

Bull., 45, 145-148. — PETTER-ROUSSEAU (A.) (1953). — Recherches sur la croissance et le cycle d'activité testiculaire de *Natrix natrix helvetica* (Lacépède). *Terre et Vie*, 1953 : 81-167. — POPE (C.H.) (1956). — The Reptile World. *Routledge and Keagan, London*, 327 p. — RAHN (H.) (1942). — The reproductive cycle of the Prairie rattler. *Copeia*, 1942 : 233-240. — RISLEY (P.L.) (1933). — Observations on the natural history of the Common musk turtle, *Stemnoterius odoratus* (Latreille). *Pap. Mich. Acad. Sci.*, 17, 685-711. — ROLLINAT (R.) (1934). — La vie des Reptiles de la France centrale. *Delagrave, Paris*, 343 p. — SAINT GIRONS (H.) (1952). — Ecologie et éthologie des Vipères de France. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 11^e sér., 14, 263-343. — SAINT GIRONS (H.) (1957). — Croissance et fécondité de *Vipera aspis* (L.). *Vie et Milieu* 8, 265-286.

SAINT GIRONS (H.) (1964). — Notes sur l'écologie et la structure des populations des Laticaudinae (Serpents, Hydrophidae) en Nouvelle-Calédonie. *Terre et Vie*, 1964 : 185-214. — SAINT GIRONS (H.) (1965). — Les critères d'âge chez les Reptiles et leurs applications à l'étude de la structure des populations sauvages. *Terre et Vie*, 1965 : 341-360. — SAINT GIRONS (H.) & PFEFFER (P.) (1971). — Le cycle sexuel des Serpents du Cambodge. *Annls. Sci. Nat. Zool.*, 13, 543-571. — SAINT GIRONS (H.) & PFEFFER (P.) (1972). — Notes sur l'écologie des Serpents du Cambodge. *Zool. Meded. Leiden*, 47, 65-87. — SEIBERT (H.C.) & HAGEN (C.W.) (1947). — Studies on a population of snakes in Illinois. *Copeia*, 1947 : 6-22. — SEXTON (O.J.) (1959). — A method of estimating the age of Painted turtles for use in demographic studies. *Ecology*, 40, 716-718. — SEXTON (O.J.), HEATWOLE (H.F.) & MESETH (E.H.) (1963). — Seasonal population changes in the lizard *Anolis limifrons*, in Panama. *Amer. Midl. Nat.*, 69, 482-491. — STEBBINS (R.C.) & ROBINSON (H.B.) (1946). — Further analysis of a population of the Lizard *Sceloporus graciosus gracilis*. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 48, 149-168. — STICKEL (L.F.) (1950). — Populations and home range relationships of the Box turtle, *Terrapene c. carolina* (Linnaeus). *Ecological Monographs*, 20, 351-378. — TINKLE (D.W.) (1958). — The systematics and ecology of the *Stemnoterius carinatus* complex (Testudinata, Chelydridae). *Tulane Stud. Zool.*, 6, 3-56.

TINKLE (D.W.) (1962). — Reproductive potential and cycles in female *Crotalus atrox* from northwestern Texas. *Copeia*, 1962 : 306-313. — TINKLE (D.W.) (1961 a). — Population structure and reproduction in the lizard *Uta stansburiana* Stej. *Amer. Midl. Nat.*, 66, 206-234. — TINKLE (D.W.) (1961 b). — Geographic variation in reproduction, size, sex ratio and maturity of *Stemnoterius odoratus*. *Ecology*, 42, 68-76. — TINKLE (D.W.) (1967). — The life and demography of the Side-blotched lizard *Uta stansburiana*. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 132, 1-182. — TINKLE (D.W.), WILBUR (H.M.) & TILLEY (S.G.) (1970). — Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*, 24, 55-74. — VOLSOE (H.) (1944). — Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus* (L.). *Spolia Zool. Mus. Haun. Copenhagen*, 5, 7-172. — WOODBURY (A.M.) & al. (1951). — Symposium. A snake den in Tooele County, Utah. *Herpetologica*, 7, 1-52. — WOODBURY (A.M.) & HARDY (R.) (1948). — Studies on the Desert tortoise, *Gopherus agassizii*. *Ecological Monographs*, 18, 145-200.

CHAPITRE VII

LES CRITÈRES D'AGE CHEZ LES POISSONS

par

Jacques DAGÈT et Jean Claude LE GUEN

La détermination de l'âge des Poissons est l'un des problèmes sur lesquels la sagacité des ichtyologistes s'est exercée avec le plus d'opiniâtreté depuis la fin du XIX^e siècle. Les Poissons étant des Vertébrés à croissance continue, il est certain que la taille d'un individu donné ne cesse d'augmenter durant toute sa vie, de plus en plus lentement toutefois au fil des années. Cependant, en raison des variations individuelles considérables qui existent dans ce domaine, il serait faux d'admettre que dans une population l'âge d'un individu est d'autant plus élevé que sa taille est plus grande. L'imagination populaire n'a pourtant pas manqué d'assigner des longévités fabuleuses aux spécimens de grosseur exceptionnelle que l'on rencontre parfois chez certaines espèces. Buffon (1758) écrivait déjà : « J'ai vu des Carpes chez M. le Comte de Maurepas, dans les fossés de son château de Pontchartrain, qui ont au moins cent cinquante ans bien avérés ». Lacépède (1798) renchérisait : « Des observations exactes prouvent en effet que leur vie peut s'étendre au delà de deux siècles; plusieurs renseignements portent même à croire qu'on a vu des Poissons âgés de près de trois cents ans ». La science moderne a réduit à néant cette légende des Carpes centenaires mais il n'en demeure pas moins que certains Poissons font preuve d'une longévité des plus remarquables.

D'après Nigrelli (1959) les durées de vie les plus élevées qui aient été observées en aquarium, données en principe irrécusables, seraient de 69 ans pour *Acipenser ruthenus*, 38 ans pour *Cyprinus carpio*, 30 ans pour *Amia calva* et *Lepisosteus osseus*, 23 ans pour *Acipenser flavescens*. A la suite d'une étude critique des divers chiffres publiés sur ce sujet, Flower (1925, 1935) et Bourlière (1946) retenaient comme âges maximaux atteints en milieu naturel : 60 ans pour *Silurus glanis*, 55 ans pour *Anguilla anguilla* et 47 ans pour *Cyprinus carpio*. Les Esturgeons méritent une mention spéciale. Magnin (1962) a observé un *Acipenser sturio* de

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 4250ex1

Cote : B

42 ans, un *A. flavescens* de 55 ans et un *A. oxyrhynchus* de 60 ans. Lukin (1949), a signalé des *A. guldenstaedti* de 46 ans et plus, mais le record appartiendrait au géant du groupe, l'énorme *Huso huso* qui, dans la mer d'Azov, peut atteindre 9 mètres de long et un poids de 1.300 kilos. De tels Poissons doivent dépasser largement les maxima précédemment cités car un individu de 4,20 m de long avait déjà 75 ans (Tchalikov, 1949).

On remarquera que toutes les espèces mentionnées ci-dessus appartiennent aux faunes des régions tempérées ou semi-froides. La longévité des formes tropicales est moins connue : elle semble d'ailleurs être nettement plus faible, les croissances étant en règle générale d'autant plus rapides que les eaux sont plus chaudes. Les Poissons sont en effet des Vertébrés poikilothermes dont le taux de métabolisme est fonction de la température ambiante. L'une des méthodes de détermination de l'âge qui sera exposée plus loin est précisément basée sur le fait que ces animaux subissent des variations de croissance saisonnières qui s'inscrivent, dans toutes les formations osseuses et sur les écailles, sous forme de zones de croissance rapide, larges et opaques, et zones de croissance lente, étroites et transparentes. En pays tempéré, les premières seront considérées comme estivales et les secondes comme hivernales. Evaluer l'âge d'un Poisson reviendra donc à reconnaître et à compter le nombre des zones de l'une et l'autre catégories. Les écailles ont été utilisées de cette façon pour la première fois par Hoffbauer (1898) pour déterminer l'âge des Carpes, les otolithes par Reibisch (1899) pour déterminer l'âge des Plies (*Pleuronectes platessa*) et divers autres os par Heincke (1904) pour déterminer également l'âge des Plies et de quelques autres Poissons pêchés en Mer du Nord.

En fait, qu'il s'agisse d'écailles ou d'os, la lecture des zones concentriques qui s'y trouvent inscrites est loin d'être toujours facile et leur interprétation pose souvent des problèmes délicats, notamment en milieu tropical où les saisons thermiques sont moins tranchées qu'en pays tempéré. On s'est en outre vite aperçu que certains chocs physiologiques, autres que ceux provoqués par une chute saisonnière de température, étaient susceptibles de provoquer un ralentissement ou un arrêt de croissance. C'est le cas des périodes de reproduction, de disette alimentaire ou de rétrécissement d'espace vital, des changements importants de nourriture ou de milieu, tels que ceux résultants de mouvements migratoires, et même de certaines maladies ou accidents individuels. Dans les cas les plus favorables, on trouve cependant inscrit sur les écailles ou dans les os un véritable *curriculum vitae* abrégé qu'il suffit de déchiffrer et d'interpréter correctement. Pour un spécialiste expérimenté, une écaille de Saumon par exemple indique non seulement l'âge de l'individu sur lequel elle a été prélevée, mais aussi sa vitesse de croissance, le nombre d'années passées en eau douce et en mer, le nombre de fois où il s'est reproduit, sa longueur et son poids approximatifs aux divers âges de sa vie, etc.

Au cours de ces dernières années, le développement des recherches sur l'aménagement rationnel des pêches et la dynamique des stocks exploités a pro-

voqué un regain d'intérêt pour les méthodes de détermination précise de l'âge des Poissons. La connaissance de ce dernier est en effet indispensable pour évaluer les coefficients de mortalité et établir les lois de croissance moyenne, linéaire et pondérale, applicables aux stocks étudiés. Des techniques de plus en plus affinées sont donc constamment recherchées et testées par les biologistes des pêches pour fixer avec exactitude l'âge des Poissons échantillonnés afin de pouvoir mieux suivre la destinée des cohortes, analyser l'influence de divers facteurs sur la structure démographique des populations et calculer le rendement optimal d'un stock soumis à un mode d'exploitation déterminé.

Les méthodes actuellement utilisées se rangent en deux grandes catégories : celles qui donnent l'âge d'un individu à partir d'un marquage naturel ou expérimental et celles qui donnent statistiquement l'âge moyen d'un groupe d'individus ou l'âge le plus probable d'un individu de taille donnée.

MÉTHODES DE DÉTERMINATION INDIVIDUELLE DE L'ÂGE

I. - MARQUAGE NATUREL

Pour qu'un marquage naturel soit utilisable en vue de la détermination de l'âge d'un Poisson, il n'est pas indispensable de connaître le mécanisme de la formation d'une marque ni la nature des facteurs qui la provoquent. Il suffit que les marques soient reconnaissables et en relation régulière avec un phénomène de périodicité connue.

1. Écailles. — Les écailles constituent le matériel le plus souvent utilisé parce que le plus facile à prélever et à préparer. En général elles présentent une ornementation superficielle de minuscules crêtes ou stries concentriques, appelées *circuli* et qui sont formées par les sléroblastes au cours de la croissance. Lorsque celle-ci est rapide, les *circuli* sont espacés; lorsqu'elle est lente, les *circuli* sont rapprochés. L'ensemble d'une zone à *circuli* espacés et d'une zone à *circuli* rapprochés constitue un *annulus*. Lorsque la croissance s'arrête totalement durant une période suffisamment longue, les premiers *circuli* formés après la reprise de croissance ne sont pas rigoureusement parallèles aux derniers formés juste avant l'arrêt : ils les recourent obliquement et une ligne de discontinuité, dessinant le contour qu'avait l'écaille durant l'arrêt de croissance, apparaît alors et délimite plus ou moins nettement l'*annulus* (fig. VII.1).

En principe, les *annuli*, lorsqu'ils existent, sont également visibles sur toutes les écailles d'un même individu. Cependant il faut veiller à ne prélever que des écailles bien formées et facilement lisibles du centre à la périphérie. On rejettera

comme impropres aux déterminations d'âge toutes celles qui présentent des apparences de lépidoclasie macrocentrique (Daget, 1956) c'est-à-dire celles dont la disposition régulière des *annuli* a été secondairement altérée, qu'il s'agisse d'écaillés néoformées par régénération ou d'écaillés anciennes dont la partie centrale est en cours de remaniement (fig. VII.2).

