à un temps de formation de près de 10 mois. Ces résultats concordent avec ceux de MASSEY & HORN (1990) qui, à partir d'une coupe examinée au Southwest Fisheries Centre, Honolulu Laboratory, par M. SAMPAGA, estiment la durée de formation du nucleus à 10 mois.

4.2.2. OBSERVATIONS PARTICULIERES

Les coupes fines d'otolithes montrent en leur centre un ou plusieurs noyaux, parfois jusqu'à 4 ou 5 alignés, entourés de la strie initiale. Selon CAMPANA & NEILSON (1985), il est probable que ces noyaux primordiaux calcifiés sont excrétés par les cellules de l'oreille interne. Sur certaines des coupes fines réalisées, une marque de discontinuité apparaît au centre de l'otolithe qui semble correspondre à une périodicité d'environ 8 à 10 jours (fig. 3). Il est possible qu'elle reflète un événement particulier du développement de la larve comme par exemple la résorption du sac vitellin et/ou l'ouverture de la bouche et le début de l'alimentation [MASUZAWA *et al.* (1975) estiment que le début de l'alimentation intervient au bout de 7 jours]; toutefois l'interprétation des premières stries est délicate et JONES & BROTHERS (1987) ont montré qu'elles ne correspondaient pas forcément à des stries journalières lorsque les conditions de croissance ne sont pas optimales.

D'autres marques de discontinuité apparaissent régulièrement sur l'ensemble de l'otolithe (fig. 3). Le nombre de stries compris entre ces marques est souvent proche de 30 ou d'un de ses multiples (fig. 3), ce qui pourrait refléter l'influence du cycle lunaire.

4.3. INDICE DE CROISSANCE MARGINALE

Malgré l'irrégularité de l'échantillonnage due aux impératifs de programmation des campagnes, l'évolution dans le temps de l'indice d'accroissement marginal (fig. 6) montre clairement l'existence d'une périodicité annuelle et confirme la formation sur une année d'une zone hyaline (étroite) et d'une zone opaque (large). La courbe atteint son maximum après le mois de février et indique un début de formation de l'annulus (début de la zone hyaline) entre le mois de mars et le mois de juin. Il semble ainsi raisonnable de prendre le 1er mai comme date de début de formation des annuli. La zone opaque de croissance rapide semblerait démarrer après septembre.

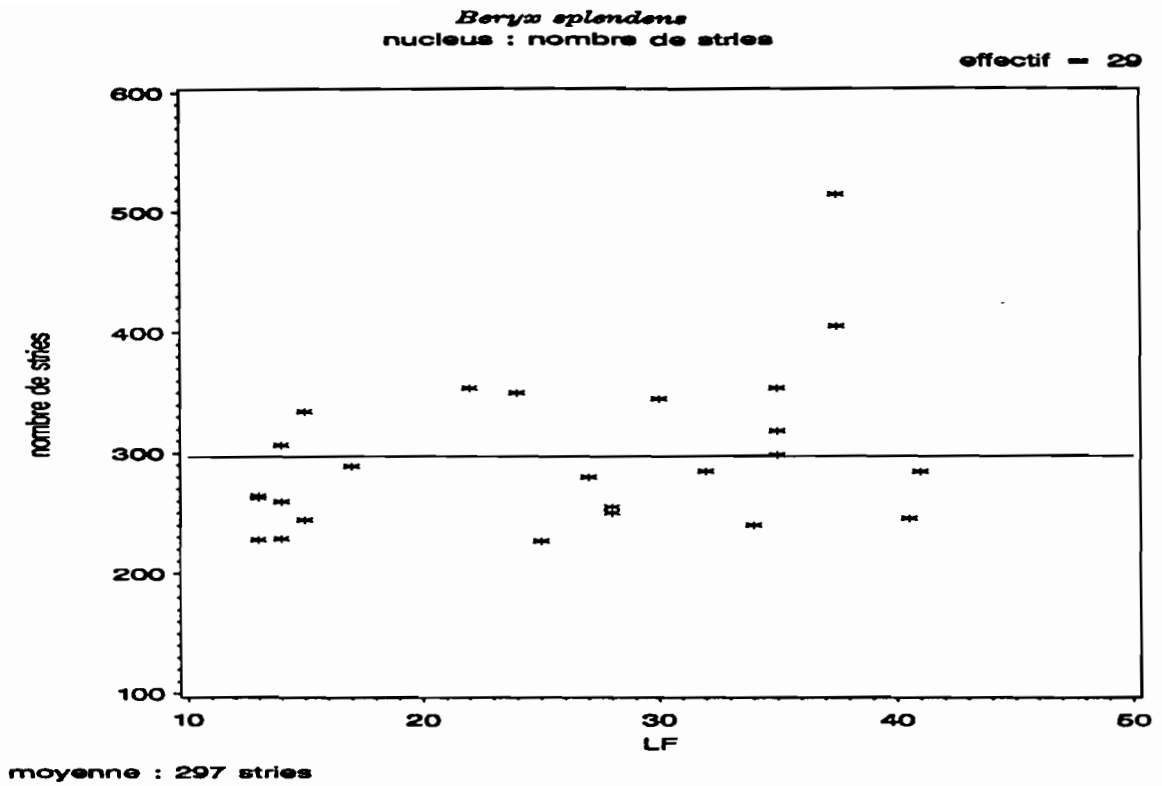


figure 5 - Nombres de stries de croissance journalière du nucleus observés sur les coupe fines d'otolithes sagitta de *Beryx splendens* (LF : longueur à la fourche en cm).

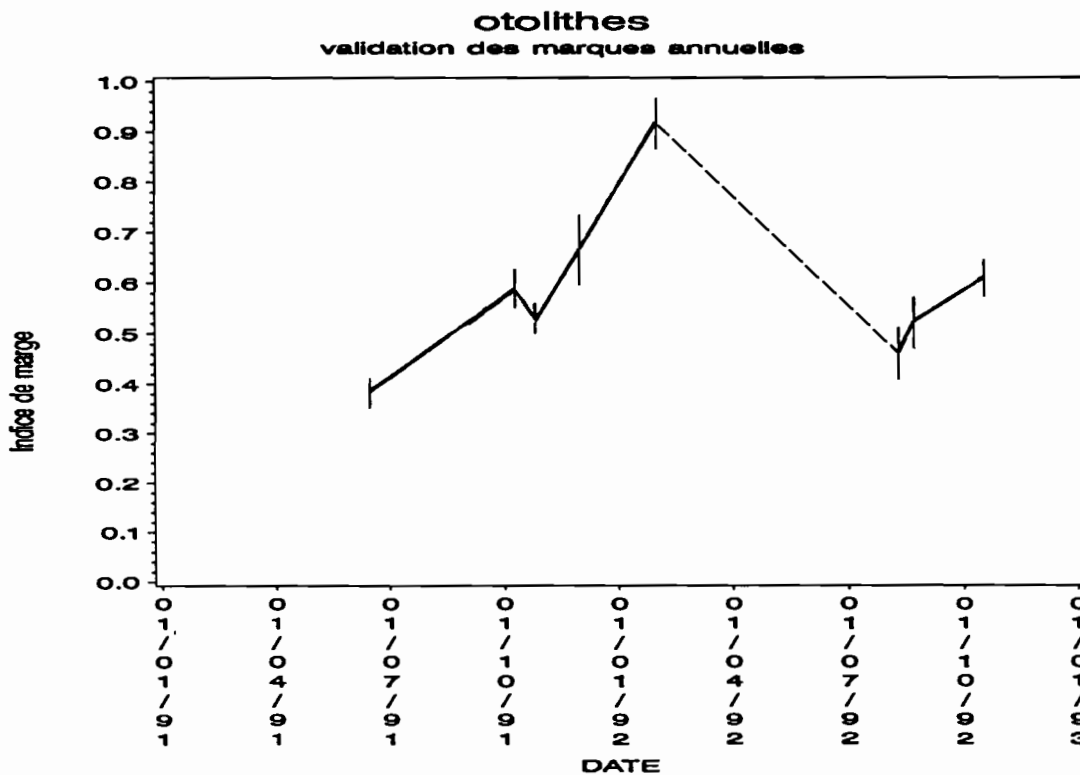


figure 6 - Evolution dans le temps de l'indice de croissance marginal des otolithes sagitta de *Beryx splendens* (barres verticales = intervalles de confiance au seuil 5%).

4.4. DETERMINATION DE L'AGE

L'étude de la reproduction de *Beryx splendens* sur les monts sous-marins de Nouvelle-Calédonie a mis en évidence une période de ponte en saison chaude, principalement en décembre et janvier. Dans un souci de simplification, la date de naissance a été fixée au 1er janvier. Lors de la lecture des otolithes, le premier annulus présentait très souvent une zone hyaline réduite (fig. 2) et parfois même inexistante. Or, la durée de formation du nucleus, estimée à environ 300 jours, implique que le premier anneau démarre sa formation à la fin du mois d'octobre, au début de la période de croissance rapide de l'annulus, ce qui expliquerait effectivement que la première zone hyaline de croissance lente soit réduite ou inexistante.

Pour calculer l'âge d'un poisson dont l'otolithe présente plusieurs annuli, il faut donc finalement additionner la durée de formation du nucleus (10 mois) et du premier anneau incomplet (6 mois) à autant d'années entières que d'annuli complets. De plus, il faut y ajouter la durée de formation de la marge ; celle-ci correspond au produit de l'indice d'accroissement de la marge par une durée d'un an. La date de naissance théorique de chaque individu a été déterminée en retranchant de la date de capture l'âge du poisson ainsi obtenu.

4.5. RETRO-CALCUL DES TAILLES

4.5.1. CHOIX DES REGRESSIONS

Le tableau 5 regroupe les résultats des tests concernant les régressions réalisées pour la relation liant la taille aux rayons des otolithes à partir des modèles mathématiques proposés par différents auteurs (LEA, 1910 ; LEE, 1912 *; SHERRIF, 1922 *; CARLANDER, 1950 ; JONSSON & STENSETH, 1977 ; MONASTYRSKY, 1930 *; DUNCAN, 1980). Un test de pente (SNEDECOR & COCHRAN, 1971) met en évidence une différence significative au seuil 1% entre les rayons des otolithes mâles et femelles ($F = 58,5 > 6,63$). Les représentations graphiques correspondantes sont présentées sur la figure 7 et permettent d'écarter en premier lieu le modèle linéaire de Lea, ce que confirme l'analyse statistique des résidus (non centrés sur zéro et de distribution non normale). Seul le modèle de Lee donne des résidus réduits dont les

* In BAGLINERE & OMBREDANE (1990)