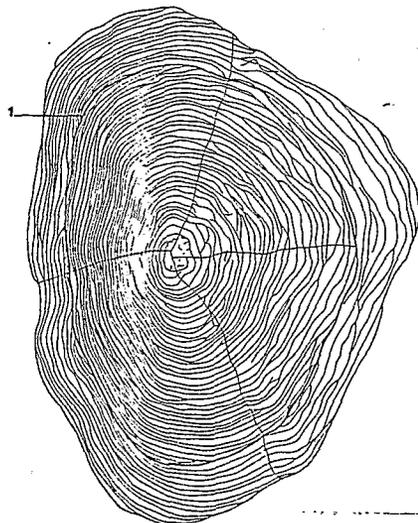


FIG. VII. 1. — Ecaïlle d'un *Alestes baremoze* de 82 mm, pêché à Bol (lac Tchad) fin avril 1966 et âgé de 8 mois (né durant la cive en septembre 1965). 1. Ligne de discontinuité correspondant à l'arrêt de croissance durant la saison froide (décembre-janvier). La zone située entre cette ligne et la périphérie de l'écaïlle correspond au début de la seconde période de croissance (d'après DURAND et LOUBENS, 1969).

Les écaillés doivent être nettoyées pour les débarrasser de tous les fragments de tissus qui pourraient y adhérer et gêner leur lecture. Pour cela, on les frotte doucement entre le pouce et l'index ou avec une petite brosse, puis on les rince

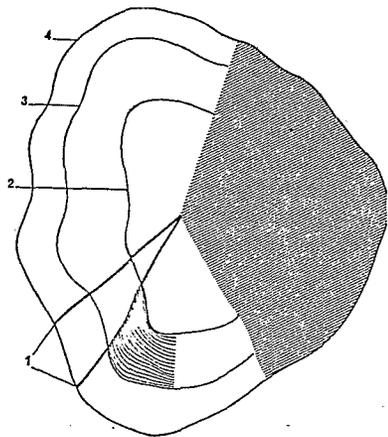


FIG. VII. 2. — Schéma d'une écaïlle d'*Alestes baremoze* ayant terminé sa troisième période annuelle de croissance. 1. Radii partant du noyau de l'écaïlle; 2. Premier arrêt de croissance; 3. Deuxième arrêt de croissance; 4. Bord de l'écaïlle au-delà duquel apparaîtra éventuellement une quatrième zone de croissance. La partie hachurée est le champ caudal, qui n'est pas recouvert par les écaillés adjacentes (d'après DURAND et LOUBENS, 1969).

à l'eau claire. Certains auteurs conseillent de les faire passer quelques minutes dans une solution de potasse à 5%. D'autres, pour obtenir un meilleur contraste entre les zones claires (à *annuli* espacés) et sombres (à *annuli* serrés) recommandent de les tremper dans l'acide picrique après les avoir lavées à l'alcool. Les écaillés sont ensuite placées sur une lame de verre à sec ou recouvertes d'un liquide de réfringence adéquate (silicate de soude, mélange de glycérine et de gélatine ou de glycérine et de silicate de soude), l'important étant d'obtenir une planéité parfaite. L'observation se fait directement à la loupe binoculaire ou par projection sur un écran à l'aide d'un appareil analogue à un lecteur de microfilms. Une autre technique consiste à examiner non pas l'écaïlle elle-même mais son empreinte estampée sur une lame de matière plastique transparente (acétate de cellulose) au moyen d'une petite presse d'horloger (Nesbit, 1934; Smith, 1954).

Tous ceux qui ont une certaine pratique de la lecture des écaillés savent combien il est facile, en dehors des cas particulièrement nets, de se tromper sur le nombre exact des *annuli*. Même les spécialistes qui ont une habitude quotidienne de ce genre de travail rencontrent souvent des difficultés. Un observateur reprenant plusieurs fois de suite l'examen des écaillés d'un échantillon de Poissons n'attribue pas toujours le même nombre d'*annuli* à tous les individus. Il en est de même lorsque les mêmes écaillés sont examinées successivement par plusieurs observateurs. Il convient d'ajouter que les divergences ne dépassent pas en général un *annulus* en plus ou en moins et que le nombre des cas litigieux est le plus souvent de l'ordre de quelques pour cent. Lorsque les Poissons deviennent très âgés, les *annuli* sont de plus en plus rapprochés les uns des autres et tendent à se confondre vers la périphérie des écaillés. L'âge est alors difficile à établir avec certitude mais dans une population à structure démographique équilibrée de tels individus sont toujours peu nombreux. De toute façon, il est préférable d'éliminer les cas douteux et de ne conserver comme valables que les écaillés sur lesquelles le nombre des *annuli* peut être compté sans ambiguïté. En outre une bonne précaution pour limiter les causes d'erreurs possibles consiste à examiner systématiquement plusieurs écaillés prélevées sur le même Poisson et à compter seulement les marques qui se retrouvent sur chacune des écaillés dans la même position relative; on élimine ainsi toutes les traces d'anomalies accidentelles survenues au cours de la formation de certaines écaillés et sans relation avec la croissance générale de l'individu.

Il en résulte que le nombre des écaillés lisibles est parfois très réduit. Ce serait cependant une erreur de penser que la méthode est alors en défaut et qu'elle doit être abandonnée au profit d'une autre. Par exemple sur les *Sardinella aurita* de la région de Pointe-Noire, Gheno (non publié) a signalé qu'en plus de marques saisonnières généralement nettes et visibles sur toute l'écaïlle, il en avait assez fréquemment rencontré d'autres moins nettes, souvent discontinues et dont la position n'était pas constante. Elles étaient parfois en nombre suffisant pour masquer les *annuli* saisonniers et rendre les écaillés impropres à toute détermination d'âge. Sur un échantillon de 2.800 individus pris au hasard, de mai 1966 à décembre 1967, l'âge de 2.116 d'entre eux seulement (soit 75,6%) a pu

être fixé. L'exactitude des résultats obtenus lors de ces premiers essais de lecture d'écailles ayant été confirmée ultérieurement par d'autres méthodes, il est maintenant admis que, malgré un pourcentage important de lectures impossibles, les écailles de certains Clupéidés tropicaux sont utilisables pour déterminer l'âge de la majorité des individus pêchés.

Indépendamment des cas où toute lecture est impossible ou incertaine plusieurs causes d'erreurs peuvent fausser systématiquement les déterminations d'âge (fig. VII.3). Des marques surnuméraires, dites « fausses marques », viennent parfois s'ajouter aux marques saisonnières et risquent de conduire à des évaluations d'âge surestimées. De « faux *annuli* » ont été décrits en détail chez *Lepomis macrochirus* (Bennett *et al.*, 1940). D'après Van Oosten (1957) il s'agirait d'arrêts de croissance accidentels causés par une maladie, une blessure, un jeûne fortuit, une variation brusque et momentanée de la température, etc. Reprenant l'étude de cette question, Backiel (1968) arrive à la conclusion que toute modification dans le métabolisme d'un Poisson peut provoquer l'apparition d'une marque sur ses écailles et que, si les effets d'une modification accidentelle sont comparables à ceux des changements de saisons, la fausse marque qui en résulte ne peut être distinguée d'un *annulus* véritable. En revanche Wallin (1957) a signalé que des Poissons infestés de *Ligula sp.* avaient leur métabolisme perturbé au point qu'aucun signe de croissance n'apparaissait plus à la périphérie de leurs écailles. De leur côté Buchholz et Carlander (1963) ont montré qu'aucune marque ne se formait sur les écailles de *Roccus mississippiensis* les années où la croissance était très lente. D'après ces mêmes auteurs les absences de marques, entraînant une sous-estimation de l'âge, seraient beaucoup plus fréquentes qu'on ne le pense habituellement. Avant d'utiliser les lectures d'écailles en routine, il faut donc s'assurer, pour chaque population étudiée, de la validité des résultats obtenus.

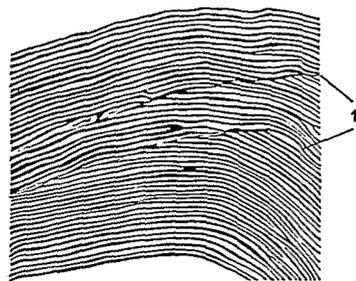


FIG. VII. 3. — Détail de l'ornementation superficielle d'une écaille d'*Alestes baremoze* examinée en contraste de phase. 1. *Annulus double* (d'après DURAND et LOUBENS, 1969).

Enfin des travaux récents de nature cybernétique et mathématique portant sur la lecture des écailles et la précision que l'on peut en attendre pour les déterminations d'âge (Sych, 1970) ouvriront peut-être la voie à des techniques nouvelles entièrement automatisées. Mais au stade où en sont ces recherches leur application à la pratique courante paraît encore bien lointaine.

2. Otolithes et autres structures osseuses. — Les otolithes sont très souvent utilisés bien que leur prélèvement soit plus malaisé que celui des écailles surtout chez les grands individus à crâne fortement ossifié. En outre, pour atteindre l'oreille interne, il est nécessaire de défoncer la région otique ce qui déprécie les espèces commerciales vendues entières. Néanmoins lorsqu'il s'agit de Poissons à peau nue, à écailles minuscules ou illisibles, les otolithes peuvent rendre de grands services. On s'adresse en principe à la *sagitta* qui est le plus volumineux des trois sauf chez les Ostariophyses.

Les otolithes de petite taille ou prélevés chez des individus jeunes peuvent être examinés entiers, au besoin après avoir subi un éclaircissement préalable durant 1 à 6 jours dans de la créosote de hêtre. Immergés dans le même liquide ou simplement dans l'eau, ils sont ensuite examinés à la loupe binoculaire ou au microscope, en lumière réfléchie et en lumière transmise. Le recours à ces deux modes d'éclairage est en général indispensable pour obtenir une bonne lecture des *annuli*. Le noyau central apparaît entouré de zones concentriques alternativement opaques et hyalines. Les zones opaques, sombres en lumière transmise et blanc laiteux en lumière réfléchie, correspondent à une croissance rapide. Les zones hyalines claires, blanchâtres en lumière transmise et sombres en lumière réfléchie, correspondent à une croissance lente. Lorsque les otolithes sont opaques ou de grande taille, il est nécessaire de les meuler suivant une coupe dont le plan passe par le *nucleus*. On examine la face polie et pour obtenir un meilleur contraste il est recommandé de chauffer l'otolithe sur la flamme d'un bec Bunsen, suivant la technique de brûlage mise au point par Christensen (1964) pour les Soles. Les zones hyalines apparaissent alors en brun foncé et les zones opaques en blanc.

D'autres formations osseuses se révèlent parfois plus favorables aux déterminations d'âge que les écailles ou les otolithes (Menon, 1950; Pravdin, 1966). Pour les Esturgeons par exemple les résultats les plus sûrs sont fournis par la lecture de coupes, d'épaisseur bien déterminée, pratiquées dans le premier rayon de la nageoire pectorale près de l'articulation et éclaircies à l'alcool, à la glycérine ou au toluène (Magnin, 1962). On s'est adressé également pour certains Poissons aux opercules, aux vertèbres, aux cleithra, etc. (Tesch, 1968). Plusieurs auteurs ont signalé que sur les structures osseuses, les *annuli* sont limités non pas par une mais deux ou plusieurs marques très rapprochées. Landau (1965) a décrit sur les vertèbres d'*Euthynnus alleteratus*, en Méditerranée, les zones de croissance annuelle limitées par deux (doublets) ou trois (triplets) marques très rapprochées qui tendent à se confondre en une seule lorsque l'âge augmente. Un phénomène analogue de dédoublement des marques annuelles a été récemment mis en évidence sur les otolithes des Anguilles d'Europe (Dahl, 1967). Pour éviter une surestimation, il est donc indispensable de contrôler les âges lus sur les structures osseuses de la même façon que ceux lus sur les écailles lorsqu'on craint l'existence de « fausses marques ».

3. Périodicité des marques. — Lorsque des marques nettement lisibles existent, il est facile de mettre en évidence une corrélation étroite entre leur

nombre et la taille des individus sur lesquels on les a observées, mais ceci ne suffit pas pour que l'on puisse en déduire un âge précis. Il faut en outre évaluer correctement l'intervalle de temps qui s'est écoulé entre la formation de deux marques successives, ce qui nécessite la connaissance des variations saisonnières du milieu ainsi que du mode de vie et des périodes de reproduction de l'espèce considérée. Dans les régions tempérées ou froides, il a été maintes fois vérifié que la température joue un rôle prépondérant dans les variations de la vitesse de croissance, celle-ci étant ralentie en hiver et accélérée en été. Dans chaque cas particulier, il convient de vérifier que les pontes sont groupées durant une période bien déterminée, ce qui permet de fixer une date moyenne d'éclosion. Que la reproduction provoque ou non une « fausse marque », on peut identifier des zones de croissance annuelles sur les écailles ou certaines structures osseuses de la plupart des Poissons et en déduire leur âge avec une bonne précision. Cette méthode, devenue d'un emploi courant, est par contre en défaut dans les milieux équatoriaux où les variations saisonnières sont faibles voire inexistantes et où la reproduction s'étale sur toute l'année.