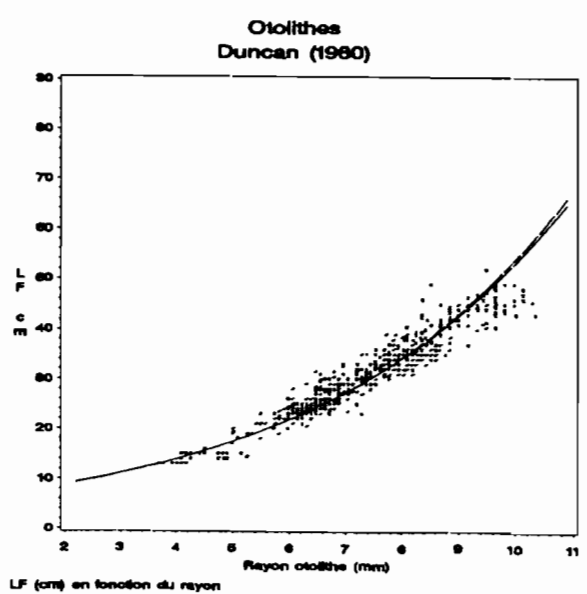
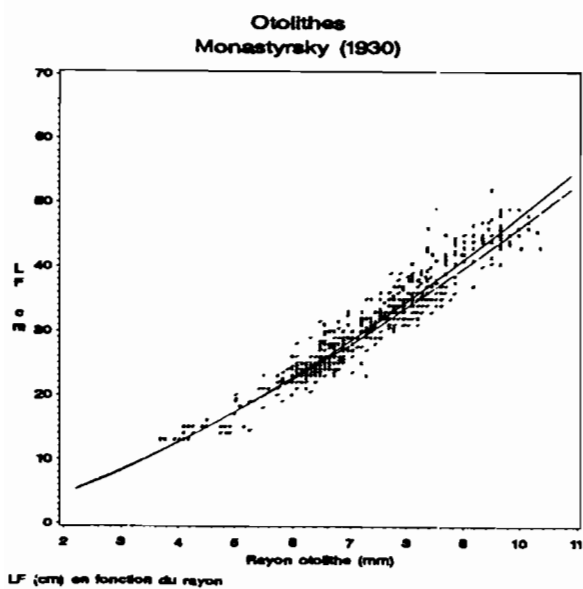
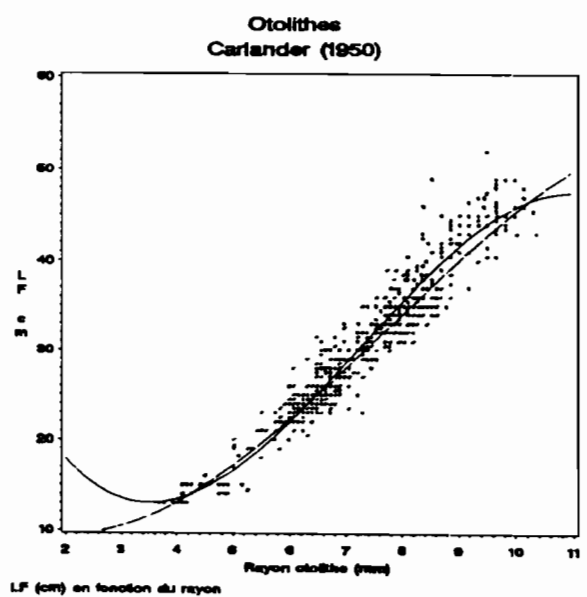
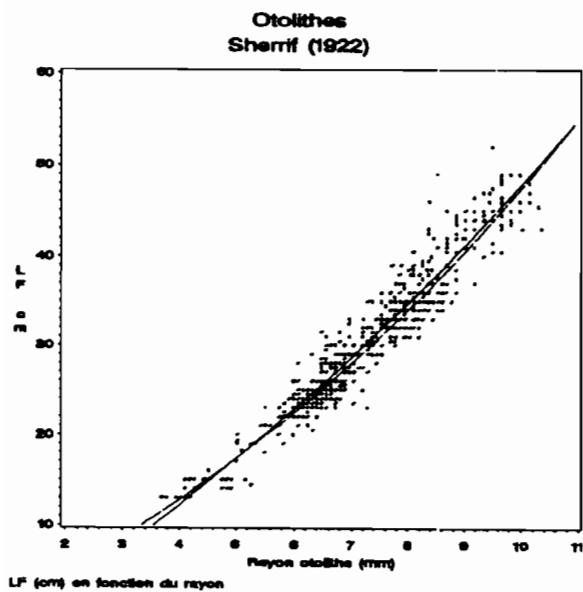
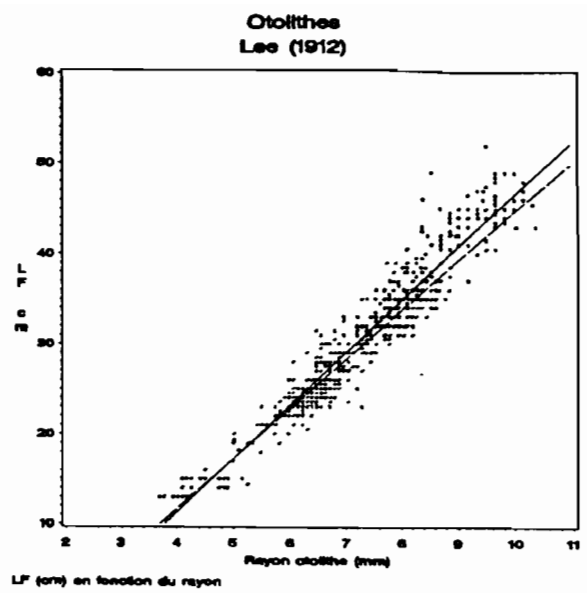
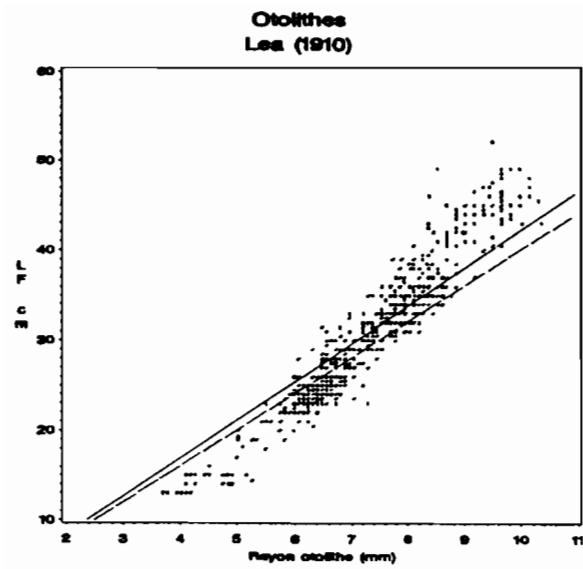


figure 7 - Longueurs des *Beryx splendens* (LF en cm) en fonction du rayon de leurs otolithes sagitta. Représentation des différents modèles de régression testés.

modèles proposés. Bien que le modèle de Monastyrsky présente un coefficient de corrélation légèrement supérieur à celui de Lee, la distribution des résidus n'est normale pour aucun sexe ; de plus il nécessite une transformation de variable qui entraîne un biais lors du retour aux données initiales (TOMASSONE *et al.*, 1983). Le modèle linéaire de Lee apparaît finalement comme le plus apte à décrire la relation liant la taille des poissons aux rayons de leurs otolithes ; il répond de plus au critère de simplicité.

Tableau 5 - Critères statistiques obtenus pour les différentes régressions réalisées entre les tailles des *Beryx* et les rayons des otolithes. (Effectifs après pondération : 618 femelles et 765 mâles).

Modèle	Nb. paramètres	sexe	R ²	% ε _r interv. ± 0,95	% ε _r interv. ± 1,96	α (risque de 1ère espèce)		
						Test 1	Test 2	Test 3
Y = a X Lea	1	m		-	-		<0,001	<0,001
		f		-	-		<0,001	<0,001
Y = a ₀ +a ₁ X Lee	2	m	0,92	69	95	<0,001	<0,001	0,996
		f	0,94	68	96	<0,001	0,884	0,996
Y = a ₀ +a ₁ X+a ₂ X ² Sherrif	3	m		69	94	<0,001	<0,001	0,998
		f		70	95	<0,001	0,533	0,998
Y = a ₀ +a ₁ X+a ₂ X ² +a ₃ X ³ Carlander	4	m		70	94	0,008	<0,001	0,993
		f		71	94	<0,001	0,291	0,997
Y = a ₀ +a ₁ X+a ₂ X ² +a ₃ X ³ +a ₄ X ⁴ Jonsson & Stenseth	5	m		71	94	<0,001	<0,001	0,997
		f		71	94	0,260	0,289	0,995
Y = b X ^a (Log Y=Log b+aLog X) Monastyrsky	2	m	0,93	69	94		0,003	0,997
		f	0,95	71	95		<0,001	0,997
Y = b e ^{aX} (Log Y = Log b+ aX) Duncan	2	m	0,93	67	93		0,022	0,993
		f	0,94	67	94		<0,001	0,990

Test 1 (Fischer) : Ho (hypothèse nulle) : la valeur du dernier paramètre de la régression n'est pas différente de zéro ; si α < 5% Ho est rejetée

Test 2 (Kolmogorov) : Ho : la distribution des résidus réduits est normale ; si α < 5% Ho est rejetée

Test 3 (Student) : Ho : la valeur moyenne des résidus est nulle ; si α < 5% Ho est rejetée

Les différents modèles testés pour la relation taille/rayon de l'otolithe ont été repris pour les relations taille/rayon de l'écaille et taille/nombre de circuli de l'écaille. Contrairement à ce qui est observé pour les otolithes, les écailles mâles et femelles ne présentent pas de différences significatives au seuil 5% (F = 0,756 < 254 pour les rayons et F = 3,616 < 3,86 pour les circuli). Les résultats des tests statistiques sont présentés dans les tableaux 6 et 7 et les représentations graphiques sur les figures 8 et 9. Quel que soit le modèle, les résidus réduits présentent des pourcentages dans les intervalles de ±0,95 et ±1,96 au moins égaux aux seuils fournis par TRANCHEFORT (1974, *in* BAGLINIERE & OMBREDANE, 1990). Dans le cas de la relation taille/rayon de l'écaille, l'analyse statistique des résidus (tableau 6) montre que la distribution n'est normale pour les deux sexes que dans le cas du modèle de Monastyrsky ; c'est

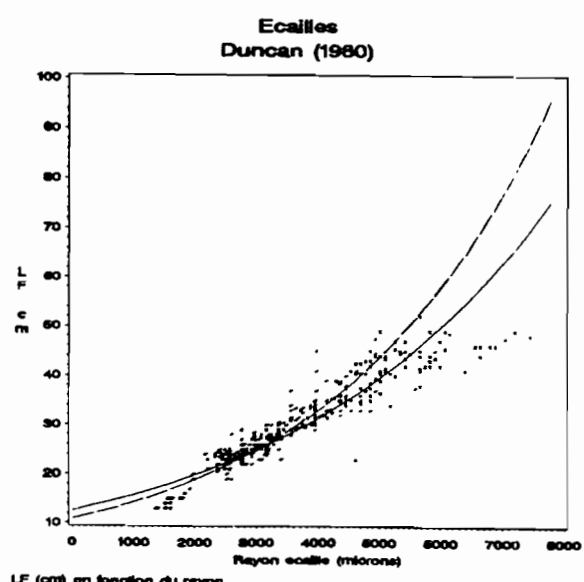
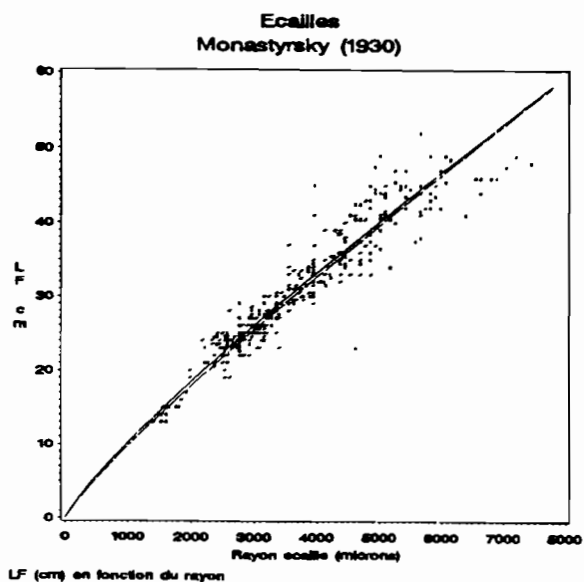
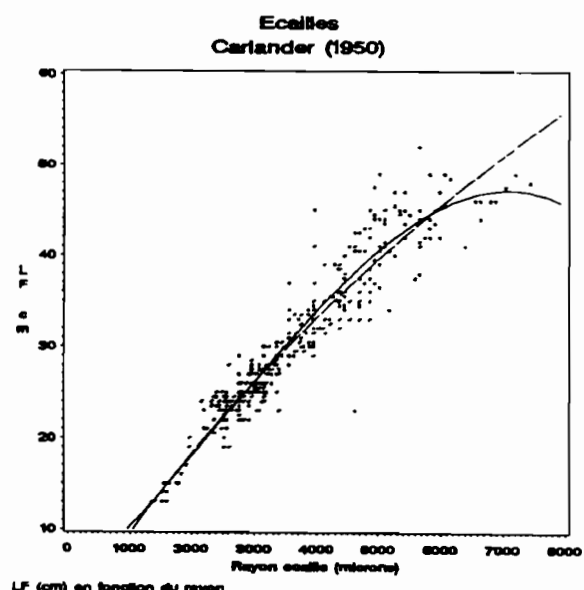
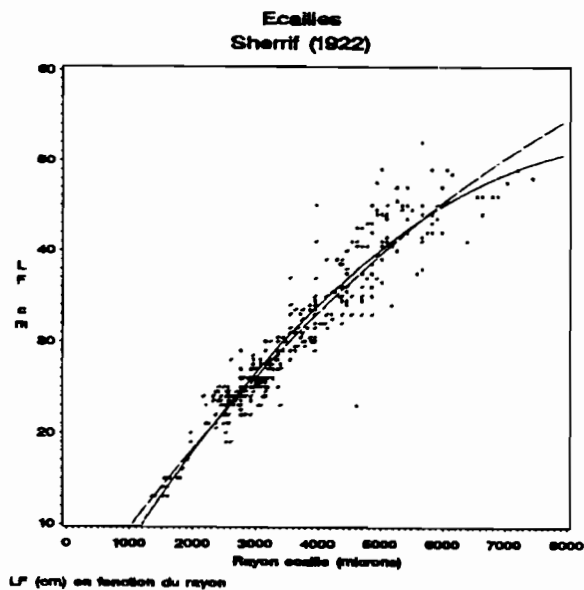
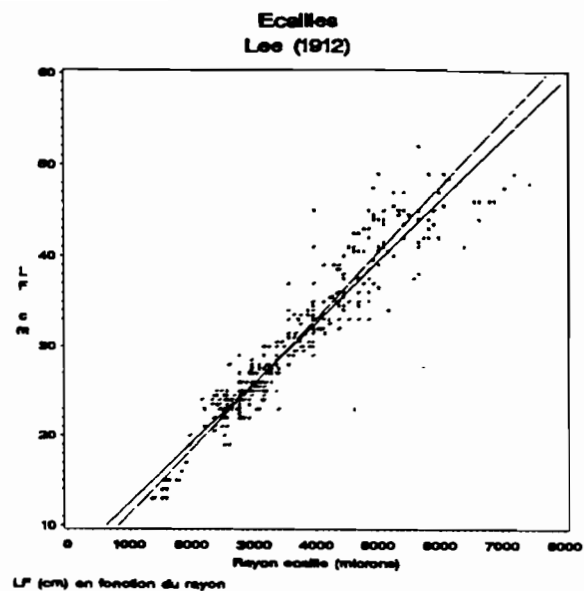
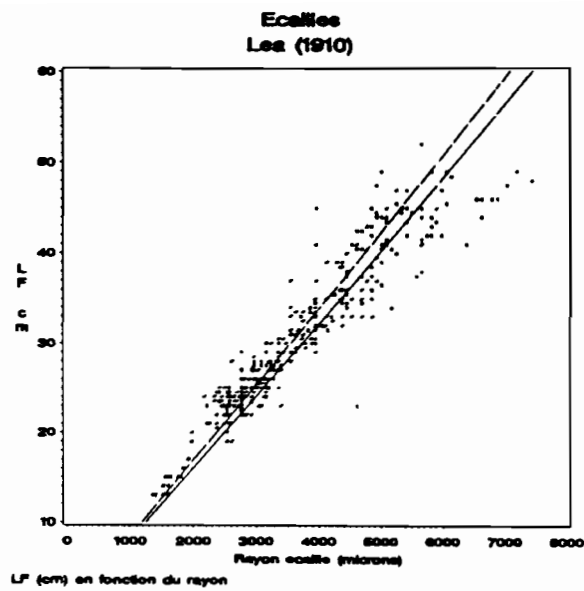