Dans les eaux continentales soumises à un régime du type tropical pur ou tropical de transition, il existe deux saisons hydrologiques bien tranchées : les hautes eaux provoquées par les pluies et les basses eaux. Les variations de température, même si leur amplitude est comparable à celles observées sous des climats plus froids, ont sur la croissance des Poissons un effet totalement masqué par celui de la crue et des inondations. Chez la plupart des espèces, les pontes sont déclenchées par les pluies ou la montée des eaux, ce qui permet d'estimer leur date à un mois près en moyenne. La croissance des jeunes est rapide jusqu'aux basses eaux suivantes qui correspondent à une période de surpeuplement et de disette alimentaire auquel on a donné le nom d'« hiver physiologique ». Pendant cette période de l'année, la croissance est arrêtée et souvent même, lorsque les conditions sont particulièrement mauvaises, on constate un début de résorption du bord périphérique des écailles. Les mêmes phénomènes se répètent régulièrement chaque année et, si l'on est assuré que la reproduction a lieu avant la reprise de croissance et ne peut par conséquent provoquer l'apparition d'une « fausse marque », les lignes de discontinuité dans l'ornementation des écailles correspondent aux arrêts de croissance annuels. De tels *annuli* ont été signalés pour la première fois au Cambodge par Chevey (1933), au Mali par Monod (1945), en Gambie par Johnels (1954), en Egypte par Jensen (1957), etc. Ils sont maintenant couramment utilisés pour les déterminations d'âge et les études de croissance.

Cependant dans les zones tropicales, les phénomènes ne sont pas toujours aussi simples que ceux qui viennent d'être exposés. A titre d'exemple, nous exposerons comment a pu récemment être établie la périodicité des marques visibles sur les otolithes des *Pseudotolithus* (Sciaenidae) de l'Atlantique tropical. Chaque année au large du Congo, on note deux périodes où apparaissent en surface (de 0 à 30 m environ) des eaux « océaniques », froides et salées, alternant avec des eaux « guinéennes », chaudes et dessalées. On distingue donc dans

cette région quatre saisons hydrologiques : une grande saison chaude de janvier à mai, une grande saison froide de juin à septembre, une petite saison chaude d'octobre à décembre et une petite saison froide décembre-janvier. Poinsard et Troadec (1966) ont vérifié le synchronisme, au cours de l'année, entre les conditions hydrologiques et la nature du dernier anneau déposé à la périphérie de l'otolithe. En saisons froides apparaît un anneau blanc opaque et, en saisons chaudes, un anneau hyalin qui noircit au brûlage. Bayagbona (1966) a observé la même périodicité chez les *Pseudotolithus* des côtes du Nigéria. Or les *Pseudotolithus* pondent deux fois par an, durant les deux saisons chaudes. Les Poissons nés en grande saison chaude ont des otolithes reconnaissables à un très large *nucleus* blanc formé durant la grande saison froide suivante. S'ils naissent au début de la saison chaude, leurs otolithes présentent en plus un petit centre noir formé après le stade larvaire, en fin de grande saison chaude. Ce centre noir n'existe pas chez les individus nés en fin de grande saison chaude et dont la vie post-larvaire débute en grande saison froide. A l'inverse, les Poissons nés en petite saison chaude possèdent des otolithes à très large *nucleus* noir, parfois coupé d'un anneau blanc très étroit. Le *nucleus* correspond à la petite saison chaude où a eu lieu la naissance et à la grande saison chaude suivante. La petite saison froide intermédiaire provoque la formation d'un faible anneau blanc. Cet anneau peut être absent lorsque la petite saison froide est peu marquée ou lorsque le Poisson, né en fin de petite saison chaude, termine sa vie larvaire en fin de petite saison froide. Il en résulte qu'un lecteur expérimenté arrive à fixer le mois de naissance d'un Poisson avec une erreur possible d'un mois en plus ou en moins (fig. VII.4).

La croissance des *Pseudotolithus* est d'abord très rapide et les quatre saisons se reconnaissent le plus souvent à la présence d'anneaux distincts correspondants aux deux ou trois premières années. Mais les anneaux des grandes saisons, froide et chaude, sont toujours prépondérants. Lorsque le Poisson devient plus âgé, son taux de croissance diminue et les anneaux deviennent plus serrés. En même temps les anneaux blancs de saison froide, qui étaient dominants lors des premières années, deviennent progressivement plus étroits. Au bout de quatre ou cinq ans, seuls restent identifiables les anneaux fins des grandes saisons froides se détachant sur une surface brune. Sur un échantillon de 113 *Pseudotolithus typus* mesurant de 10 à 68 cm de longueur totale et dont les âges variaient de 1 à 7 ans, deux observateurs examinant les otolithes indépendamment l'un de l'autre ont donné des dates de naissance identiques pour 103 Poissons (91 %). Pour les 10 Poissons au sujet desquels il y avait désaccord entre les dates, l'écart était de 3 mois au plus pour 6 d'entre eux (5,4 %), de 6 mois au plus pour 2 d'entre eux (1,8 %) et de 1 an au plus pour 2 d'entre eux (1,8 %). Aucun écart entre les déterminations n'était supérieur à 1 an (Poinsard et Troadec, 1966).

4. Vérification de l'exactitude des âges déterminés à partir de marques naturelles. — Il ne suffit pas que l'on puisse reconnaître sans ambiguïté des marques sur les écailles ou d'autres structures osseuses pour en déduire un âge exact. Comme on l'a vu précédemment, l'existence de « fausses

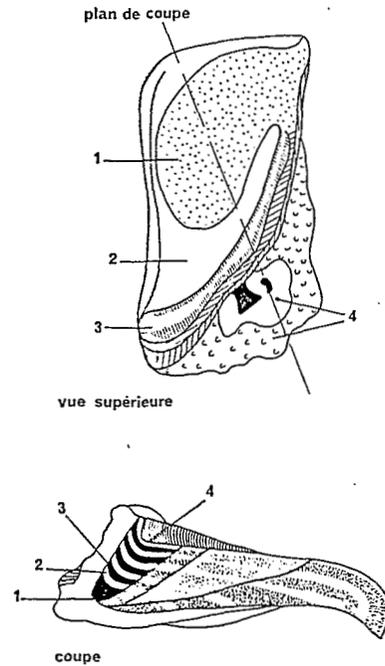


FIG. VII. 4. — Otolithe d'un *Pseudotolithus elongatus* de 4 ans et demi, né en grande crue 1960-61 et pêché en grande saison froide 1965.

En haut, vue extérieure; 1. Méplat; 2. Moitié de l'otolithe supprimée par meulage; 3. Sillon; 4. Concrétions.

En bas, coupe suivant le plan indiqué; 1. Nucleus; 2. Grande saison froide; 3. Saison chaude et petite saison froide; 4. Structure correspondant au sillon.

marques» peut conduire à des surestimations systématiques alors que l'absence de marques, certaines années, peut conduire à des sous-estimations. Il y a donc intérêt, sinon nécessité, à contrôler les âges déterminés directement à partir de la lecture des marques naturelles par d'autres méthodes indépendantes et moins sujettes à erreurs ou à interprétations subjectives. Les plus couramment utilisées pour vérifier les âges lus sur des écailles, des otolithes ou des os, sont celle des marquages expérimentaux et celle dite de Petersen exposées dans les paragraphes suivants (fig. VII.5).

Tableau I. — RÉSULTATS DE LA DÉTERMINATION DE L'ÂGE D'UN ÉCHANTILLON D'HYBRIDES DE *Coregonus oxyrinchus* x *Coregonus nasus* (LAC GRASTJARN)

Age lu sur les écailles	Age réel			Total
	0+	1+	2+	
	0+	20		
1+		20		20
2+			20	20
Total	20	20	20	Σ = 60

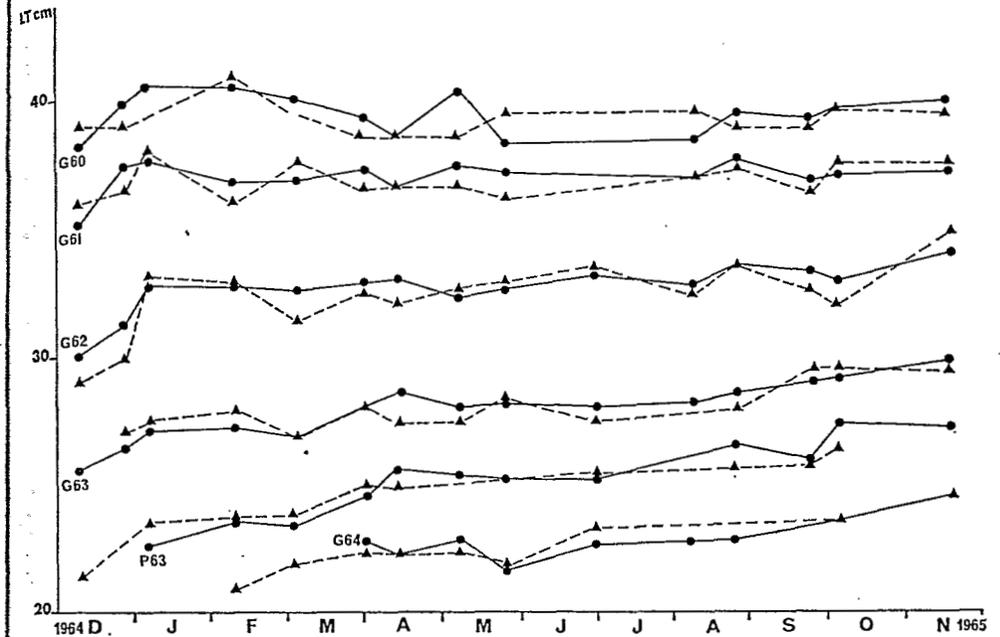


FIG. VII. 5. — Comparaison de la croissance des *Pseudotolithus elongatus* de l'estuaire du Congo déduite des âges lus sur les otolithes (cercles) et des modes obtenus par la méthode de Petersen (triangles). P63: Poissons nés durant la petite crue de l'année 1963; G. 60 à 64: Poissons nés durant la grande crue des années 1960 à 1964. La concordance entre les deux séries de résultats portant sur une même cohorte prouve la validité des lectures d'âges sur les otolithes.

Parfois, grâce à des élevages en milieu fermé, il est possible de comparer directement les résultats donnés par la lecture des marques aux âges réels des individus. On trouvera dans les tableaux I et II, empruntés à Sych (1970) les données concernant deux populations d'hybrides de *Coregonus* élevées dans des lacs suédois.

Tableau II. — RÉSULTATS DE LA DÉTERMINATION DE L'ÂGE D'UN ÉCHANTILLON D'HYBRIDES DE *Coregonus oxyrinchus* x *Coregonus albula* (LAC ORATJARN)

Age lu sur les écailles	Age réel						Total
	3+	4+	5+	6+	7+	8+	
3+	23	2					25
4+	2	22	4				28
5+		1	21				22
6+				2	1		3
7+					2	1	3
8+						2	2
Total	25	25	25	2	3	3	Σ = 83

Dans le premier cas, aucune erreur n'a été commise et le pourcentage de déterminations exactes atteint 100 %. Dans le second cas une erreur d'un an en plus ou en moins a été commise sur 11 individus et le pourcentage de déterminations exactes tombe à $72/83 = 86,7$ %. Si l'on étudie seulement la structure démographique de la population, on constate que certaines erreurs se compensent. Les résultats sont exacts à trois unités près pour la seconde et la troisième classe d'âge, à une unité près pour la quatrième et la sixième. Le pourcentage d'erreurs n'est donc que de $8/83 = 9,6$ %. Chez les Corégones des lacs suédois la valeur des lectures d'écaillés varie beaucoup avec l'origine de la population étudiée comme on peut le voir dans le tableau III (Sych et Zuromska, 1968). Les écaillés de Brochets sont toujours difficiles à lire alors que celles de Cyprinidés sont toujours faciles sauf chez *Barbus barbus* (Micha, 1971). Lorsque les erreurs dépassent 20 %, on doit considérer la méthode comme inacceptable.

Tableau III. — POURCENTAGES D'ERREURS COMMISES SUR LES DÉTERMINATIONS D'AGE PAR LECTURE D'ÉCAILLÉS DE QUELQUES ÉCHANTILLONS DE POISSONS

Espèce	Effectif de l'échantillon	Provenance de l'échantillon	Pourcentage d'erreurs
<i>Rutilus rutilus</i>	54	lac Halmsjön	0,0 %
<i>C. oxyrhynchus</i> x <i>C. nasus</i> (F 1)	60	lac Grästjärn	0,0 %
<i>Coregonus lavaretus</i>	16	lac Vänjaurträsk	0,0 %
<i>Coregonus peled</i>	26	lac Vontjärn	3,8 %
<i>C. oxyrhynchus</i> x <i>C. albula</i>	111	lac Södra Stensjön	10,8 %
<i>C. oxyrhynchus</i> x <i>C. albula</i>	83	lac Oratjärn	13,3 %
<i>C. pidschian</i> x <i>C. peled</i>	146	lac Stensjön	17,8 %
<i>C. pidschian</i> x <i>C. nasus</i>	90	lac Kotjärn	32,2 %
<i>C. oxyrhynchus</i> x <i>C. nasus</i> (F 2)	50	lac Grästjärn	42,0 %
<i>Esox lucius</i>	76	lac Mälaren	56,6 %
<i>Esox lucius</i>	155	lac Ojesjön	68,4 %
<i>Coregonus lavaretus</i>	10	lac Kölsjön	80,0 %
<i>Coregonus pidschian</i>	63	lac Ilvästjärn	85,7 %

MARQUAGE EXPÉRIMENTAL

Les marquages sont le plus souvent utilisés pour mettre en évidence des migrations, évaluer l'effectif total d'une population ou estimer des taux apparents de mortalité. En général l'âge exact d'un Poisson capturé auquel on fixe une marque n'est pas connu : on ne peut donc tabler, lors d'une reprise éventuelle, que sur l'intervalle de temps écoulé depuis la première capture. Si l'on a eu soin de choisir un type de marques permettant un repérage individuel et de noter

chaque fois la longueur du corps, on en déduit facilement l'accroissement moyen durant l'unité de temps, mois ou année, rapporté à la longueur moyenne durant l'intervalle de temps considéré. De telles données peuvent servir, comme on le verra plus loin, pour l'établissement de clés âge-longueur par la méthode des accroissements instantanés. En outre, c'est en comparant des écaillés prélevées sur les Saumons au moment du marquage avec les écaillés des mêmes individus au moment de leur reprise que l'on est arrivé à interpréter les diverses zones de croissance dont se composent les *annuli*, et à vérifier la périodicité de ceux-ci. C'est de même à la suite de nombreux marquages d'*Acipenser oxyrhynchus* dans le Saint-Laurent, des captures ayant été effectuées après des laps de temps allant jusqu'à 14 ans (Magnin et Beaulieu, 1950), qu'ont été confirmés les résultats obtenus par lecture directe des coupes de premier rayon de la nageoire pectorale.

Dans certains cas cependant, l'âge est connu au moment même du marquage, soit qu'il s'agisse de Poissons d'élevage dont la date d'éclosion a été notée ou d'Alevins récoltés dans la nature et dont l'âge peut être estimé avec une bonne précision, soit que les âges aient été lus sur des écaillés prélevées en même temps que les marques étaient fixées. Il arrive aussi que l'on soit obligé de renoncer à utiliser des marques permettant un repérage individuel. On se contente alors de marquer collectivement une cohorte. Par exemple lorsqu'on se propose d'étudier la structure démographique d'une population de Truites dans une rivière, les très jeunes individus ne peuvent recevoir de marques individualisées et le marquage collectif se fait généralement par ablation d'une nageoire. Ce n'est qu'à partir d'un âge d'environ six mois et d'une taille de 7 à 9 cm qu'une bandelette métallique numérotée peut être fixée à la mâchoire de chaque truitelle. Au bout d'un certain temps, en raison de la croissance, cette première marque doit d'ailleurs être remplacée par une autre de plus grande taille. Ainsi arrive-t-on au bout de quelques années à n'avoir dans la population que des individus marqués depuis leur plus jeune âge, la date de naissance de chacun étant connue exactement.

1. Marques permettant un repérage individuel. — Ce sont celles susceptibles de porter un numéro d'identification ou une inscription indélébile. Il en existe de nombreux types répartis en deux grandes catégories suivant qu'elles sont externes ou internes. Parmi les marques externes, nous citerons les suivantes :

(a) **Marque barette (strap tag).** — Bandelette métallique repliée sur elle-même et dont les extrémités sont agrafées à l'aide d'une pince spéciale. Ce type de marque se fixe soit à la mâchoire, soit à l'opercule.

(b) **Marque bouton-pression (bachelor button tag).** — Sorte de rivet métallique ou plastique fixé à l'opercule comme un bouton-pression au moyen d'une pince spéciale à chargeur semi-automatique.

(c) **Marque mandibulaire (jaw tag).** — Voisine de la marque barette mais formant un anneau circulaire autour de la mâchoire inférieure. Ses extrémités sont agrafées l'une à l'autre à l'aide d'une pince spéciale.

(d) **Marque Petersen (Petersen disc tag).** — Formée de 2 disques de

métal, d'ébonite ou de matière plastique, reliés par un fil traversant la musculature du Poisson en avant ou au dessous de la dorsale.

(e) **Marque fanion (flag tag).** — Plaque rectangulaire de métal ou de matière plastique, attachée par une bride à un système d'ancrage interne, et flottant librement dans l'eau. Elle ne gêne pas la croissance ni les mouvements du Poisson mais peut s'accrocher facilement et c'est avec ce type de marque que les pertes sont les plus fréquentes.

(f) **Marque hydrostatique de Lea (hydrostatic tag).** — Tube de rhodoid transparent à fermeture étanche et renfermant une feuille de papier. L'ensemble est fixé sur le dos du Poisson par un fil de nylon ou de métal inoxydable.

(g) **Marque spaghetti (spaghetti tag).** — Tube plastique souple traversant la musculature et dont les deux extrémités sont nouées ou réunies par un système d'attache adéquat.

(h) **Marque à ancrage (anchor tag).** — Tube de polyvinyle dont une extrémité est solidaire d'une petite pièce en forme de T qui est enfoncée à force dans le corps du Poisson et sert de système d'ancrage. La pose de ces marques se fait à l'aide d'un appareil spécial muni d'un chargeur (fig. VII.6).

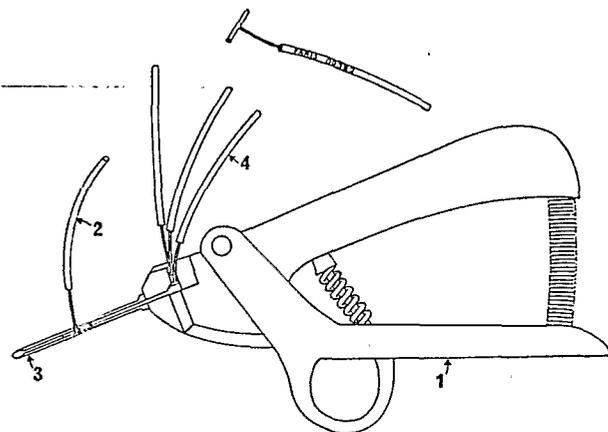


FIG. VII. 6. — Appareil pour poser les marques à ancrage. Lorsqu'on serre la poignée (1), une marque (2) est engagée dans l'aiguille (3) et poussée par un piston jusque dans le corps du poisson. En relâchant la poignée, la marque suivante (4) du chargeur est mise automatiquement en position pour un nouveau marquage.

(i) **Marque harpon (dart tag).** — Tube de matière plastique terminé par un dard barbelé comme la pointe d'un harpon. Cette extrémité est fichée dans le corps du Poisson à l'aide d'un trocart. Lorsqu'on retire le trocart, la marque reste en place (fig. VII.7).

Les marques solidement fixées (a, b, c, g, h, i) sont moins facilement perdues que les marques flottant librement (e, f); lorsque le marquage doit durer plusieurs années, elles donnent de meilleurs taux de reprise et sont généralement préférées. Les fils utilisés pour la fixation de certaines marques (d, e, f,) peuvent être d'argent, d'acier inoxydable, voire de titane ou de tantale. Les fils de nylon, de térylène ou polyéthylène sont également utilisés. Pour éviter tout risque d'infection consécutive à la pose d'une marque, le système d'attache est souvent trempé dans un antibiotique, tel que la terramycine, juste avant sa mise en place.

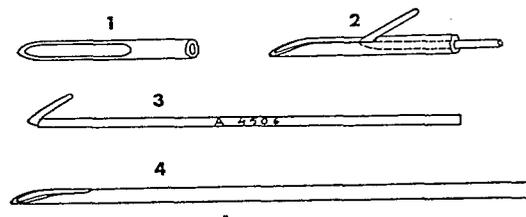


FIG. VII. 7. — Marque harpon. 1. Vue dorsale de la pointe du trocart; 2. Vue latérale de la pointe du trocart avec la marque en position; 3. Marque seule; 4. Trocart.

Plus le laps de temps écoulé entre le marquage et la recapture se prolonge plus les chances augmentent pour les marques externes d'être perdues par arrachement ou nécrose des tissus. En outre certains types de marques peuvent à la longue influencer sur la croissance du porteur et modifier son comportement, notamment lorsqu'il s'agit de marques fixées aux mâchoires et susceptibles de gêner la prise de nourriture. Les marques internes ne présentent pas ces inconvénients. De métal ou de matière plastique, elles sont insérées dans la cavité abdominale à l'aide d'un scalpel spécial à chargeur pour inciser le flanc de l'animal. N'étant pas visibles de l'extérieur, ces marques ne peuvent être récupérées sans un système de détection spécial, appareil à rayons X, électro-aimant pour les marques magnétisées, compteur de Geiger pour les marques rendues radio-actives, etc.

2. **Marques collectives.** — Le mode de marquage collectif le plus simple et le plus couramment utilisé consiste en une ablation partielle ou totale de nageoires. Celles-ci en effet servent surtout à faciliter les évolutions et ne jouent qu'un rôle accessoire ou même nul dans le mécanisme de la nage, essentiellement à base de contractions musculaires alternatives de chaque côté du corps. Les Poissons s'adaptent donc très facilement à l'absence de certaines nageoires, notamment des ventrales. On ne peut évidemment par ce procédé caractériser qu'un nombre restreint de cohortes ou de groupes d'individus en affectant chacun d'une mutilation déterminée. En outre, les nageoires régénèrent très vite, même lorsqu'elles ont été coupées à la base, surtout chez les jeunes individus. D'après Van Sommeren et Whitehead (1959), 30 jours suffisent en

milieu tropical pour que les ventrales de *Tilapia* se reforment et bien que les nageoires régénérées ne soient jamais rigoureusement identiques aux nageoires normales, l'identification des individus marqués devient très difficile au bout d'un certain temps. Les perforations pratiquées dans les nageoires ou les opercules à l'aide de poinçonneuse présentent les mêmes inconvénients : elles se cicatrisent et se referment assez rapidement.

Les marquages au fer rouge permettent en principe d'imprimer des combinaisons variées de lettres et de chiffres, particulièrement sur les Poissons à peau nue ou à petites écailles. Mais les résultats sont inconstants et deviennent vite indéchiffrables. Il en est de même des tatouages et des injections sous-cutanées de colorants ou de matières diverses. L'identification de ces marques devient très aléatoires au bout de quelques mois, un an au maximum. Quant aux marquages par isotopes radio-actifs, ils sont faciles à réaliser chez les Poissons qui supportent sans inconvénient une injection intra-abdominale de sel de Thorium par exemple, mais la détection des individus marqués nécessite un compteur de Geiger.

MÉTHODES DE DÉTERMINATION COLLECTIVE OU STATISTIQUE DE L'AGE

I. - UTILISATION DES MOYENNES VERTÉBRALES

Chez les Poissons les moins évolués, le nombre de vertèbres n'est pas fixe. Il dépend dans une certaine mesure de la température ambiante durant une phase bien précise et d'ailleurs très courte de l'embryogenèse, celle où apparaissent les métamères. Il en résulte que, dans une cohorte de Salmoniformes ou de Clupéiformes par exemple, la moyenne vertébrale est pratiquement fonction de la température de l'eau au moment de la ponte et de l'éclosion. Cette particularité a été mise à profit pour fixer l'âge exact et étudier la croissance des Sardinelles au Congo. *Sardinella eba* s'y reproduit sans interruption toute l'année et chaque mois des échantillons de jeunes individus, mesurant de 4,5 à 5,5 cm de longueur à la fourche*, ont été récoltés à la senne de plage. Leur moyenne vertébrale a ensuite été calculée avec un intervalle de confiance correspondant à un risque de 0,001. Enfin les corrélations avec les moyennes mensuelles de température de surface ont été calculées. C'est avec la température moyenne trois mois avant la capture que la corrélation était la meilleure ($r = -0,937$). Les jeunes capturés avaient donc en moyenne trois mois. De plus, v étant la moyenne vertébrale et t la température de surface à l'éclosion, on avait la relation :

$$v = 46,74 - 0,0346 t \text{ (Gheno et Poinard, 1968)}$$

* La longueur à la fourche d'un poisson est celle mesurée de l'extrémité antérieure du museau à l'extrémité distale des rayons médians de la caudale donc au creux de la fourche formée par les deux lobes caudaux.