figure 8 - Longueurs des *Beryx splendens* (LF en cm) en fonction du rayon de leurs écailles. Représentation des différents modèles de régression testés.

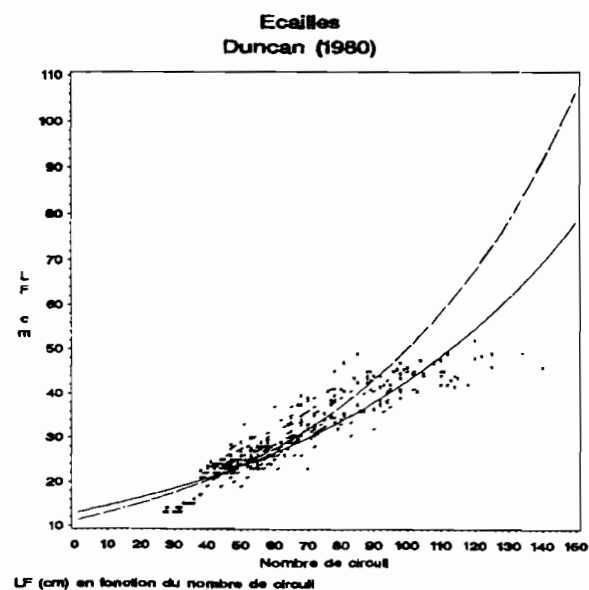
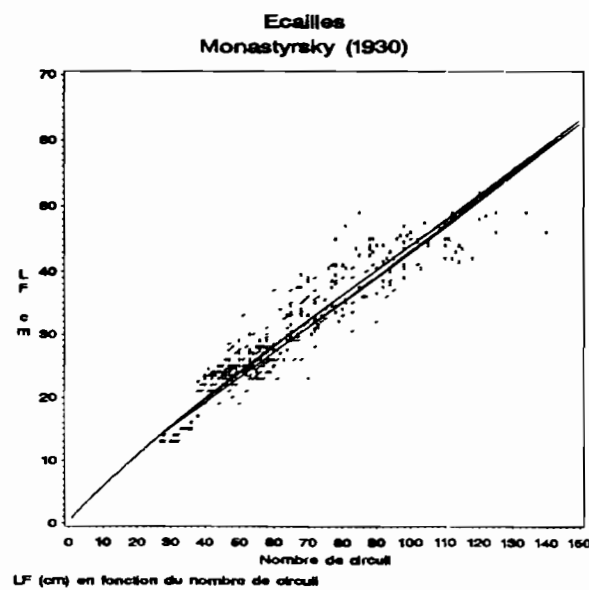
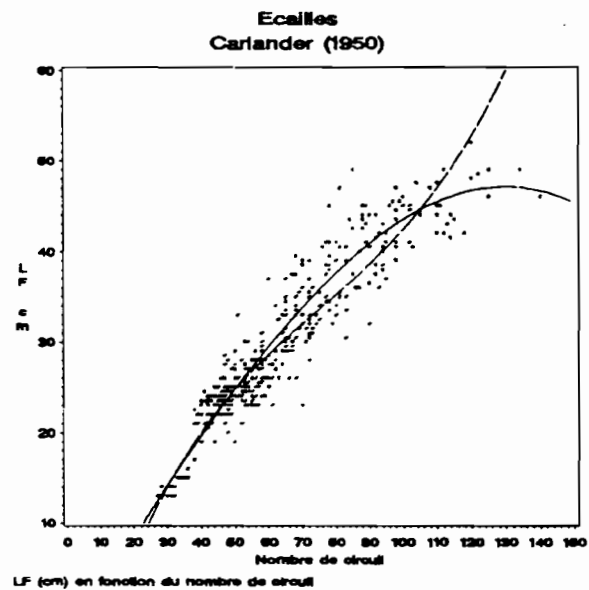
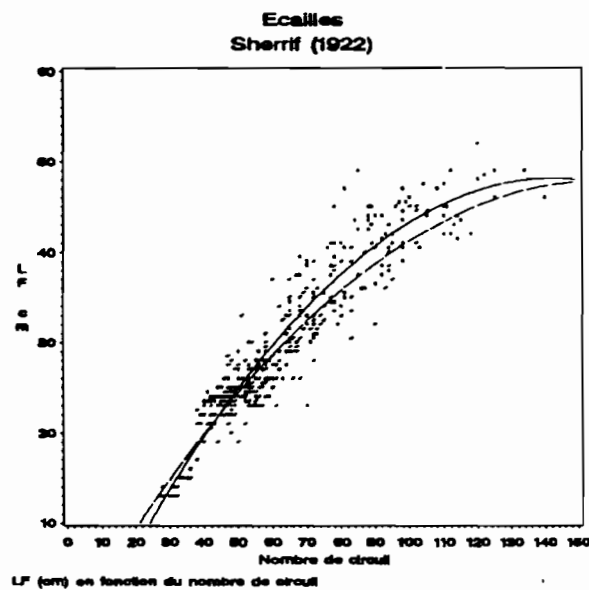
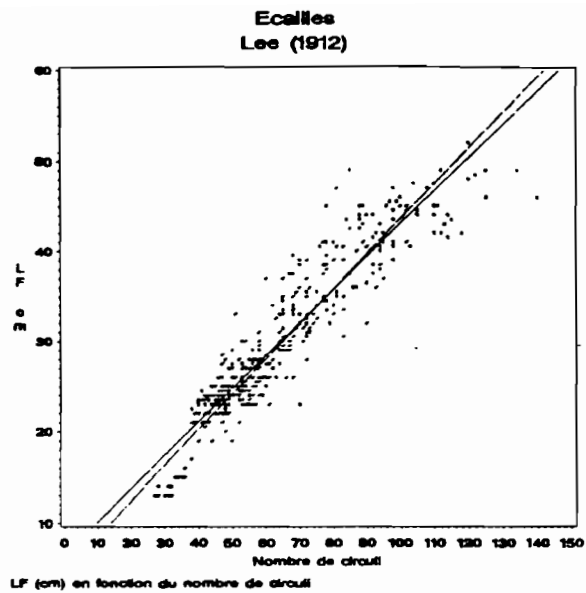
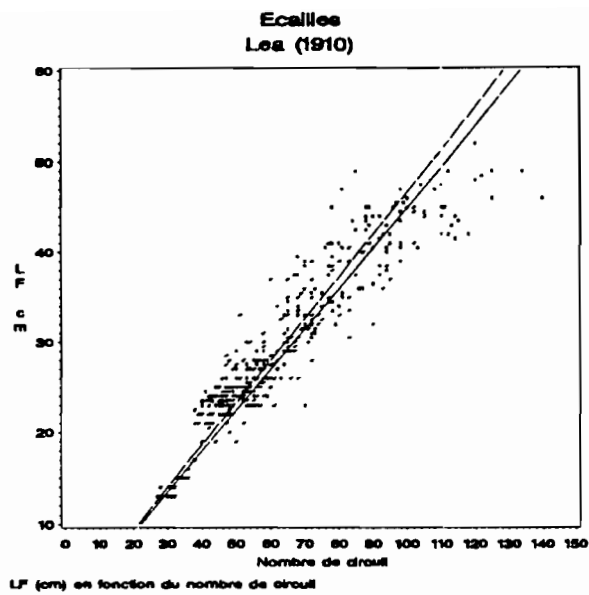


figure 9 - Longueurs des *Beryx splendens* (LF en cm) en fonction du nombre de circoli de leurs écailles. Représentation des différents modèles de régression testés.

donc celui-ci qui sera retenu. Dans le cas de la relation taille/nombre de circuli de l'écaille, les modèles de Lee, Sherrif et Monastyrsky répondent aux critères de sélection (paramètres significatifs, résidus de moyennes nulles et de distributions normales) ; le choix final dépend donc du critère de simplicité et se porte sur le modèle linéaire de Lee.

En résumé, les relations entre les tailles, les rayons des otolithes et le nombre de circuli sont décrites par le modèle linéaire de Lee tandis que la relation entre les tailles et les rayons des écailles est décrite par le modèle de Monastyrsky. Les paramètres estimés des régressions sont regroupés dans le tableau 8 et la représentation graphique des résidus réduits pour chacune de ces relations est présentée sur la figure 10.

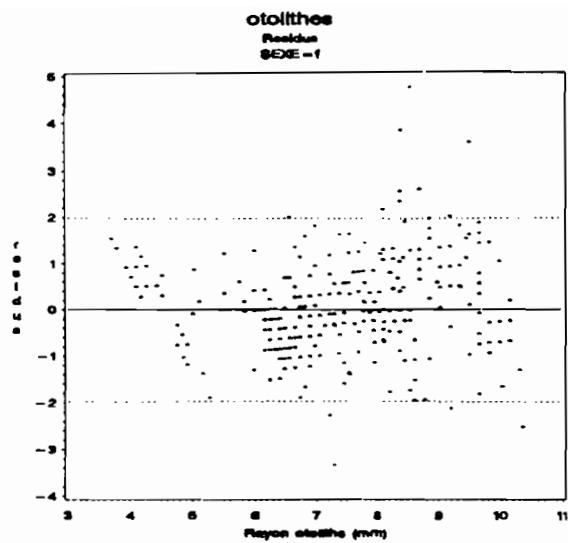
Tableau 6 - Critères statistiques obtenus pour les différentes régressions réalisées entre les tailles des *Beryx* et les rayons des écailles. (Effectifs : 314 femelles et 350 mâles).