Parmi les Poissons de la pêche commerciale débarqués à Pointe-Noire, dont la longueur à la fourche variait de 11 à 25 cm, les moyennes vertébrales observées couvraient toute la gamme des valeurs allant de 46,06 à 45,74. En isolant les groupes à moyenne élevée ($v > 45,98$), on pouvait dire qu'ils se composaient d'individus nés dans des eaux froides de température inférieure à 22°C, ce qui, dans la région de Pointe-Noire, correspond à une courte période de l'année, du 15 juin au 15 septembre (grande saison froide). En prenant le 1^{er} août comme date d'éclosion de ces Poissons, l'erreur commise ne dépassait pas 1,5 mois. Quant à l'année de naissance, la lecture des écailles permettait dans tous les cas de la préciser (Gheno et Le Guen, 1968).

II. - MÉTHODE STATISTIQUE DE PETERSEN

Elle consiste à rechercher les modes successifs dans la distribution de fréquence des tailles. Ces modes existent chaque fois que les pontes sont groupées en une ou plusieurs périodes relativement courtes ou que la fréquence des pontes présente un ou plusieurs maxima bien nets chaque année. Cette méthode, proposée par Petersen (1891) rend toujours d'inappréciables services pour déterminer l'âge et étudier la croissance des Poissons, surtout lorsque les marques naturelles sont inexistantes ou difficiles à interpréter.

La reproduction des albacores, *Thunnus albacares*, nécessitant une température supérieure à 26°C, ne peut se produire au large des côtes du Congo que durant la grande saison chaude. La date moyenne des pontes peut donc être fixée au 1^{er} mars, avec une erreur maximale de 3 mois. Dans les distributions de fréquence des longueurs prédorsales mesurées sur les Thons débarqués à Pointe-Noire, des modes doivent donc apparaître correspondant aux groupes d'âge nés au cours des grandes saisons chaudes précédentes. C'est effectivement

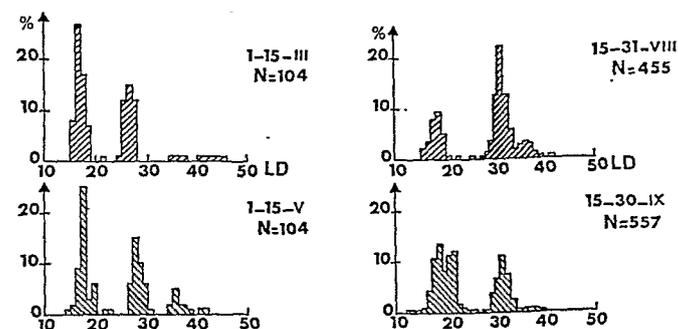


FIG. VII. 8. — Distribution en pourcentage des longueurs prédorsales (en cm) des *Thunnus albacares* débarqués à Pointe Noire en 1967. On voit que les deux premiers modes sont toujours bien distincts (d'après LE GUEN, BAUDIN-LAURENCIN, CHAMPAGNAT, 1969).

Tableau IV. — FRÉQUENCE DES LONGUEURS PRÉDORSALES (LD) MESURÉES SUR LES ALBACORES DÉBARQUÉS A POINTE-NOIRE EN 1967.

LD cm	1-15-III	1-15-V	15-30-VI	1-15-VII	15-31-VII	1-15-VIII	15-31-VIII	1-15-IX	15-30-IX	1-15-X	15-30-X	1-15-XI	15-30-XI	15-31-XII
11									1					
12								2	2					
13								2	15					
14		1		3	12	1		3	2					
15	8	2	3	14	97	85	10	5	1					1
16	27	9	4	28	105	84	16	25	16					7
17	17	25	9	45	70	127	37	59	37	8				8
18	7	3	46	90	62	144	44	74	133	46				6
19		6	20	60	41	33	23	45	86	51				12
20			18	64	11	21	3	65	20	11				19
21	1	1	10	28	7	17		67	19	13				40
22		1	12	14	1	1	1	10	15	8				2
23			11	10	2			5	5	3				1
24	1		15	7		2		1	2					2
25	12		6	6	2		1	1	1	1	1			2
26	15	6	12	11	1	1		2	2					
27	12	15	19	52	2	2	1	4	2		2			2
28	1	10	55	56	8	12	7	3	8	5	4			2
29		6	39	106	38	18	17	21	33	11	12	1		
30		1	19	61	82	21	56	37	71	23	41	7	3	
31			5	26	88	23	101	60	89	75	116	37	4	
32				3	39	11	56	42	52	105	95	85	61	
33			1	2	7	3	26	13	20	43	70	119	76	
34	2	2	1	3	5	5	8	1	3	15	25	42	29	2
35		5		1	8	13	11	1	2	1	5	10	1	
36		2	2	8	5	5	17	3	3	1	5		1	
37		2	1	6	15	4	13	4	2	3	1	5	1	
38		1		1	5	2	5	3	1	6	1	3		
39				2	1	1	1	1			1	1	1	
40		1	1	4	3	1				1	1			
41	1	1		6	1	2	1		1			1		
42		2		2						1				
43				2	1									
44		1		1	4									
45		1	1	4										
46				1										
47				1										
Total	104	104	310	728	729	658	455	657	644	425	380	311	177	106

ce qui a été constaté sur les mensurations effectuées par quinzaine, de mars à décembre 1967 (tableau IV). Pour la période du 1^{er} au 15 mars par exemple, il existe deux modes bien nets à 16 et 26 cm et deux autres plus discrets à 34 et 41 cm. Deux mois plus tard, du 1^{er} au 15 mai, ces quatre modes se retrouvent à 17, 27, 35 et 42 cm, c'est-à-dire décalés de 1 cm. La progression du second mode est facile à suivre jusqu'à 34 cm pour la période du 15 au 31 décembre. Or des longueurs prédorsales de 16, 26, 34 et 41 cm correspondent à des longueurs à

la fourche de 50,0 cm, 84,2 cm, 118,8 cm et 149,7 cm (Le Guen, Baudin-Laurencin et Champagnat, 1969) (fig. VII.8). Le premier mode correspond à des Poissons nés soit un an auparavant, soit deux ans auparavant si les individus de première année échappent totalement à la pêche. Dans ce dernier cas, il faudrait admettre une croissance de l'ordre de 25 cm en moyenne pour les deux premières années réunies alors que pour l'année suivante elle est de 84,2 — 50,0 soit 34,2 cm. Or on sait que le taux de croissance linéaire diminue toujours avec l'âge de sorte que l'hypothèse du premier mode à deux ans est inacceptable. Il faut donc admettre que le premier mode correspond à des individus âgés de 1 an en moyenne, le second à des individus âgés de 2 ans, etc.

Le principe de la méthode de Petersen est simple mais, dans la pratique, de nombreuses difficultés d'application peuvent se présenter. L'âge qui doit être associé à chacun des modes n'est pas toujours aussi facile à déterminer que dans l'exemple précédent. Parfois les groupes d'âge successifs ne sont pas tous représentés et, par conséquent, il existe des lacunes dans la série des modes observés; parfois aussi le nombre de groupes d'âge qui manquent avant le premier groupe observé reste entaché d'incertitude. En outre les âges déterminés par la méthode de Petersen n'ont qu'une valeur statistique. Pour une distribution de fréquence des tailles unimodale, le même âge est en effet attribué à tous les individus supposés appartenir à une seule et même cohorte. Or il est possible que parmi les plus petits individus il s'en trouve quelques-uns provenant de la cohorte suivante et parmi les plus grands quelques-uns provenant de la cohorte précédente. Le cas doit être fréquent chez les espèces grégaires dont les individus, isolés pour une cause quelconque, se joignent automatiquement au premier groupe qui passe, quelle que soit sa provenance, pourvu qu'il soit formé d'individus d'une taille sensiblement équivalente à la leur. En s'appuyant sur la lecture des écailles et après avoir vérifié que ces lectures donnaient un âge exact, Jensen et Wise (1961) ont constaté que, parmi les *Melanogrammus aeglefinus* du groupe de taille 22-38 cm auxquels la méthode de Petersen conduisait à attribuer 2 ans, 61 % seulement avaient réellement cet âge. Il n'en demeure pas moins qu'en attribuant le même âge moyen à tous les individus ayant une taille identique ou voisine de la taille modale, les résultats obtenus concernant la croissance ou la structure démographique de la population restent statistiquement valables.

Même dans les cas les plus favorables où les modes successifs sont nets et bien séparés les uns des autres, la méthode de Petersen nécessite l'examen d'un assez grand nombre d'individus pour que les distributions polymodales se régularisent. Lorsqu'il s'agit d'une espèce commune, exploitée commercialement, augmenter l'effectif des échantillons ne présente aucune difficulté. Il n'en est pas de même pour les espèces rares, non pêchées, ou encore lorsqu'on cherche à utiliser les modes correspondant aux classes les plus âgées dont les effectifs sont faibles par rapport à l'ensemble de la population. La méthode de Petersen est encore inapplicable si les pontes sont étalées sur toute l'année ou si les périodes de ponte sont trop rapprochées pour que, tenant compte des variations individuelles de croissance, les distributions de fréquence présentent des modes distincts.

Au Congo, quand les jeunes *Sardinella eba* atteignent une taille comprise entre 10 et 12 cm, elles quittent les eaux littorales et gagnent le large. Elles entrent alors dans la phase exploitée et sont pêchées par les sardiniers qui les débarquent à Pointe-Noire. Quand elles atteignent 20 à 21 cm, elles commencent à disparaître de la région, vraisemblablement pour se rendre au large de l'Angola où les eaux sont plus froides et où se trouvent de fortes concentrations d'adultes (Gheno, Le Guen, 1968). En raison de ce renouvellement continu de la phase exploitée, un mode apparent s'observe entre 18 et 20 cm, dans les distributions de fréquence des tailles des *Sardinella eba* débarquées à Pointe-Noire d'octobre à juin. Il s'agit dans ce cas d'un faux mode ne correspondant pas à un âge précis et en fait la méthode de Petersen appliquée aux Sardinelles du Congo ne conduit à aucun résultat valable.

Toutefois, les principales difficultés rencontrées dans l'utilisation de la méthode de Petersen proviennent des distributions polymodales dont les modes sont mal individualisés et dont les groupes d'âge successifs se chevauchent comme il arrive souvent pour les individus âgés à croissance ralentie. Il faut alors décomposer la distribution polymodale en une somme de plusieurs distributions unimodales. Ce problème n'a de solution définie que si l'on fait certaines hypothèses sur les distributions.

1. Méthode des maximums successifs (Gheno et le Guen, 1968). —

Cette méthode est la plus simple. Elle suppose que dans un groupe d'individus de même âge moyen, la distribution des tailles est symétrique par rapport à la moyenne, ce qui est presque toujours le cas dans la pratique, au moins pour les classes les plus jeunes. On détermine alors le premier maximum qui apparaît dans la distribution de fréquence totale et on considère la partie A_1 de la distribution située à gauche de la taille M_1 , correspondant à ce maximum. Du reste de la distribution, à droite de M_1 , on retranche une demi-distribution B_1 , symétrique de A_1 . On obtient ainsi une nouvelle distribution qui n'est autre que la distribution totale dont on a retranché une distribution unimodale symétrique $A_1 + B_1$ de taille modale M_1 . Si cette nouvelle distribution est unimodale, la décomposition est terminée; sinon on recommence comme précédemment en cherchant un second maximum auquel correspond la taille M_2 , etc. On peut, si on le préfère, remplacer les tailles modales M_1, M_2, \dots par les moyennes calculées pour chaque distribution unimodale (fig. VII.9).

Le 17 mars 1965, on a prélevé sur un chalutier à Pointe-Noire, un échantillon de 858 *Pseudotolithus elongatus* dont les longueurs totales variaient de 22 à 48 cm avec une distribution polymodale et comprenaient par conséquent plusieurs groupes d'âge. Toutefois, les modes successifs, sauf le premier, n'étaient pas suffisamment apparents pour être estimés directement. Une décomposition en distributions unimodales s'avérait indispensable pour déterminer correctement les modes et les âges correspondants. On constate facilement que le premier maximum correspond à une longueur totale de 27,5 cm. En retranchant la demi-distribution située au-dessous de cette taille et en ne tenant pas compte des

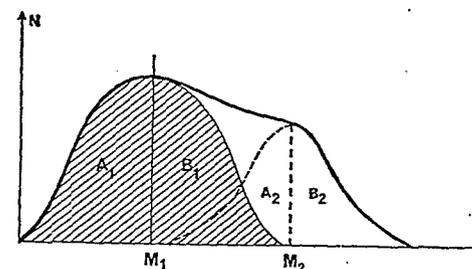


FIG. VII. 9. — Méthode des maximums successifs. En traits épais la distribution totale bimodale. A_2B_2 , seconde distribution unimodale (mode M_2) lorsque la première A_1B_1 (mode M_1) a été retirée.

valeurs négatives qui sont considérées comme nulles, on a à retrancher 57 de 61, 21 de 50 et 4 de 41. La nouvelle distribution est encore polymodale avec un maximum très net pour une longueur totale de 34 cm. En opérant comme précédemment, on obtient une distribution qui présente un maximum pour une longueur totale de 39 cm. On ne pousse pas plus loin la décomposition, car les fréquences sont trop faibles pour que de nouveaux maximums puissent être mis en évidence. La méthode des maximums successifs a donc permis de décomposer l'échantillon en trois groupes comprenant respectivement 565, 220 et 73 individus. Dans chaque groupe la distribution des tailles est symétrique et unimodale, les modes étant situés à 27,5, 34 et 39 cm. Comme la date moyenne de ponte pour les *Pseudotolithus elongatus* avait par ailleurs été fixée au 15 décembre et que les jeunes ne sont pas vulnérables aux chalutiers, un âge de $12n + 3$ mois sera attribué aux individus du premier groupe, un âge de $12n + 15$ mois à ceux du deuxième groupe et un âge de $12n + 27$ mois à ceux du troisième groupe (fig. VII.10).

A titre de vérification, les otolithes ont été examinés sur un sous-échantillon. Pour 25 Poissons l'âge a pu être déterminé avec certitude : 12 individus de 39 mois avaient une longueur totale moyenne de $28,3 \pm 1,1$ cm, 9 individus de 51 mois avaient une longueur totale moyenne de $34,4 \pm 1,9$ cm et 4 individus de 63 mois avaient une longueur totale moyenne de $39,5 \pm 2,0$ cm. Dans l'échantillon étudié, les trois premières classes d'âge n'étaient donc pas représentées et pour avoir les âges exacts des trois groupes il faut donner à n la valeur 3.

2. Méthode graphique de Tanaka (1956). —

Cette méthode suppose que dans un groupe d'individus de même âge moyen la distribution de fréquence des tailles est non seulement symétrique par rapport à la moyenne mais de plus normale. Elle peut alors être représentée graphiquement par une courbe de Gauss d'équation

Tableau V. — FRÉQUENCE DES LONGUEURS TOTALES (LT) DES PSEUDOTOLITHUS ELONGATUS DÉBARQUÉS A POINTE-NOIRE LE 17 MARS 1965. DÉCOMPOSITION DE LA DISTRIBUTION POLYMODALE EN TROIS DISTRIBUTIONS UNIMODALES

LT cm	Nombre d'individus	Groupe I	Groupe II	Groupe III
22	4	4		
23	21	21		
24	34	34		
25	57	57		
26	83	83		
27	89	89		
28	89	89		
29	72	72	0	
30	61	57	4	
31	53	34	19	
32	50	21	29	
33	41	4	37	
34	45		45	
35	43		37	6
36	26		26	0
37	26		19	7
38	15		4	11
39	20			20
40	12			12
41	9			9
42	2			2
43	1			1
44	3			3
45	1			1
46	0			0
47	0			0
48	1			1
Total	858	565	220	73
Long. moy.	30,14	27,41	33,97	39,29

$$Y = \frac{N}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp - \frac{(x-m)^2}{2\sigma^2}$$

En faisant le changement de variable $y = \log Y$, la courbe précédente a pour transformée une courbe d'équation

$$y = \log \frac{N}{\sigma\sqrt{2\pi}} - \frac{(x-m)^2}{2\sigma^2} \log e \text{ ou } y = a(x-m)^2 + b \text{ en posant } a = - \frac{\log e}{2\sigma^2}$$

$$\text{et } b = \log \frac{N}{\sigma\sqrt{2\pi}}$$

Cette courbe transformée est une parabole ayant même axe de symétrie $x = m$ que la courbe normale.

La méthode de Tanaka consiste à tracer sur une feuille de papier transparent la transformée de la distribution et à décomposer celle-ci en une somme de para-

boles. Pour cela on porte les logarithmes des fréquences en ordonnées, ou, ce qui revient au même, on porte directement les fréquences sur l'échelle logarithmique d'un papier semi-logarithmique. Sur une autre feuille, on a tracé par avance un réseau de paraboles ayant toutes même axe de symétrie et même sommet : ce sont les transformées en coordonnées semi-logarithmiques d'un réseau de courbes normales correspondant à différentes valeurs de σ . Il ne reste plus, en superposant les deux feuilles, qu'à chercher par tâtonnements la para-

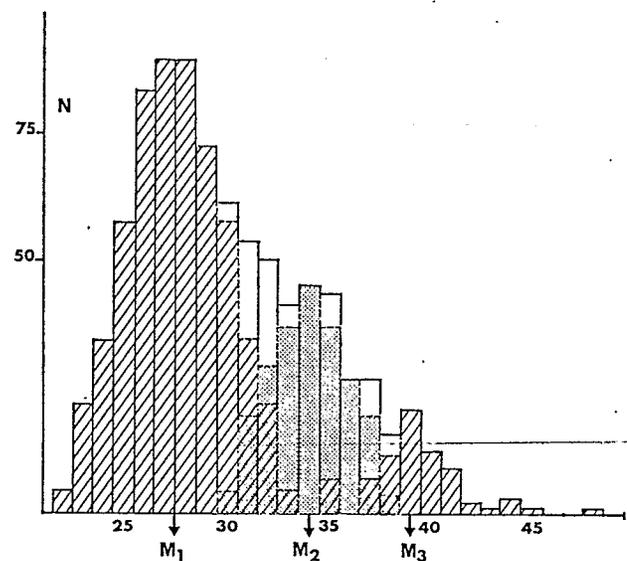


FIG. VII. 10. — Histogramme correspondant aux données du tableau V, relatives à un échantillon de Pseudotolithus elongatus. La décomposition en trois distributions unimodales a été faite par la méthode des maximums successifs (voir explications dans le texte).

bole du réseau qui s'ajuste le mieux au début de la distribution et à noter la valeur $x = m_1$, trace de l'axe de symétrie de la parabole. On cherche de même la ou les paraboles qui s'ajustent au reste de la distribution. Il est facile de déterminer graphiquement les valeurs de σ correspondant à ces différentes paraboles et de reconstituer les distributions normales ajustées mais, en général, on se contente de lire directement sur le graphique les valeurs successives m_1, m_2, \dots sans faire aucun calcul. Le réseau de paraboles est tracé une fois pour toutes car seule l'échelle graphique qui permet de déterminer σ change suivant l'échelle choisie pour les tailles.

Le graphique ci-joint correspond aux données utilisées dans l'exemple précédent (fig. VII.11). On détermine facilement trois paraboles pour $m_1 = 27,5$,

$m_2 = 34$ et $m_3 = 39$ cm. On pourrait à la rigueur parfaire la décomposition avec une quatrième parabole pour $m_4 = 44$ cm mais, étant donné la faiblesse des effectifs de ce quatrième groupe, la position exacte du mode n'est pas aussi bien assurée que pour les groupes précédents et il est préférable de ne pas en tenir compte. La première parabole donne $\sigma = 3$ cm et les suivantes $\sigma = 2$ cm. La méthode de Tanaka donne de très bons résultats lorsque les distributions sont mésokurtiques c'est-à-dire assimilables à des distributions normales. Elle est d'application plus délicate lorsque les distributions s'éloignent de la normalité, tout en restant symétriques, c'est-à-dire lorsqu'elles sont leptokurtiques ou platykurtiques.

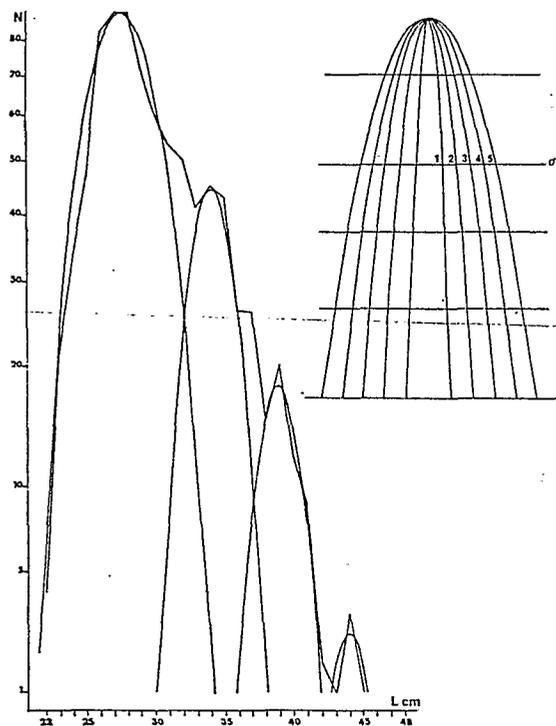


FIG. VII. 11. — Décomposition d'une distribution polymodale par la méthode de Tanaka. Mêmes données que pour la figure 10. En haut à droite, faisceau de paraboles correspondant à diverses valeurs de l'écart-type des distributions normales.

3. Méthode de Cassie. — Cette méthode, imaginée par Harding (1949) et améliorée par Cassie (1954) est basée sur l'emploi d'un papier spécial, dit « papier à probabilités », tel que les points ayant pour coordonnées les tailles

d'une part et les fréquences relatives cumulées d'autre part, soient alignés lorsque la distribution est normale. Une distribution polymodale, somme de plusieurs distributions normales, sera donc transformée en segments de droite réunis par des arcs de courbe présentant un point d'inflexion. La méthode de Cassie nécessite que la position exacte de ces points d'inflexion soit déterminée graphiquement. Or elle est très difficile à préciser lorsque les modes de la distribution initiale ne sont pas bien séparés, de sorte que les déterminations des valeurs modales et des âges ne sont pas meilleurs que celles obtenues par les méthodes précédentes. La méthode de Cassie est par contre très intéressante sur le plan théorique car elle est basée sur certaines propriétés fondamentales des distributions gaussiennes.

Il existe encore d'autres méthodes, par exemple celle exposée par Bhattacharya (1967), qui ne présentent aucun avantage notable sur celle de Cassie.

III. - CLÉS AGE-LONGUEUR

Du fait que la croissance des Poissons est continue, l'âge d'un individu dont on ignore la date de naissance peut être estimé à partir d'un élément facile à mesurer et fonction de la taille. Le plus souvent on s'adresse à la longueur du corps (longueur totale, longueur à la fourche ou longueur totale), parfois aussi à une partie seulement du corps, par exemple la longueur prédorsale pour les Thons. Il faut naturellement connaître la loi de croissance de la longueur considérée, $L = f(t)$, ou $t = g(L)$, établissant une correspondance bi-univoque entre t et L . À tout âge t donné correspond une longueur moyenne L et inversement à toute longueur L donnée correspond un âge moyen t . Dans la mesure où la courbe de croissance à laquelle on se réfère a été déterminée soigneusement par la méthode des moindres carrés ou du maximum de vraisemblance, les âges estimés à partir des longueurs sont statistiquement valables : c'est-à-dire que la moyenne des âges estimés sur un échantillon tendra vers la moyenne réelle des âges lorsque la taille de l'échantillon sera suffisamment grande. En Dynamique des stocks exploités, à partir du moment où une loi de croissance pour une population donnée aura été dûment vérifiée, on se servira de cette loi pour attribuer à tout individu de longueur observée L un âge estimé t . Les résultats statistiques auxquels conduiront ces estimations seront les mêmes que ceux auxquels conduiraient les âges réels des individus. Il est donc important d'exposer ici les diverses méthodes utilisées pour calculer l'équation d'une courbe de croissance linéaire $L = f(t)$ applicable à une population de Poissons. Toutes supposent la connaissance préalable d'un nombre suffisant de couples de valeurs pour la taille et l'âge. Ces couples de valeurs peuvent concerner un même individu dont on a suivi la croissance pendant un certain intervalle de temps ; ils donneront alors une courbe de croissance individuelle. Ils peuvent aussi, et c'est le cas qui nous intéresse ici, avoir été obtenus par échantillonnages successifs d'une même cohorte et donner une courbe de croissance moyenne pour une classe de recrute-

ment bien déterminée ou enfin concerner des individus appartenant à plusieurs cohortes et donner une courbe de croissance moyenne pour une population.