Modèle	Nb. paramètres	sexe	R ²	% ε _r interv. ± 0,95	% ε _r interv. ± 1,96	α (risque de 1ère espèce)		
						Test 1	Test 2	Test 3
Y = a X Lea	1	m					0,040	0,081
		f					<0,001	0,009
Y = a ₀ +a ₁ X Lee	2	m	0,90	82	97	<0,001	0,799	0,993
		f	0,90	84	97	<0,001	0,029	0,986
Y = a ₀ +a ₁ X+a ₂ X ² Sherrif	3	m		83	97	0,011	0,514	0,996
		f		84	96	<0,001	<0,001	0,994
Y = a ₀ +a ₁ X+a ₂ X ² +a ₃ X ³ Carlander	4	m		83	97	0,869		
		f		85	97	0,010	<0,001	0,999
Y = a ₀ +a ₁ X+a ₂ X ² +a ₃ X ³ +a ₄ X ⁴ Jonsson & Stenseth	5	m						
		f				0,315		
Y = b X ^a (Log Y=Log b+aLog X) Monastyrsky	2	m	0,93	80	97		0,774	0,994
		f	0,95	82	98		0,097	0,989
Y = b e ^{aX} (Log Y = Log b+ aX) Duncan	2	m	0,93	81	96		<0,001	0,977
		f	0,94	82	95		<0,001	0,976

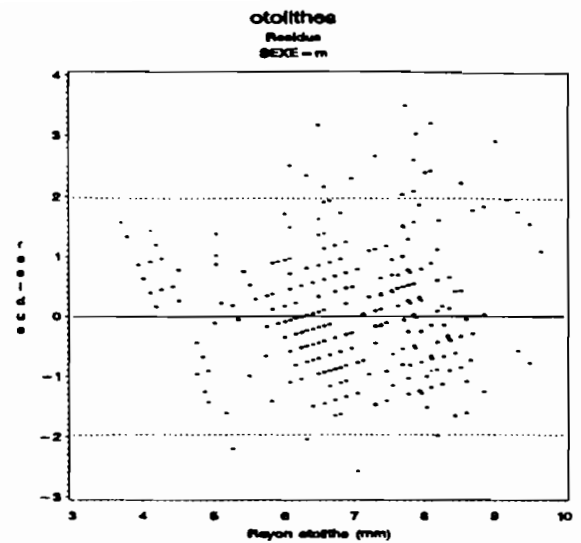
Test 1 (Fischer) : Ho (hypothèse nulle) : la valeur du dernier paramètre de la régression n'est pas différente de zéro ; si α < 5% Ho est rejetée

Test 2 (Kolmogorov) : Ho : la distribution des résidus réduits est normale ; si α < 5% Ho est rejetée

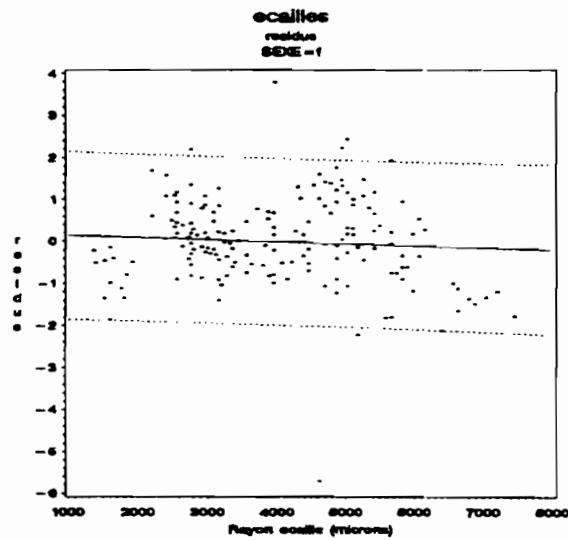
Test 3 (Student) : Ho : la valeur moyenne des résidus est nulle ; si α < 5% Ho est rejetée



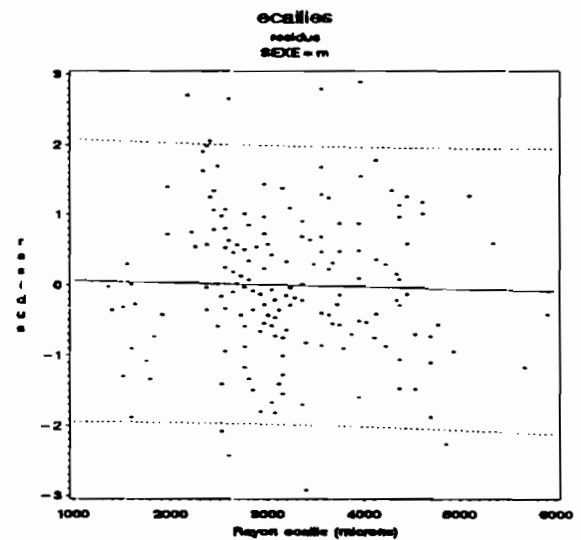
Residus réduits en fonction du rayon de l'otolithe
Modele de Lee (1912)



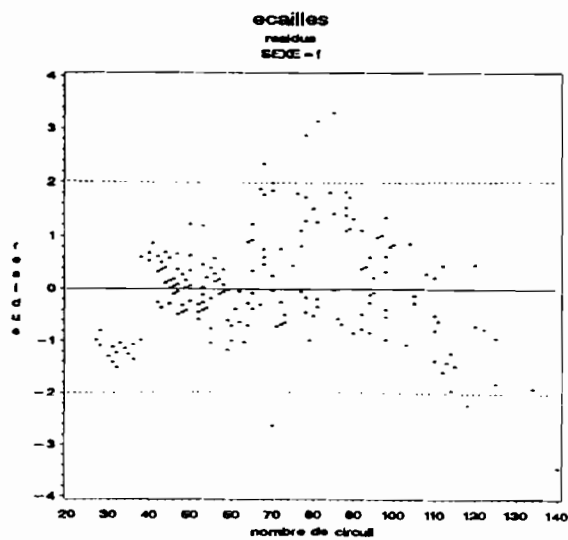
Residus réduits en fonction du rayon de l'otolithe
Modele de Lee (1912)



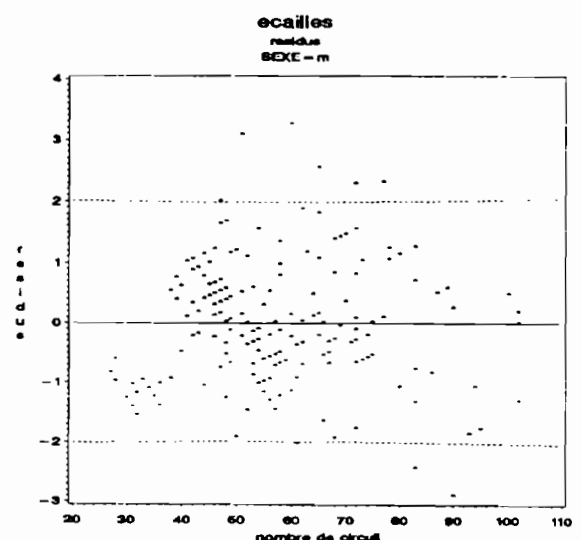
Residus réduits en fonction du rayon de l'écaille
Modele de Monastyrsky (1920)



Residus réduits en fonction du rayon de l'écaille
Modele de Monastyrsky (1920)



Residus réduits en fonction du nombre de cirouls
Modele de Lee (1912)



Residus réduits en fonction du nombre de cirouls
Modele de Lee (1912)

figure 10 - Représentation des résidus réduits des régressions choisies pour les relations entre la longueur des *Beryx splendens* et le rayon des otolithes sagitta, le rayon des écailles et le nombre de cirouls des écailles.

Tableau 7 - Critères statistiques obtenus pour les différentes régressions réalisées entre les tailles des *Beryx* et le nombre de circoli des écailles. (Effectifs : 314 femelles et 350 mâles).

Modèle	Nb. paramètres	sexe	R ²	% ε _r interv. ± 0,95	% ε _r interv. ± 1,96	α (risque de 1ère espèce)		
						Test 1	Test 2	Test 3
Y = a X Lea	1	m		81	97		0,596	0,106
		f				96	<0,001	0,008
Y = a ₀ +a ₁ X Lee	2	m	0,83	78	97	<0,001	0,859	0,991
		f	0,88	79	97	<0,001	0,806	0,983
Y = a ₀ +a ₁ X+a ₂ X ² Sherrif	3	m		79	97	<0,001	0,289	0,999
		f			79	98	<0,001	0,780
Y = a ₀ +a ₁ X+a ₂ X ² +a ₃ X ³ Carlander	4	m		80	97	0,034	0,336	0,999
		f			79	98	0,302	
Y = a ₀ +a ₁ X+a ₂ X ² +a ₃ X ³ +a ₄ X ⁴ Jonsson & Stenseth	5	m				0,205		
		f						
Y = b X ^a (Log Y = Log b+aLog X) Monastyrsky	2	m	0,85	78	97		0,263	0,988
		f	0,91	77	97		0,752	0,985
Y = b e ^{aX} (Log Y = Log b+ aX) Duncan	2	m	0,78	79	97		0,001	0,980
		f	0,82	82	96		<0,001	0,977

Test 1 (Fischer) : Ho (hypothèse nulle) : la valeur du dernier paramètre de la régression n'est pas différente de zéro ; si α < 5% Ho est rejetée

Test 2 (Kolmogorov) : Ho : la distribution des résidus réduits est normale ; si α < 5% Ho est rejetée

Test 3 (Student) : Ho : la valeur moyenne des résidus est nulle ; si α < 5% Ho est rejetée

Tableau 8 - Estimations des paramètres et écart-types pour les relations tailles-pièces dures de *Beryx splendens* (LF : longueur à la fourche ; Ro : rayon de l'otolithe ; Re : Rayon de l'écaille ; Nc : nombre de circoli de l'écaille).

	Taille (cm) - Rayon otolithe (mm) LF = a + b Ro		Taille - Rayon écaille (μ) LF = a Re ^b		Taille (cm) - Nombre de circoli LF = a + b Nc	
	mâles	Femelles	mâles	Femelles	mâles	Femelles
a	-10,37	-12,33	0,77	0,82	4,68	6,51
σ _a	0,39	0,43	0,02	0,02	0,70	0,71
b	5,51	5,90	0,86	0,88	0,39	0,37
σ _b	0,06	0,06	0,01	0,01	0,01	0,01

4.5.2. RETRO-CALCUL DES TAILLES

Les annuli n'étant pas visibles sur les écailles, seules les observations concernant les longueurs des rayons des otolithes peuvent être utilisées pour le rétro-calcul des tailles. Celui-ci a été réalisé à l'aide du modèle de Lee dont le choix a été validé précédemment. Le modèle de Lee peut également être transformé de façon à prendre en compte la taille du poisson et le rayon des pièces dures au moment de la capture (FRASER-LEE, 1916, *in* BAGLINIERE &

OMBREDANE, 1990), ce qui permet de s'affranchir de la variabilité intervenant sur les tailles d'individus d'une même cohorte ainsi que sur celles de leurs pièces dures.

$$\text{Modèle de Fraser-Lee : } \hat{Y}_i = a_0 + \frac{X_i}{X}(Y - a_0) \quad (5)$$

avec \hat{Y}_i : longueur rétro-calculée à l'âge i

X_i : Rayon de la pièce dure à l'âge i

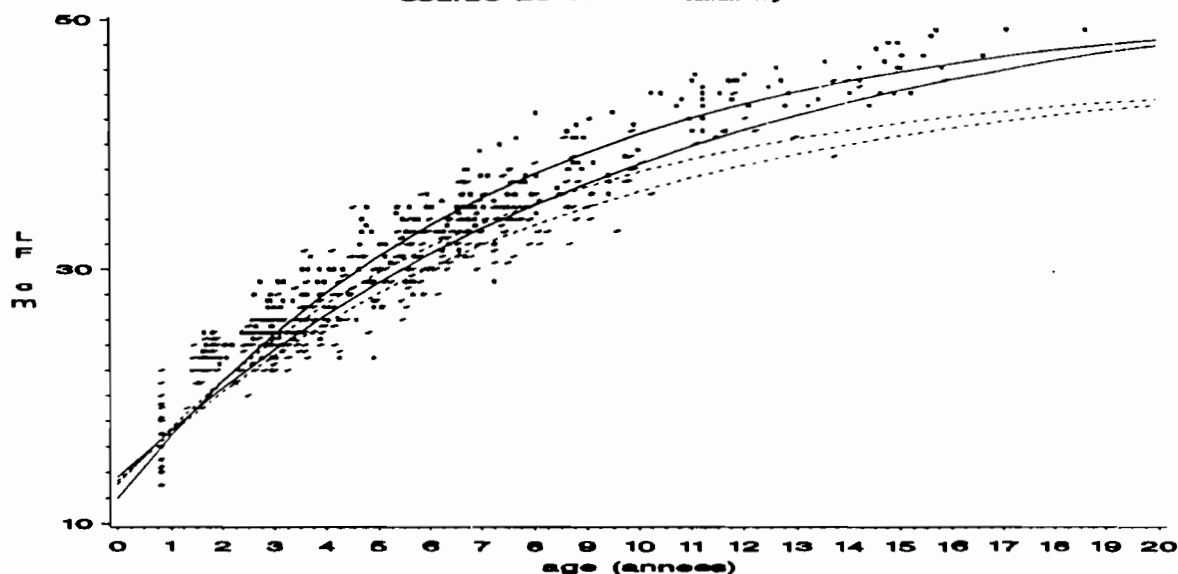
Y : Longueur du poisson à la capture

X : Rayon de la pièce dure à la capture

4.6. PARAMETRES DE CROISSANCE DE VON BERTALANFFY

Le nombre insuffisant d'observations sur les monts autres que le mont B n'autorise pas la comparaison des paramètres de croissance entre ces différentes zones de pêche. L'analyse de covariance (SNEDECOR & COCHRAN, 1971), permettant de tester si les pentes des régressions sont communes aux deux sexes, indique une différence très significative entre les mâles et les femelles ($F = 443 > 6,63$ au seuil 1%). Les paramètres de croissance de la courbe de l'équation de Von Bertalanffy sont donc calculés séparément pour chacun des deux sexes à partir des tailles observées d'une part et des tailles rétro-calculées d'autre part. Les paramètres estimés pour les deux sexes confondus permettront des comparaisons avec d'autres études et seront utiles dans les calculs de dynamique des populations. Les résultats sont présentés dans le tableau 9 et sur la figure 11. Le coefficient de régression très élevé ($R^2 = 0,99$) et l'analyse des résidus de la régression non linéaire indiquent que l'estimation directe des paramètres est tout à fait satisfaisante. Les tailles rétro-calculées à l'aide du modèle de Fraser-Lee fournissent une estimation proche de celle obtenue à partir des observations. A titre de comparaison, deux autres méthodes ont été utilisées pour l'estimation des paramètres de croissance (tableau 10). La méthode de Ford-Walford nécessite de discrétiser la variable taille (ici sur un pas d'une année), ce qui occasionne une perte d'information ; de plus elle ne permet pas l'estimation du paramètre t_0 . La méthode de Von Bertalanffy demande une estimation préalable du paramètre L_∞ qui provient ici des résultats obtenus soit par la régression non-linéaire soit par la méthode de Ford-Walford.