1. Courbes de Gompertz (1825). — Si l'on considère la durée totale de vie depuis l'éclosion jusqu'à la mort, les courbes de croissance linéaire ont toujours une forme plus ou moins sigmoïde. C'est pourquoi les meilleurs ajustements aux données d'observation sont obtenus avec des courbes de Gompertz dont l'équation est de la forme :

$$L = ab^{e^{(t-t_0)}}$$

Riffenburgh (1960) a montré comment conduire les calculs pour obtenir les valeurs des quatre paramètres a , b , c et t_0 à partir d'un ensemble de données observées c'est-à-dire de couples de valeurs L et t . L'exemple traité utilisait des données recueillies par Moore (1951) relatives aux Thons des îles Hawaï, *Thunnus albacares*, et l'équation obtenue donnait la longueur L en centimètres en fonction de l'âge t en mois comptés à partir de l'éclosion :

$$L = 164,78(0,17468)^{0,9177^{(t-16)}}$$

Le paramètre $a = 164,78$ cm, dit longueur asymptotique, est la longueur moyenne maximale qui serait atteinte si l'âge t augmentait indéfiniment. Il ne faut pas confondre cette taille asymptotique avec la taille maximale susceptible d'être observée dans la population et qui, en raison des variations individuelles, est souvent largement supérieure.

Tableau VI. — LONGUEUR L EN CM DES THONS DES ILES HAWAÏ EN FONCTION DE L'ÂGE t EN MOIS, CALCULÉE PAR UNE ÉQUATION DE GOMPERTZ, VALABLE ENTRE L'ÉCLOSION ($t = 0$) ET UN ÂGE UN PEU INFÉRIEUR A 7 ANS ($t = 80$). (RIFFENBURGH, 1960).

t en mois	L en cm	t en mois	L en cm
0	0,2	35	117,1
5	1,8	40	132,0
10	8,9	45	142,6
15	24,6	50	150,0
20	50,5	60	158,3
25	73,6	70	162,0
30	97,5	80	163,6

Les courbes de Gompertz, malgré les avantages théoriques qu'elles présentent, ne sont pas utilisées en Dynamique des populations ni comme clés âge-longueur. On leur préfère les courbes de Von Bertalanffy. Ces dernières s'ajustent aussi bien aux croissances observées à partir de l'âge de recrutement ou de l'âge à la première capture, sont représentées par des formules mathématiques plus simples ne comportant que trois paramètres au lieu de quatre et conduisent à des équations de production plus faciles à intégrer.

2. Courbes de Von Bertalanffy (1938). — Pour Von Bertalanffy, la croissance peut être considérée comme la résultante des actions simultanées de facteurs anaboliques proportionnels à la surface et de facteurs cataboliques proportionnels au volume du corps. La loi de croissance linéaire établie sur ces bases s'exprime par la relation $L = L_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}]$ qui donne la longueur du corps L en fonction de l'âge t , ou $t = t_0 + \frac{\log(L_{\infty} - L) - \log L_{\infty}}{k \log e}$ qui donne t en fonction de L .

Supposons que l'on connaisse les tailles moyennes correspondant à des âges régulièrement espacés d'une année ou d'un nombre constant de mois. L'intervalle de temps entre deux âges successifs étant pris comme unité, on a :

$$L_{t+1} = L_{\infty} [1 - e^{-k(t+1-t_0)}] = L_{\infty} [1 - e^{-k} e^{-k(t-t_0)}]$$

et comme :

$$-L_{\infty} e^{-k(t-t_0)} = L_t - L_{\infty}$$

on a :

$$L_{t+1} = L_{\infty} + e^{-k} (L_t - L_{\infty})$$

ou :

$$L_{t+1} = e^{-k} L_t + (1 - e^{-k}) L_{\infty}$$

Si l'on porte sur un graphique L_t en abscisse et L_{t+1} en ordonnée, l'équation précédente signifie que tous les points de coordonnées L_t et L_{t+1} sont situés sur une droite de pente e^{-k} et coupant la première bissectrice au point correspondant à L_{∞} car on a alors $L_{t+1} = L_t = L_{\infty}$.

En pratique, les points observés ne sont jamais rigoureusement alignés. Le problème est donc de tracer graphiquement une droite passant le plus près possible de l'ensemble des points ou de calculer l'équation d'une droite d'ajustement représentant au mieux l'ensemble des points (droite de régression de L_t en L_{t+1} , axe majeur ou droite de Teissier), afin d'en déduire L_{∞} et k (méthode de Ford-Walford). La relation :

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

peut s'écrire également :

$$\log(L_{\infty} - L_t) = -k(t - t_0)$$

et en dérivant les deux membres par rapport à t :

$$\frac{dL}{dt} = k(L_{\infty} - L_t)$$

En remplaçant l'accroissement instantané $\frac{dL}{dt}$ par l'accroissement ΔL durant

l'intervalle de temps Δt , on a la relation

$$\frac{\Delta L}{\Delta t} = k(L_\infty - L)$$

Si l'on porte en abscisse la longueur moyenne durant un intervalle de temps (t_1, t_2) c'est-à-dire $L = (L_1 + L_2)/2$ et en ordonnée l'accroissement correspondant

pendant $\frac{\Delta L}{\Delta t} = \frac{L_2 - L_1}{t_2 - t_1}$ les points seront situés sur une droite de pente $-k$

et coupant l'axe des abscisses au point $L = L_\infty$ (méthode des accroissements instantanés). Le problème, comme précédemment, est de tracer graphiquement une droite passant le plus près possible d'un ensemble de points observés ou de calculer l'équation d'une droite d'ajustement représentant au mieux l'ensemble de ces points. Cette méthode des accroissements instantanés permet de déterminer conjointement les deux paramètres L_∞ et k lorsque les intervalles de temps séparant les mesures de tailles ne sont pas tous égaux et par conséquent lorsque la méthode de Ford-Walford est en défaut.

Connaissant k et L_∞ , t_0 se calcule facilement à partir de n'importe quel couple de valeurs (L_t, t) . En effet $L_\infty - L_t = L_\infty e^{-k(t-t_0)}$

$$\text{d'où } t_0 = t - \frac{\log(L_\infty - L_t) - \log L_\infty}{k \log e}$$

Toutefois, prendre pour calculer t_0 une valeur particulière t_1 de t et la valeur correspondante L_1 de L revient à faire passer la courbe de croissance par le point (L_1, t_1) en accordant à ce point particulier une importance privilégiée par rapport aux autres. Dans la plupart des cas, il n'y a aucune raison de penser que l'un des points observés soit connu avec plus de sûreté ou de précision que les autres. Il est donc préférable de prendre pour t_0 la moyenne des valeurs calculées à partir des différents points observés (L_t, t) . Mieux encore, on peut calculer t_0 en partant

de la relation $(t - t_0) k \log e + \log\left(\frac{L_\infty - L_t}{L_\infty}\right) = 0$ qui s'écrit :

$\log(L_\infty - L_t) + tk \log e - (\log L_\infty + kt_0 \log e) = 0$. Sous cette forme, on voit que les points ayant pour abscisses t et pour ordonnées $\log(L_\infty - L_t)$ sont situés sur une droite de pente $k \log e$. Le point d'abscisse $t = t_0$ correspond à $L_t = 0$. Le problème est donc de déterminer la droite qui représente au mieux l'ensemble des points de coordonnées $[t, \log(L_\infty - L_t)]$

3. Méthode d'Abramson-Tomlinson (1961). — La méthode de Ford-Walford et celle des accroissements instantanés permettent d'obtenir facilement les paramètres d'une courbe de croissance de Von Bertalanffy ajustée à un ensemble de données d'observations soit par la construction graphique de droites, soit par des calculs simples pouvant être faits à la main. Toutefois la façon de procéder influence les valeurs trouvées pour k , L_∞ et t_0 et parmi les différentes valeurs susceptibles d'être obtenues pour un paramètre, il est impossible de dire

laquelle est la meilleure. En outre, dans un but de simplification on a raisonné comme si les individus d'un âge t donné avaient tous la même taille L_t . En réalité, pour cet âge t , les tailles individuelles sont dispersées autour de leur valeur moyenne L_t avec une certaine variance. Pour évaluer la précision des estimations de k , L_∞ et t_0 , il est indispensable de tenir compte de cette variance ou mieux de la variance résiduelle qui mesure la dispersion des points observés par rapport à la courbe ajustée.

La méthode d'Abramson-Tomlinson a été conçue pour donner à la fois les meilleures estimations conjointes, au sens statistique de « meilleures estimations », pour les trois paramètres d'une courbe de Von Bertalanffy et les erreurs standard de ces estimations. Elle est en effet basée sur la méthode d'ajustement des moindres carrés qui, sous réserve que certaines conditions de normalité soient satisfaites, est équivalente à la méthode du maximum de vraisemblance.

Soit l_{ij} la taille observée pour un individu à l'âge j ; j , variant de 1 à p désigne les âges successifs auxquels des observations ont été faites et i , variant de 1 à r_j désigne le nombre d'individus d'âge j qui ont été mesurés. La somme des carrés des distances de tous les points observés de coordonnées (l_{ij}, t_j) à la courbe ajustée de paramètres k , L_∞ et t_0 est :

$$S^2 = \sum_{ij} \left\{ l_{ij} - L_\infty \left[1 - e^{-k(t-t_0)} \right] \right\}^2$$

Cette somme de carrés sera minimale si les trois dérivées partielles, par rapport à chacun des trois paramètres, sont nulles c'est-à-dire si l'on a à la fois

$$\frac{\partial S^2}{\partial L_\infty} = 0 \quad \frac{\partial S^2}{\partial k} = 0 \quad \frac{\partial S^2}{\partial t_0} = 0. \text{ Ces équations s'écrivent :}$$

$$\sum_{ij} l_{ij} - L_\infty \sum_{ij} r_j + L_\infty e^{kt_0} \sum_{ij} e^{-kt_j} = 0$$

$$\sum_{ij} l_{ij} t_j e^{-kt_j} - L_\infty \sum_{ij} t_j e^{-kt_j} + L_\infty e^{kt_0} \sum_{ij} t_j e^{-2kt_j} = 0 \quad (1)$$

$$\sum_{ij} l_{ij} e^{-kt_j} - L_\infty \sum_{ij} e^{-kt_j} + L_\infty e^{kt_0} \sum_{ij} e^{-2kt_j} = 0$$

On a donc un système de trois équations à trois inconnues dont la résolution donne les estimations cherchées L_∞ , k et t_0 . Abramson et Tomlinson, reprenant la méthode élaborée par Pimentel-Gomes (1953), elle-même dérivée de celle de Stevens (1951), ont indiqué la façon de mener les calculs dans le cas particulier mais souvent rencontré dans la pratique où le même nombre d'individus r a été observé dans chaque groupe d'âge et où les âges sont séparés par des intervalles égaux q . On a alors $\sum_{ij} r_j = n = pr$ et $t_j = mjq$. La méthode est basée sur la propriété suivante des systèmes d'équations linéaires : le système (1) étant de la forme

$$a_1 + b_1 L_\infty + c_1 L_\infty e^{kt_0} = 0$$

$$a_2 + b_2 L_\infty + c_2 L_\infty e^{kt_0} = 0$$

$$a_3 + b_3 L_\infty + c_3 L_\infty e^{kt_0} = 0$$

n'admet de solution que si son déterminant complet est nul $\begin{vmatrix} a_1 & b_1 & c_1 \\ a_2 & b_2 & c_2 \\ a_3 & b_3 & c_3 \end{vmatrix} = 0$

En posant $z = e^{-kq}$ ce déterminant s'écrit :

$$\begin{vmatrix} \sum_{ij} l_{ij} & n & \sum_{ij} z^{mj} \\ \sum_{ij} t_j l_{ij} z^{mj} & \sum_{ij} t_j z^{mj} & \sum_{ij} t_j z^{2mj} \\ \sum_{ij} l_{ij} z^{mj} & \sum_{ij} z^{mj} & \sum_{ij} z^{2mj} \end{vmatrix}$$