Beryx splendens
courbe de Von Bertalanffy



Tailles observées et tailles retro - calculées
Regression non linéaire : methode Marquardt (SAS, 1988)

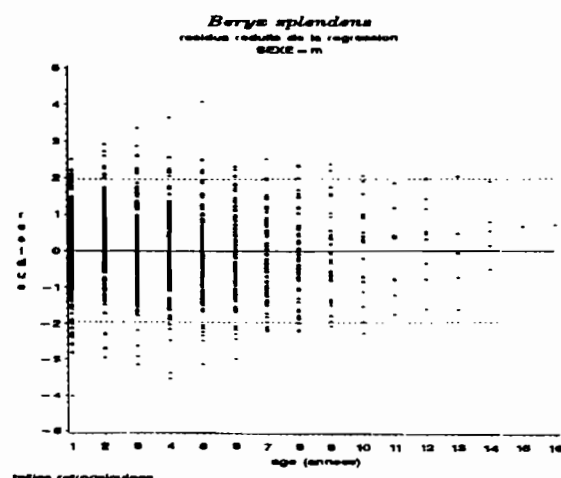
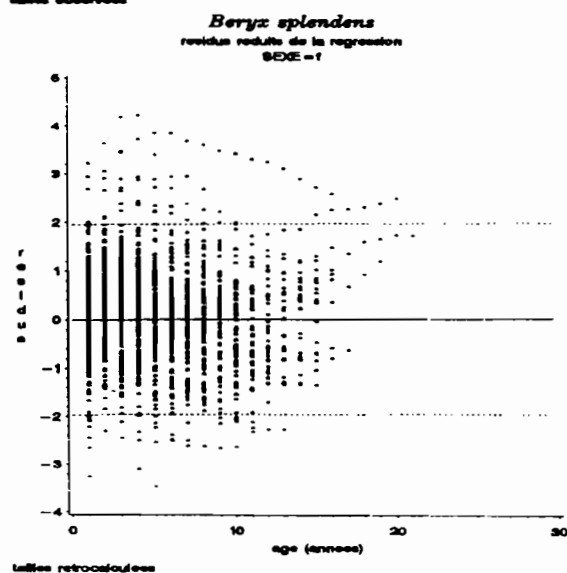
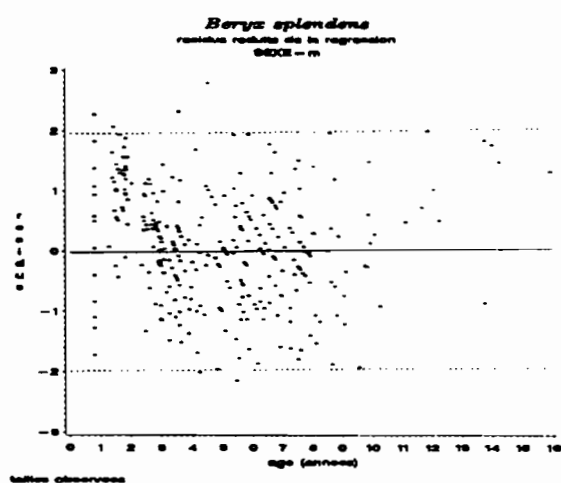
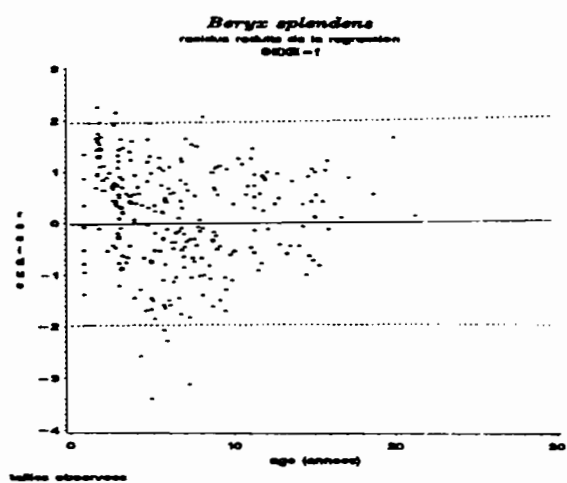


figure 11 - Courbes de croissance de *Beryx splendens* pour les tailles observées et rétrocalculées selon l'équation de Von Bertalanffy. Représentation des résidus réduits des régressions.

Tableau 9 - Estimations, écart-types et coefficients de régressions des paramètres de croissance obtenus selon différentes méthodes.

	Méthode de calcul		L_{∞}	σ	K	σ	t_0	σ	R ²
Tailles observées	Régression non-linéaire	mâles	45,2	0,8	0,146	0,006	-2,34	0,10	0,99
		femelles	50,8	1,0	0,134	0,009	-2,00	0,14	0,99
		mâles et femelles	51,3	0,8	0,119	0,005	-2,51	0,09	0,99
Tailles rétro-calculées	Lee	mâles	38,6	0,4	0,170	0,005	-2,41	0,07	0,99
		femelles	46,1	0,4	0,125	0,003	-2,77	0,07	0,99
	Fraser-Lee	mâles	45,9	0,7	0,121	0,004	-2,83	0,08	0,99
		femelles	53,5	0,7	0,097	0,003	-3,02	0,07	0,99

Tableau 10 - Estimations des paramètres de croissance par régression linéaire après transformations logarithmiques de l'équation de Von Bertalanffy selon les méthodes de Ford-Walford et Von Bertalanffy.

		L_{∞}	a	σ	b	σ	K	t_0
Ford - Walford	mâles	55,7	4,453	2,151	0,920	0,062	0,083	-
	femelles	56,8	4,911	1,312	0,914	0,034	0,091	-
Von Bertalanffy (L_{∞} = Ford-Walford)	mâles	55,7	0,326	0,009	0,085	0,002	0,085	-3,85
	femelles	56,8	0,305	0,011	0,095	0,001	0,095	-3,21
Von Bertalanffy (L_{∞} = rég. non linéaire)	mâles	45,2	0,335	0,011	0,152	0,002	0,151	-2,81
	femelles	50,8	0,252	0,010	0,141	0,002	0,141	-1,78

Le tableau 11 regroupe les estimations des paramètres de croissance fournis dans la littérature pour cette espèce. Les longueurs par âges qui en découlent sont regroupées dans le tableau 12 pour une gamme de tailles qui correspond probablement à l'essentiel des captures et donc aux échantillonnages réalisés par les différents auteurs pour leurs études de croissance. La comparaison entre les résultats de Nouvelle-Calédonie et de Nouvelle-Zélande montre une croissance similaire chez les femelles tandis que chez les mâles, elle semble légèrement inférieure en Nouvelle-Calédonie. Les valeurs de L_{∞} estimées en Nouvelle-Zélande sont plus élevées ; la situation s'inverse pour les estimations de K, ce qui indique une aptitude à atteindre plus rapidement une valeur proche de L_{∞} . Mais il est possible que cette différence provienne simplement d'un manque de valeurs pour les plus petites tailles dans l'échantillon néo-zélandais. A l'exception des résultats d'IKENOUYE pour lesquels l'estimation de L_{∞} paraît très faible, la comparaison tous sexes confondus avec les autres études disponibles met en évidence des résultats un peu plus disparates mais restant dans l'ensemble assez proches ; en particulier la croissance en Atlantique semble analogue à celle observée dans le Pacifique. Toutefois ces comparaisons doivent être considérées avec prudence car le dimorphisme sexuel lié à la taille n'est pas pris en compte et certaines études ne sont pas validées ou utilisent des échantillons réduits sur des gammes de tailles variées.

Tableau 11- Comparaison des paramètres de croissance de *Beryx splendens* en Nouvelle-Calédonie avec ceux fournis par la littérature.

	L _∞		K		t ₀	
	mâles	femelles	mâles	femelles	mâles	femelles
Sagami Bay (1)	37,8		0,439		+0,40	
Sagami Bight (2)	45,8		0,323		-0,22	
Zunan Sea (2)	54,4		0,181		-0,08	
Angular Rise (3)	48,5		0,170		-2,63	
New Year Rise (3)	44,76		0,209		-0,89	
Palliser Bank (4)	51,1	57,5	0,110	0,088	-3,56	-4,10
Tuahaeni (4)	54,9	76,3	0,093	0,042	-4,3	-8,25
Paoanui (4)	49,1	-	0,144	-	-1,81	-
Nouvelle-Calédonie (5)	45,2	50,8	0,146	0,134	-2,34	-2,00

(1) IKENOUE, 1969

(2) MASUZAWA *et al.*, 1975

(3) LEON & MALKOV, 1979 in MASSEY & HORN, 1990

(4) MASSEY & HORN, 1990

(5) Cette étude

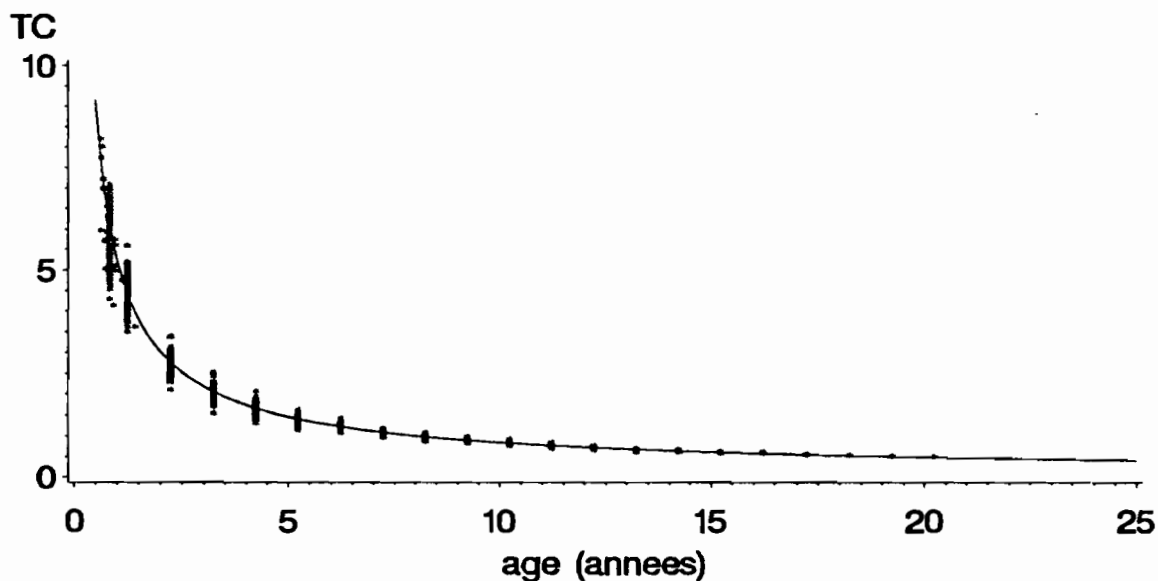
Tableau 12 - Longueur à la fourche en cm pour des âges compris entre 3 et 10 ans ; comparaison des résultats trouvés dans la littérature avec ceux obtenus en Nouvelle-Calédonie

	Région géographique	Origine de l'échantillon	Age							
			3	4	5	6	7	8	9	10
Mâles	Nlle Calédonie	Rides Norfolk-Loyauté	24,5	27,3	29,7	31,8	33,6	35,2	36,6	37,7
	Nlle Zélande	Paoanui ridge	24,5	27,8	30,7	33,1	35,3	37,1	38,7	40,1
	Nlle Zélande	Palliser Bank	26,3	28,9	31,2	33,2	35,1	36,8	38,3	39,6
	Nlle Zélande	Tuahaeni High	27,1	29,5	31,8	33,8	35,7	37,4	38,9	40,4
Femelles	Nlle Calédonie	Ride Norfolk-Loyauté	24,9	28,2	31,0	33,5	35,7	37,6	39,3	40,7
	Nlle Zélande	Palliser Bank	26,7	29,3	31,7	33,9	35,9	37,7	39,3	40,9
	Nlle Zélande	Tuahaeni High	28,7	30,7	32,6	34,3	36,1	37,7	39,3	40,8
Males et Femelles	Nlle Calédonie	Ride Norfolk-Loyauté	24,7	27,7	30,3	32,7	34,8	36,6	38,3	39,7
	Atlantique	New Year Rise	25,0	28,8	31,8	34,3	36,3	37,9	39,2	40,4
	Atlantique	Angular Rise	29,9	32,8	35,2	37,3	39,1	40,5	41,8	42,8
	Japon	Sagami Bight (Masu)	29,6	34,1	37,3	39,7	41,4	42,6	43,5	44,1
	Japon	Zunan Sea	23,2	28,4	32,7	36,3	39,3	41,8	43,9	45,6
	Japon	Sagami Bay (Ike)	25,7	30,0	32,8	34,6	35,7	36,5	36,9	37,2

4.7. CROISSANCE DU POISSON ET DE L'OTOLITHE

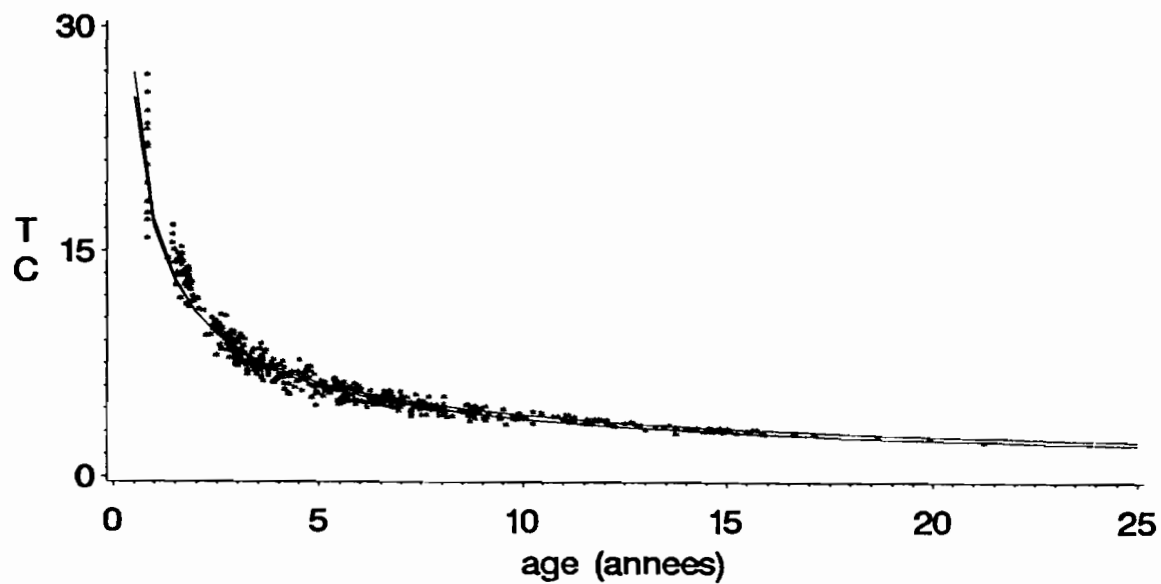
La figure 12 représente les taux de croissance de l'otolithe et du poisson en fonction de l'âge. Le taux de croissance des otolithes est calculé en divisant la longueur du rayon des annuli par leur temps de formation en années depuis la naissance ; les observations intègrent celles provenant de la lecture des stries journalières du nucleus. Le taux de croissance des poissons est calculé en divisant la longueur à la fourche par l'âge en années à la capture. Dans

Beryx splendens
taux de croissance de l'otolithe
effectif = 6672 (apres ponderation)



TC : taux de croissance en mm/an

Beryx splendens
taux de croissance du poisson
effectif = 1379 (apres ponderation)



TC : taux de croissance en cm/an

figure 12 - Evolution des Taux de croissance de *Beryx splendens* et de ses otolithes sagitta en fonction de l'âge.

les deux cas, ce type de relation peut être décrit correctement par une équation du type $y = ax^b$, qui peut être linéarisée par transformation logarithmique (tableau 13). Un test de pente indique que les taux de croissance des otolithes mâles et femelles sont significativement différents au seuil 5% ($F = 71,9 > 3,84$). La croissance durant la première année s'avère rapide, ce qui a déjà été souligné par KOTLYAR (1987).

Tableau 13 - Paramètres des équations du taux de croissance de *Beryx splendens* et de ses otolithes obtenus par régression linéaire après transformation logarithmique.

	sexe	ln a	σ	a	b	σ	R ²
croissance otolithe	femelle	1,659	0,002	5,25	-0,798	0,001	0,992
	mâle	1,656	0,002	5,24	-0,807	0,001	0,990
croissance poisson	femelle	2,806	0,006	16,55	-0,612	0,004	0,976
	mâle	2,840	0,006	17,11	-0,657	0,004	0,968

4.8. ANALYSE DES FREQUENCES DE TAILLES

Les distributions de fréquences de tailles des captures au chalut (campagnes BERYX 2 et BERYX 11) ont été analysées à l'aide du logiciel MULTIFAN (1988). Les valeurs significatives les plus fortes de la fonction du maximum de vraisemblance sont obtenues pour un nombre de cohortes égal à 8 pour les femelles et à 9 pour les mâles (fig. 13 et 14). Les valeurs des différents modes et les paramètres de croissance qui en résultent sont rassemblés dans le tableau 14. Alors qu'une séparation des modes pour chacune des distributions prises indépendamment n'aurait de toute évidence donné que 2 ou 3 modes distincts (fig. 13 et 14), la méthode utilisée par le logiciel MULTIFAN intégrant plusieurs échantillons dans le même calcul donne un résultat beaucoup plus proche de ceux obtenus à partir de la lecture directe sur les otolithes, en particulier pour les mâles. Les premières cohortes mâles et femelles présentes sur les monts exploités au moment de l'échantillonnage (octobre pour les deux campagnes) ont un âge moyen de 2 ans et 10 mois environ, ce qui confirme que la date de naissance se situe en janvier.

La taille maximale des *Beryx splendens* capturés au chalut est de 43 cm contre 58 cm à la palangre. Il est possible que l'évitement des grands individus devant le chalut entraîne un biais au niveau de l'échantillonnage des grandes tailles. De plus il est probable que plus la classe de taille est grande plus le taux d'évitement s'accroît, ce qui aurait pour conséquence une sous-évaluation des valeurs modales des cohortes les plus âgées. Ce phénomène serait plus sensible chez les femelles qui atteignent de plus grandes tailles que chez les mâles ; il pourrait expliquer la faible valeur estimée de L_{∞} pour les femelles ainsi que les valeurs moyennes des modes de

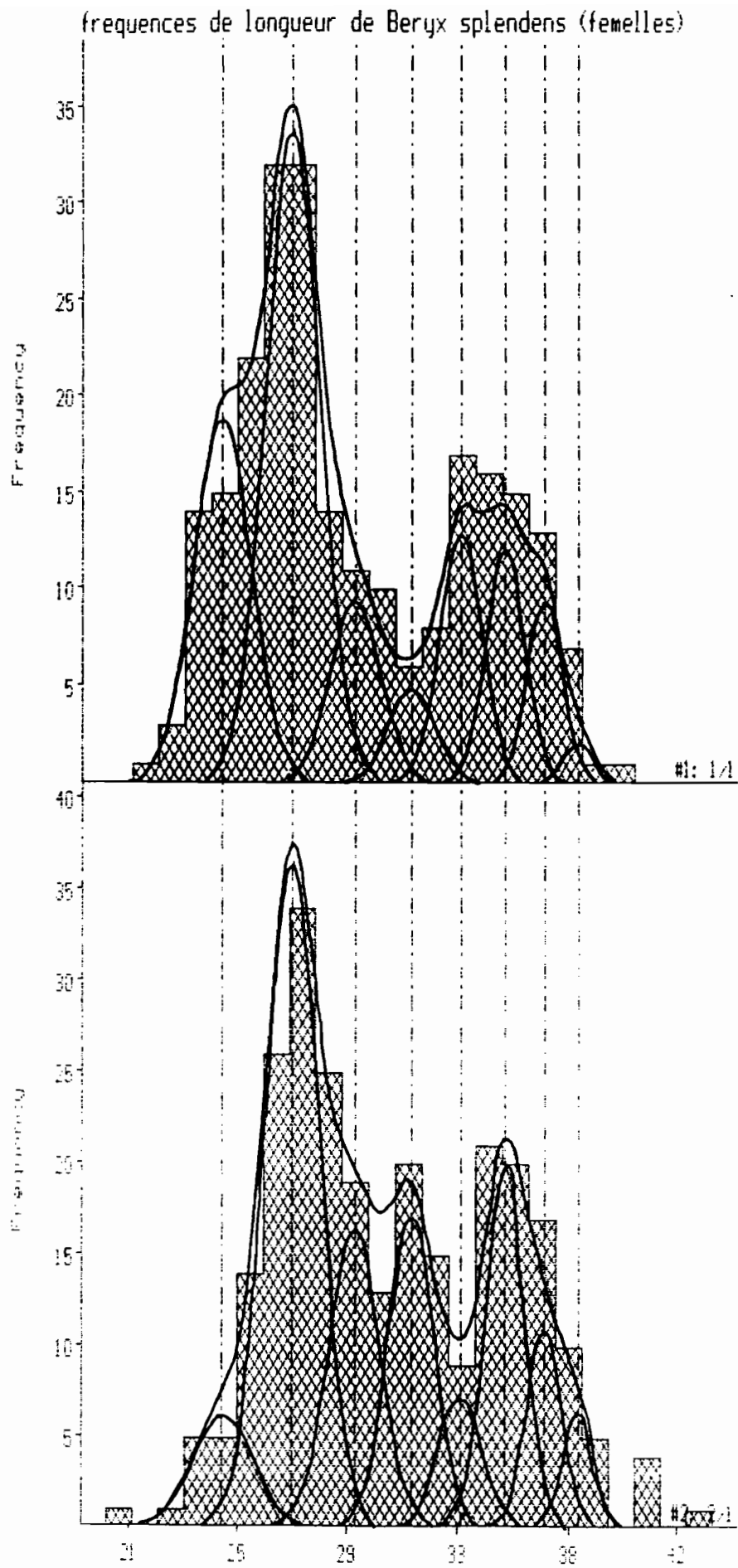


figure 13 - Analyse des distributions de fréquences de tailles des *Beryx splendens* femelles à l'aide du Logiciel MULTIFAN.

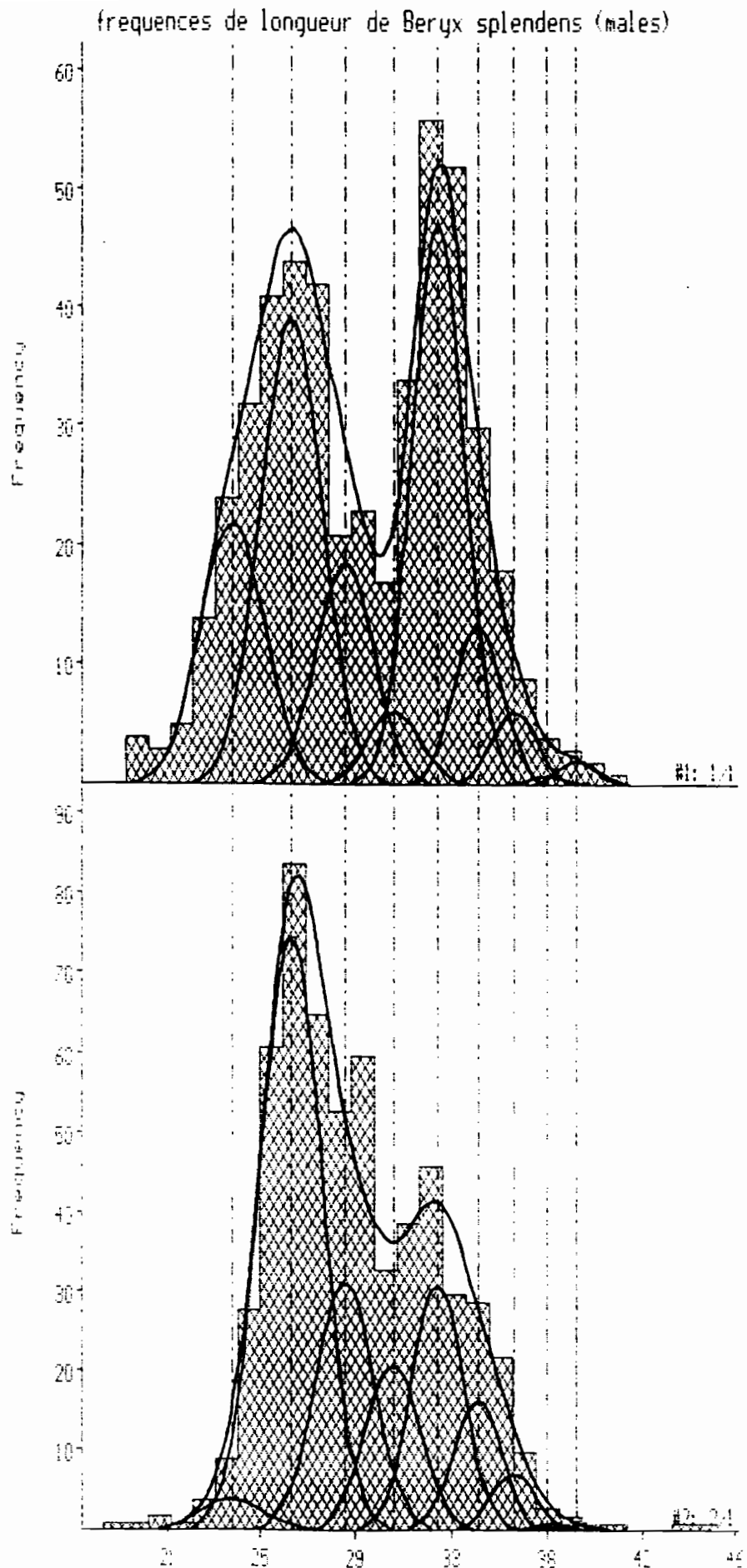


figure 14 - Analyse des distributions de fréquences de tailles des *Beryx splendens* mâles à l'aide du Logiciel MULTIFAN.

plus en plus décalés lorsqu'on compare les résultats obtenus à partir des fréquences de taille des femelles et de la lecture directe de l'âge sur les otolithes (tableau 14).

Tableau 14 - Résultats de la recherche MULTIFAN sur les distributions de fréquences de tailles des captures réalisées au chalut de fond ; comparaison des valeurs modales obtenues avec les résultats provenant de la lecture de l'âge sur les otolithes après recalage sur le premier mode.

												L _∞	K
Femelles	modes (LF moyenne en cm) d'après fréquences de tailles	24,4	27,1	29,5	31,6	33,5	35,1	36,6	37,8			47,9	0,121
	modes (LF moyenne en cm) d'après lecture des otolithes	24,4	27,7	30,6	33,1	35,3	37,3	39,0	40,5			50,8	0,134
	âge estimé (ans)	2,88	3,88	4,88	5,88	6,88	7,88	8,88	9,88				
Mâles	modes (LF moyenne en cm) d'après fréquences de tailles	23,8	26,4	28,7	30,9	32,8	34,5	36,1	37,5	38,8		50,6	0,102
	modes (LF moyenne en cm) d'après lecture des otolithes	23,8	26,7	29,2	31,4	33,2	34,9	36,3	37,5	38,5		45,2	0,146
	âge estimé (ans)	2,77	3,77	4,77	5,77	6,77	7,77	8,77	9,77	10,77			

DISCUSSION

Il n'a pas été possible de distinguer sur les écailles de *Beryx splendens* les marques saisonnières qui auraient permis une lecture directe de l'âge. Au Japon toutefois, MASUZAWA & ONISHI (*in* MASUZAWA *et al.*, 1975) ont réalisé des études de croissance à partir de ces pièces dures. MASUZAWA indique que les premiers cercles formés sont des marques hivernales apparaissant 1 an et 4 mois après l'éclosion (date à laquelle, d'après cette étude, débute la formation du premier annulus complet de l'otolithe), une nouvelle marque hivernale se formant ensuite chaque année. Parmi les autres travaux concernant la croissance de *Beryx splendens*, une étude d'IKENOUE & MASUZAWA (1968) utilise des résultats de marquages réalisés au Japon où les *Beryx* sont capturés entre 100 et 200 m. Toutefois, les auteurs ne considèrent pas satisfaisantes les méthodes utilisées pour déterminer les paramètres.

Toutes les études de croissance réalisées à partir d'otolithes de *Beryx splendens* signalent la présence d'annuli (validés ou non) bien marqués. D'après SECOR & DEAN (1989) et REZNICK *et al.* (1983), le taux de croissance somatique aurait une influence sur la taille des otolithes ; celle-ci serait d'autant plus importante que la croissance de l'espèce serait lente. Cette observation semble pouvoir s'appliquer à *Beryx splendens* dont les otolithes sagittae sont de grandes tailles. Le dimorphisme sexuel lié à la taille des poissons se retrouve au niveau de la croissance des otolithes, celles des mâles ayant une croissance inférieure à celles des femelles.

Le phénomène inverse a été observé par GAEMERS & CRAPON DE CRAPONA (1986) chez deux espèces de Cichlidae dont les mâles atteignent des tailles plus élevées que les femelles. Le dimorphisme des otolithes peut ne pas être lié uniquement au sexe puisque WILSON (1985) signale que la forme des otolithes des Macrouridae est liée à la profondeur.

En ce qui concerne l'étude de croissance de *Beryx splendens* à partir des otolithes, certains auteurs se démarquent nettement. IKENOUE (1969) conclue à la présence de deux zones hyalines par an chez les poissons âgés de plus de trois ans, l'une formée en été-début automne de juin à octobre (période de ponte et de pré-ponte) et l'autre en hiver, de février à mars, saison où la température de l'eau décroît le plus. KOTLYAR (1987) indique également qu'il est nécessaire de considérer la formation de deux anneaux par an chez les *Beryx* capturés dans l'océan Indien (sur le mont Error) pour obtenir une croissance similaire à celle observée dans les autres régions, le régime de mousson pouvant être à l'origine de ce dédoublement d'anneau.

En Nouvelle-calédonie les otolithes présentent très visiblement une zone opaque large et une zone hyaline étroite dont les périodes de formations semblent correspondre respectivement aux saisons chaude et fraîche, la reproduction intervenant durant la saison chaude. Le premier anneau après le nucleus ne correspond pas à une année entière. Les plus jeunes individus capturés au chalut de fond, d'une taille minimum de 13 cm, présentaient des otolithes dont le nucleus, incomplètement formé, comprenait en moyenne 240 stries, soit un âge d'un peu plus de 8 mois. Leur capture est intervenue sur un mont inexploité dont le sommet culmine à 390 m, situé au nord des monts où la pêcherie s'est développée. Aucun individu d'aussi petite taille n'avait encore été capturé sur ces derniers.

Les coupes transversales d'otolithes permettent d'observer très nettement au microscope optique les stries de croissance journalière du nucleus. Celles du premier anneau deviennent rapidement très fines et atteignent des dimensions proches de la limite de résolution du microscope optique. Des zones de ralentissement de croissance avec des stries étroites et serrées sont visibles ainsi que des discontinuités dont la périodicité semble pouvoir être mise en rapport avec le cycle lunaire. WEILER & PANELLA (1980) signalent effectivement que l'influence de la marée peut se rencontrer chez les espèces démersales et même d'eau profonde. De plus, les *Beryx* effectuent des migrations verticales nycthmérales susceptibles de les exposer plus ou moins directement à l'influence des marées. D'ailleurs, GALAKTIONOV (1984) indique que la durée d'alimentation des *Beryx* se prolonge avec l'augmentation du flux de marée, passant de 1h30 lorsqu'elle coïncide avec l'étalement à près de 4h00 si le flux est maximum. La disponibilité de la nourriture corrélée aux cycles des marées pourrait donc être à l'origine des cycles de discontinuité de croissance observés au niveau des stries journalières. Plusieurs

expériences ont testé l'influence de l'alimentation sur la microstructure des otolithes ; elles mettent en évidence une relation entre le jeûne et la croissance de l'otolithe. Celui-ci se traduirait plutôt par une diminution de la largeur et de la netteté des stries que par l'arrêt de leur formation (CAMPANA, 1983 ; ECKMAN & REY, 1987 ; RICE *et al.*, 1985 ; GOVONI *et al.*, 1985 ; JONES & BROTHERS, 1987).

La plus grande partie des échantillons provenant du même mont sous-marin, il n'a pas été possible de tester d'éventuelles variations de croissance entre zones. MASSEY & HORN (1990) comparent la croissance observée sur trois bancs de pêche mais n'en tirent aucune conclusion, la différence étant significative pour les mâles mais non pour les femelles. La comparaison des résultats obtenus en Nouvelle-Calédonie avec ceux de Nouvelle-Zélande est intéressante ; elle concerne en effet deux régions proches reliées par le pont sous-marin que constitue la ride de Norfolk dont l'extrémité nord correspond à la principale zone de pêche en Nouvelle-Calédonie. De plus, parmi les travaux portant sur la croissance de *Beryx splendens*, l'étude néo-zélandaise est la seule qui tient compte des différences de tailles selon les sexes. La lecture des stries journalières confirme un temps de formation de 10 mois pour le nucleus, valeur proposée par MASSEY & HORN (1990) à partir d'une seule observation. Le début de formation des annuli est estimé au 1er juin en Nouvelle-Zélande et au 1er mai dans cette étude. Les résultats obtenus en Nouvelle-Calédonie et en Nouvelle-Zélande sont proches et donnent une croissance un peu inférieure à celles indiquées dans les autres études au Japon et en Atlantique (exception faite des premiers résultats d'IKENOUYE au Japon).

L'estimation des paramètres de croissance à partir des distributions de fréquences de longueurs donne des valeurs proches de celles estimées par la lecture directe de l'âge sur les otolithes. L'utilisation des fréquences de tailles pour des espèces de croissance relativement lente comme *Beryx splendens* nécessite quelques précautions : l'échantillonnage doit être le plus représentatif possible de la population aussi bien dans les petites tailles que dans les grandes ; les méthodes de différenciation des modes à partir d'un seul échantillon sont à proscrire et doivent être remplacées par des méthodes du type MULTIFAN qui prennent en considération plusieurs échantillons à la fois.

Des stades de maturation sexuelle ont été observés chez les plus jeunes individus à des tailles minimum de 22 et 26 cm respectivement pour les mâles et les femelles, ce qui correspond à des âges de 2,2 et 3,3 ans. 50% des femelles atteignent la maturité sexuelle à une taille estimée à 33,2 cm, soit à un âge de 5,9 ans (34,5 cm et 7,5 ans pour les mâles). Ces résultats concordent avec ceux fournis par KOTLYAR (1987) qui estime que la maturation débute en Atlantique à compter de la seconde année (longueur standard de 19-20 cm) bien que la maturité sexuelle ne soit atteinte que vers la 5ème année. Dans le Pacifique le même auteur indique que

des poissons sont trouvés en maturation à partir de la 1ère année chez les femelles pour une longueur standard de 16,2 cm et de la 2ème année chez les mâles (16,3 cm), tous les poissons étant matures à la sixième année. Dans les eaux du Japon, la maturation de *Beryx splendens* débute également dans la 2ème année et la plupart sont matures à 5 ou 6 ans (MASUZAWA *et al.*, 1975).

L'analyse des distributions de fréquences de taille en fonction de la profondeur montre que la présence de *Beryx splendens* sur un mont dépend, entre autres choses, de sa profondeur et de la taille des individus, les plus jeunes habitant des monts moins profonds que les plus âgés. La capture de juvéniles sur un mont inexploité à une profondeur de 390 m semble corroborer ces faits.

Entre l'éclosion des oeufs qui dérivent dans la couche d'eau supérieure et le moment où ils s'établissent sur un mont, les juvéniles conservent semble-t-il un mode de vie pélagique durant quelques mois. IVANIN (1987) signale ainsi la capture, dans l'océan Indien, de 9 spécimens d'une taille comprise entre 54 et 96 mm, dans un trait de chalut réalisé entre 50 et 210 m et au dessus de fonds supérieurs à 2 000 m. La croissance rapide de *Beryx splendens* durant la première année interviendrait donc durant cette période de vie pélagique ; l'enrichissement hivernal des couches supérieures de la région sud de Nouvelle-Calédonie, qui interviennent peu de temps après l'éclosion, serait d'ailleurs un facteur propice au développement des juvéniles. Le passage de la vie pélagique à la vie démersale pourrait ensuite être déclenché par la conjonction de facteurs favorables tels que l'arrivée sur un mont et une taille suffisante permettant de s'y établir.

BIBLIOGRAPHIE

- BAGLINIERE E., OMBREDANE D., 1990. Choix et fiabilité d'un modèle de rétrocalcul des tailles en écologie halieutique. Mise au point d'un logiciel informatique. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 319 : 258-272.
- BAILLON N., 1990. Otolithométrie en milieu tropical - Application à trois espèces du lagon de Nouvelle-Calédonie. Thèse de doctorat. Université d'Aix-Marseille II. 364 p.
- BAILLON N., 1991. Otolithométrie : revue et problèmes. In : *Tissus durs et âge individuel des vertébrés*. BAGLINIERE J.L., CASTANET J., CONAND F. et F.J. MEUNIER (Ed.) Colloques et séminaires ORSTOM Editions, INRA Editions : 21-52.
- BAYAGBONA E. O. 1969. Age determination and the Bertalanffy growth parameters of *Pseudolithus typus* and *P. senegalensis* using the "burnt otolith technique". In : *Proceeding of the symposium on the oceanography and fisheries resources of the tropical Atlantic, Abidjan, UNESCO/FAO* : 349-359.

- BHATTACHARYA C.G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics* 23 : 115-135.
- BILTON H.T., ROBINS G.L., 1971. Effect of feeding level on circulus formation on scales of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J. Fish. Res. Board Can.* 28 : 861-868.
- BROUARD F., GRANDPERRIN R., 1984. Les poissons profonds de la pente récifale externe à Vanuatu. ORSTOM Port-Vila, *Notes et Documents d'Océanographie* 11 : 131 p.
- BURDAK V. D., 1979. Morphologie fonctionnelle du tégument écailleux des poissons. La pensée Scientifique, Kiev. Traduction française in *Cybium*, 1986, 10 (3) supplément : 147 p.
- CAMPANA S. E., 1983. Calcium deposition and otolith check formation during periods of stress in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Comparative Biochemistry and physiology*, 75 A (2) : 215-220.
- CAMPANA S. E., NEILSON J. D., 1985. Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42 : 1014-1032.
- CARLANDER K. D., 1950. Growth rate studies of saugers, *Stizostedion canadense canadense* (Smith) and yellow perch, *Perca flavescens* (Mitchill) from Lake of Woods, Minnesota. *Trans. Am. Fish. Soc.* 79: 30-42.
- CARLANDER K. D., 1981. Caution on the use of the regression methods of backcalculating lengths from scale measurements. *Fisheries* 6 (1) : 2-4.
- CASSIE R.M., 1954. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* 5 : 513-522.
- DAGET J. LE GUEN J.C., 1975. Dynamique des populations exploitées de poissons. In *Problèmes d'écologie ; la démographie des populations de vertébrés*. Lamotte et Bourlière, Masson, Paris : 443 p.
- DEGENS E.T., DEUSER W.G., HAEDRICH R.L., 1969. Molecular structure and composition of fish otoliths. *Marine Biol.* 2 : 105-113.
- DUNCAN K. W., 1980. On the back-calculation of fish lengths; modifications and extensions to the Fraser-Lee equation. *J. Fish Biol.* 16: 725-730.
- ECKMANN R. D., REY P., 1987. Daily increments on the otoliths of larval and juvenile *Coregonus* sp., and their modification by environmental factors. *Hydrobiologia* 148 : 137-143.
- FITCH J. E., BROWNELL J. R., 1968. Fish otoliths in Cetacean stomachs and their importance in interpreting feeding habits. *Journal of the fisheries Research Board of Canada*, 25 (2) : 2561-2574.
- FORD E., 1933. An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924 to 1933. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 19 : 305-384.
- FRANCIS R. I. C. C., 1990. Back-calculation of fish length : a critical review. *J. Fish Biol.* 36 : 883-902.
- GAEMERS P. A. M., CRAPON DE CRAPONA M. D., 1986. Sexual dimorphism in otoliths of haplochromines (Pisces, Cichlidae). *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Sc. Zool.*, 251, 151-155.
- GALAKTIONOV, G. Z., 1984. Features of the schooling behaviour of the alfonsina *Beryx splendens* (Berycidae) in the thalassobathyl depths of the Atlantic Ocean. *J. Ichthyol.* 24 (5) : 148-151
- GEISTDOERFER P., 1982. Rythmes biologiques et croissance des poissons dans les grandes profondeurs marines. *Oceanis*, 8 (7) : 599-609
- GOVONI J. J., CHESTER A. J., HOSS D. E., ORTNER P. B., 1985. An observation of episodic feeding and growth of larval *Leiostomus xanthurus*. *Journal of Plankton Research.*, 7 (1) : 137-146.
- GRANDPERRIN R., 1975. Structures trophiques aboutissant aux thons de longue ligne dans le Pacifique sud-ouest tropical. *Thèse de Doctorat d'Etat, Université d'Aix-Marseille II*, 296 p.
- GRASSE P. P. (Ed.), 1958. *Traité de Zoologie. (Anatomie, Systématique, Biologie) ; Agnathes et Poissons.* Masson et Cie, Paris. Tome XIII, troisième fascicule : 1813-2758.

- HAPPY H. A., SMITH M. K., 1992. A comparison of methods for estimating growth rates of Hawaiian bottomfishes from otolith microincrement densities.
- HARDING J.P., 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 28 : 141-153.
- HASSELBLAD, V., 1966. Estimation of parameters for a mixture of normal distributions. *Technometrics* 8 : 431-444.
- HILE R., 1970. Body-scale relation and calculation of growth in fishes. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 3 : 468-474
- IKENOUEYE H., 1969. Age determination by otolith of a Japanese Alfonsin, *Beryx splendens*, with special reference to growth. *J. Tokyo Univ. Fish.*, 55 (2) 91-98.
- IKENOUEYE H., MASUZAWA H., 1968. An estimation on parameters of growth Equation Basing on the Results of Taggin Experiments of the Japanese Alfonsin. *Fish. Bull. Japan. Soc. Scient. Fish.* 34 (2) 97-102
- IVANIN N. A., 1987. On the discovery of a juvenile *Beryx-alfonsino*, *Beryx splendens*, in the region of the north Australian trough of the Indian ocean. *Journal of Ichthyology* 27 (3) : 171-172.
- JONES C., BROTHERS E. B., 1987. Validation of the otolith increment aging technique for striped bass, *Morone saxatilis*, larvae reared under suboptimal feeding conditions. *Fishery Bulletin*, 85 (2) : 171-178.
- JONSSON B., STENSETH N. S., 1977. A method for estimating fish length from otolith size. *Report Instit. Freshw. Res. of Drottningholm*, 56 : 81-86.
- KOTLYAR A. N., 1987. Age and growth of Alfonsino, *Beryx splendens*. *Journal of Ichthyology* 27 (2) : 104-111.
- LAUREC A., LE GUEN J. C., 1981. Dynamique des populations marines exploitées - Tome 1. Concepts et modèles. CNEXO, *Rapports scientifiques et techniques* 45 : 118 p.
- LE CREN E. D., 1947. The determination of the age and growth of the perch (*Perca fluviatilis*) from opercular bone. *J. Anim. Ecol.*, 16: 188-204.
- LE GUEN J.C., 1971. Dynamique des populations de *Pseudolithus (Fonticulus) elongatus* (Bowd, 1825) Poisson-Sciaenidae. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 9 (1) : 3-84
- LE GUEN J.C., 1976. Utilisation des otolithes pour la lecture de l'âge de Sciaenidés intertropicaux. Marques saisonnières et journalières. *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, 14 (4) : 331-338
- LEA E., 1910. On the methods used in the herring-investigations. *Publ. Circonst. Cons. perm. int. Explor. Mer* 53: 175 pp.
- LOUBENS G., 1978. Biologie de quelques espèces de poisson du lagon néo-calédonien. *cah. ORSTOM, sér. Océanogr.* 16 (3-4) : 263-283.
- MASSEY B.R., HORN P.L., 1990. Growth and age structure of alfonsino (*Beryx splendens*) from the lower east coast, North Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 24 : 121-136.
- MASUZAWA T., KURATA Y., ONISHI K., 1975. Population ecology of Japanese alfonsin and other demersal fishes. *Japan Aquatic Resources Conservation Association Fishery Resource Paper* N° 28.
- MEUNIER F. J., PASCAL M., LOUBENS G., 1979. Comparaison de méthodes squelettechronologiques et considérations fonctionnelles sur le tissu osseux acellulaire d'un osteichthyen du lagon néo-calédonien, *Lethrinus nebulosus*. *Aquaculture*, 17 : 137-157
- MORALES NIN B., 1986. Chemical composition of the otoliths of the Sea Bass (*Dicentrarchus labrax* Linnaeus, 1758) (Pisces : Serranidae). *Cybium*, 10 (2), 115-120.
- MULTIFAN 2, 1988. User's Guide and Reference Manual. Otter Software, Canada : 45 p.

- OMBREDANE D., BAGLINIERE J. L., 1991. Les écailles et leurs utilisations en écologie halieutique. In : *Tissus durs et âge individuel des vertébrés*. BAGLINIERE J.L., CASTANET J., CONAND F. et FJ. MEUNIER (Ed.) Colloques et séminaires ORSTOM Editions, INRA Editions : 151-192.
- OTTAWAY E. M., 1978. Rhythmic growth activity in fish scales. *J. Fish Biol.*, 12 : 615-623.
- PALOHEIMO J. E., DICKIE L. M., 1966. Food and growth of fishes. 3 - Relation among food, body size and growth efficiency. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 23 (8) : 1209-1126.
- PANELLA G., 1971. Fish otoliths : daily growth layers and periodical Patterns. *Science* 173 : 1124- 1126.
- PANELLA G., 1980. Growth patterns in fish Saggitae. in *Skeletal growth of aquatic organisms, vol.1. Topics in geobiology*. F.G. STEHLI (ed.) : 519-556
- PETERSEN C., 1892. Fiskenes biologiske forhold i Holboek Fjord, 1890-1891. *Beret. Landbugminist. Dan. Biol. Str. (Fiskeriberet.)*, 1890 (1891) : 121-184.
- RALSTON S., 1984. Aging long-lived tropical fish using daily growth increments. *Fishbyte* 2 (3) : 11-12
- RALSTON S., MYIAMOTO G.T., 1981. Estimation of the age of a tropical reef fish using the density of daily growth increments. *Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium* 1 : 83-88.
- RALSTON S., MYIAMOTO G.T., 1983. Analyzing the width of daily otolith in increments to age the Hawaiian snapper, *Pristipomoides filamentosus*. *Fishery Bulletin* 81 (3) : 523-535
- RALSTON S., WILLIAMS H.A., 1988. Numerical integration of daily growth increments : an efficient means of ageing tropical fishes for stock assesment. *Fishery Bulletin* 87 : 1-16
- REZNICK D., LINDBECK E., BRYGA H., 1983. Slower growth results in larger otoliths : an experimental test with guppies (*Poecilia reticulata*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46 : 108-112.
- RICE J.A., CROWDER L. B., BINKOWSKI F.P., 1985. Evaluating otolith analysis for bloater *Coregonus hoyi* : do otoliths ring true ? *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 114 : 532-539.
- SAS (Statistical Analysis System), 1988. SAS/STAT User's guide, Release 6.03 Edition. Cary, NC : SAS Institute Inc. : 1028 p.
- SECOR D. H., DEAN J. M., 1989. Somatic growth effects on the otolith-fish size relationship in young pond-reared striped bass, *Morone saxatilis*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46 : 113-121.
- SMITH M.K., KOSTLAN E., 1991. Estimates of age and growth of Ehu Etelis carbunculus in four Region of the Pacific from density of daily increments in otoliths. *Fishery Bulletin* 89 : 461-472
- SNEDECCOR G.W., COCHRAN W.G., 1971. *Méthodes statistiques*. Association de coordination technique agricole, Paris, 650 p.
- TOMASSONE R., LESQUOY E., MILLIER C., 1983. *La régression, nouveaux regards sur une ancienne méthode statistique*. INRA actualités scientifiques et agronomiques, 13, ed. Masson, Paris, 177 p.
- TRANCHEFORT J., 1974. La régression - application à l'agronomie. Bureau d'études statistiques de l'ITCF, ed. Masson, Paris, 177 p. in BAGLINIERE & OMBREDANE, 1990
- VON BERTALANFFY L., 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries in growth laws II). *Hum. Biol.*, 10 : 181-213.
- WALFORD L. A., 1946. A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, 90 : 141-7.
- WATABE N., TANAKA K., YAMADA J., DEAN J. M., 1982. Scanning electron microscope observations of the organic matrix in otolith of the Teleost fish *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus) and *Tilapia nilotica* (Linnaeus). *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*, 58 : 127-134.
- WILSON R. R. Jr, 1985. Depth-related changes in sagitta morphology in six macrourid fishes of the Pacific and Atlantic oceans. *Copeia*, 4 : 1011-1017.