En développant ce déterminant et en divisant par $qr^3z(1-z)^3$, on obtient une équation en z de la forme

$$\bar{l}_1 J_{p1}(z) + \dots + \bar{l}_j J_{pj}(z) + \dots + \bar{l}_p J_{pp}(z) = 0 \tag{2}$$

dans laquelle $\bar{l}_1, \bar{l}_j, \dots, \bar{l}_p$ sont les moyennes des longueurs observées dans les p groupes d'âge et les J sont les polynômes pour lesquels Abramson et Tomlinson ont calculé des tables numériques (1961, pp. 21-69). La valeur de z qui satisfait à l'équation (2) s'obtient par approximations successives et le nombre des essais à faire se trouve écourté lorsqu'on possède déjà une valeur approximative de k telle que celle fournie par la méthode de Ford-Walford ou des accroissements instantanés ; z étant connu, le calcul de \hat{k} , $\widehat{L_\infty}$ et \hat{t}_0 ne présente aucune difficulté particulière.

$$\hat{k} = \frac{1}{q} \text{Log } z^{-1}$$

$$\widehat{L_\infty} = \frac{1}{D} [\sum_j \bar{l}_j z^{mj} \sum_j z^{mj} - \sum_j \bar{l}_j \sum_j z^{2mj}] \quad \text{avec } D = (\sum_j z^{mj})^2 - p \sum_j z^{2mj}$$

$$\hat{t}_0 = \frac{1}{k} \text{Log} (\widehat{B}/\widehat{L_\infty}) \quad \text{avec } \widehat{B} = \frac{1}{D} [p \sum_j \bar{l}_j z^{mj} - \sum_j \bar{l}_j \sum_j z^{mj}]$$

Les variances de ces estimations s'expriment en fonction de la variance résiduelle somme des carrés des écarts entre les valeurs observées l_{ij} et les valeurs moyennes, estimées à partir de la courbe ajustée, pour le même âge t_j et divisée par le nombre de degrés de liberté ($n-3$). La variance résiduelle est donc

$$s^2 = \sum_{ij} (l_{ij} - \hat{l}_j)^2 / (n-3)$$

$$V(\widehat{L_\infty}) = F_{aa} s^2 / r$$

$$V(\hat{k}) = F_{rr} s^2 / (qzB)^2$$

$$V(\hat{t}_0) = \frac{q^2 s^2 (\log e)^2}{r (\log z)^2} \left[\left(\frac{1}{L_\infty} \right)^2 F_{aa} + \left(\frac{1}{-B} \right)^2 F_{bb} + \left(\frac{u}{-B} \right)^2 F_{rr} - \left(\frac{2}{-BL_\infty} \right) F_{ab} - \left(\frac{2u}{-BL_\infty} \right) F_{ar} + \left(\frac{2n}{B^2} \right) F_{br} \right]$$

avec $u = (\log L_\infty / B) / z \log z$ et les F étant les composantes de la matrice

$$\begin{bmatrix} F_{aa} & F_{ab} & F_{ar} \\ F_{ab} & F_{bb} & F_{br} \\ F_{ar} & F_{br} & F_{rr} \end{bmatrix} \text{ inverse de } \begin{bmatrix} p & & \\ \sum_j z^{mj} & \sum_j z^{2mj} & \\ z^{-1} \sum_j m_j z^{mj} & z^{-1} \sum_j m_j z^{2mj} & z^{-2} \sum_j m_j^2 z^{2mj} \end{bmatrix}$$

Comme on le voit, les calculs sont assez compliqués et ils le seraient encore plus dans le cas général où les groupes d'âge n'ont pas tous le même effectif et ne sont pas également espacés. Aussi est-il nécessaire de recourir à un ordinateur. Un programme établi par Abramson (1963) est modifié par Psaropoulos (programme CIAT DO 5 de P.I.A.T.T.C., La Jolla, Californie) admet jusqu'à 40 groupes d'âge et 500 tailles observées par groupe. Si un groupe d'âge ne comprend qu'un seul individu, la taille correspondante doit être comptée 2 fois pour qu'une moyenne égale à cette taille puisse être calculée. On obtient en général une très bonne précision avec des nombres largement inférieurs aux maxima compatibles avec le programme. Si le nombre de données disponibles dépassait ces maxima, il faudrait les réduire soit en supprimant certains groupes d'âge jusqu'à un maximum de 40, soit en tirant au hasard un nombre de tailles inférieur ou égal à 500 dans les groupes d'âge qui en comportent davantage.

A titre d'exemple figure ci-après le fac-similé d'une fiche de préperforation (« data form ») relative à des *Pseudosciaena sina*, récoltés aux Indes. L'échantillon comportait en tout 53 individus, 3 âgés de 4 mois, 10 de 16 mois, 14 de 21 mois, 10 de 28 mois et 16 de 33 mois. Les longueurs totales, mesurées au millimètre, sont exprimées en centimètres par des groupes de 2 ou 3 chiffres; elles varient de 8,0 cm à 26,4 cm.

PSEUDOSCIAENA SINA INDES

(16F4.1)

5 3 10 14 10 16
 4 16 21 28 33
 92 80 90
 140 166 187 172 180 166 165 172 152 175
 201 210 195 189 174 177 205 172 172 190 195 185 180 180
 232 228 212 210 192 192 218 205 225 245
 229 250 240 233 248 212 240 223 246 205 252 245 200 220 264 250

La première ligne sert à identifier le problème. La seconde ligne (format variable) indique que l'ordinateur devra lire les données par groupes de 4 colonnes le dernier chiffre à droite précédé d'une virgule et qu'il y a 16 de ces groupes au maximum par ligne. Sur la troisième ligne figure le nombre de groupes d'âge (2 colonnes) puis les nombres d'individus par groupe (3 colonnes pour chaque). Sur la quatrième ligne figurent les âges de chaque groupe (3 colonnes pour chaque). Sur les cinq lignes suivantes figurent les tailles des individus (3 colonnes pour chaque). Ces indications, portées sur la fiche de préperforation par le biologiste, sont ensuite transcrites sur des cartes perforées ou tout autre support.

PSEUDOSCIAENA SINA INDES

Estimated parameters and standard errors

	L infinity	K	T sub-zero
Estimates	33,30	.031134	-5.9491
Standard errors	5,12	.010629	2.608431

Fitted lengths and sample lengths

Age	Fitted length	Sample mean length	S.E. of sample mean	sample size
0	5.63	No sample data for this age		
1.0	6.48	No sample data for this age		
2.0	7.30	No sample data for this age		
3.0	8.10	No sample data for this age		
4.0	8.87	8.73	.371	3
16.0	16.49	16.75	.427	10
21.0	18.91	18.75	.332	14
28.0	21.73	21.59	.543	10
33.0	23.40	23.48	.460	16

Sample data beyond age 33.0 not available

Variance-covariance matrix

	L infinity	K	T sub-zero
L infinity	2.62355056 E 01	-5.37839422 E-02	-1.11845096 E 01
K	-5.37839422 E-02	1.12977536 E-04	2.51443993 E-02
T sub-zero	-1.11845096 E 01	2.51443993 E-02	6.80391387 E 00

Standard error of estimate 1.5235

Sur les sorties d'ordinateur, on trouve les estimations de L_{∞} , k et t_0 , ainsi que les erreurs standard, puis les longueurs calculées pour les âges de 0, 1, 2, 3, 4, 16, 21, 28 et 33 mois, enfin pour les cinq derniers âges la longueur moyenne observée, l'erreur standard de cette moyenne et le nombre d'individus que comportait le groupe d'âge. L'ordinateur donne également la matrice de variance-covariance et l'erreur standard de la longueur estimée. A partir de ces éléments, il est facile de construire graphiquement la courbe ajustée (fig. VII.12), mais en raison de la faible taille de l'échantillon, il est évident que la précision sur les estimations de L_{∞} , k et t_0 n'est pas excellente.

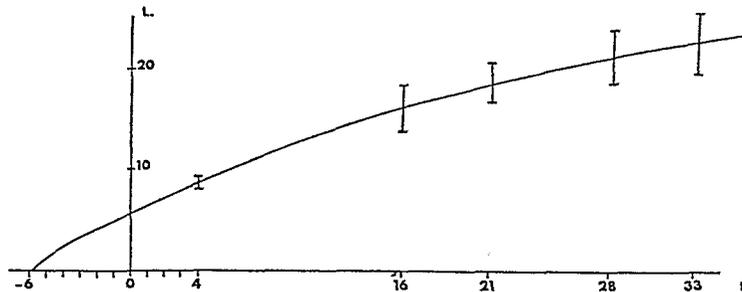


FIG. VII. 12. — Courbe de croissance de *Pseudosciaena sina*, ajustée aux valeurs observées entre 4 mois et 33 mois.

Pour établir la courbe de croissance des *Sardinella eba* de la région de Pointe-Noire, Gheno et Le Guen (1968) ont mesuré 264 individus âgés de 3 à 73 mois. Les résultats figurant sur les sorties d'ordinateur étaient les suivants :

Estimations des paramètres et erreurs standard

	L_{∞}	k	t_0
Estimation	24,93	0,082362	0,2877
Erreur standard	0,13	0,002244	0,193984

Age en mois	Longueur calculée	Longueur moy. observée	Erreur standard de la moyenne	Nombre d'individus
0	-0,60	Pas de données pour cet âge		
1,0	1,42	Pas de données pour cet âge		
2,0	3,28	Pas de données pour cet âge		
3,0	4,99	4,75	0,093	18
8,0	11,72	12,61	0,251	16
10,0	13,73	12,87	0,210	9
12,0	15,43	15,11	0,265	13
14,0	16,87	17,40	0,274	10
15,0	17,51	17,61	0,209	9
17,0	18,64	18,67	0,235	7
19,0	19,59	19,27	0,202	8
20,0	20,02	19,47	0,303	9
21,0	20,40	20,47	0,251	9
22,0	20,76	20,54	0,282	8
23,0	21,68	22,71	0,236	12
28,0	22,39	22,52	0,342	10
30,0	22,77	21,92	1,070	4
34,0	23,38	21,57	1,277	3
35,0	23,50	22,98	0,370	12
36,0	23,62	23,39	0,268	12
37,0	23,72	23,55	0,050	2
38,0	23,82	24,40	0,082	4
40,0	23,99	24,58	0,553	5
42,0	24,13	22,65	0,550	2
46,0	24,35	23,60	0,311	5
47,0	24,40	24,25	0,345	8
48,0	24,44	24,72	0,283	13
50,0	24,52	25,20	0,638	4
52,0	24,58	25,28	0,565	5
54,0	24,63	23,06	0,545	7
58,0	24,72	25,20	0,777	3
59,0	24,73	24,27	0,342	4
60,0	24,75	25,52	0,220	11
62,0	24,78	23,68	0,576	5
66,0	24,82	24,95	0,497	8
71,0	24,86	25,69	0,153	7
73,0	24,87	26,50	1,500	2

Pas de données au-delà de l'âge 73,0

La remarquable précision obtenue pour les estimations des paramètres L_{∞} , k et t_0 provient du fait que, pour les Poissons de 8 à 25 mois, l'âge était connu à un mois et demi près. Au delà de 25 mois l'âge avait été déterminé avec une imprécision de quatre à cinq mois mais l'erreur relative qui en résulte est faible car à partir de deux ans la croissance est presque terminée.

En conclusion, on notera que les longueurs étant faciles à mesurer avec précision et le nombre d'individus par groupe d'âge n'ayant pas besoin d'être élevé, les erreurs standard affectant les estimations des paramètres d'une courbe de Von Bertalanffy par la méthode d'Abramson-Tomlinson dépendent surtout de la précision avec laquelle les âges peuvent être assurés. C'est pourquoi les efforts des biologistes se portent sur l'amélioration des techniques délicates de détermination de l'âge. En outre, les courbes de Von Bertalanffy sont toujours ajustées aux données observées dans un intervalle d'âge bien déterminé (t_m , t_M) et ne sont valables en toute rigueur que dans les limites de cet intervalle. Lorsque pour l'âge t_M la croissance est ralentie au point que la taille moyenne des individus observée est pratiquement stabilisée, la partie asymptotique de la courbe est atteinte et L_∞ peut être assimilé à la taille moyenne maximale. En revanche, cette assimilation n'est pas justifiée lorsque la croissance est encore appréciable au voisinage de l'âge t_M car la partie de la courbe ayant une signification biologique se termine alors avant la branche asymptotique. L_∞ est dans ce cas supérieur à la taille moyenne maximale réellement atteinte. Il est donc normal que pour une même population la valeur numérique du paramètre L_∞ varie suivant l'intervalle d'âges utilisé pour ajuster la courbe. Ceci provient du fait que la loi de Von Bertalanffy n'est qu'une loi approchée et que la meilleure courbe ajustée aux valeurs observées dans un certain intervalle n'est pas identique à la meilleure courbe ajustée dans un autre intervalle. Par exemple, pour les *Pseudotolithus elongatus* de l'embouchure du Kouilou au Congo, la meilleure estimation de L_∞ était de 73,03 cm pour l'intervalle d'âge de 3 à 22 mois et de 47,68 cm pour l'intervalle 21-76 mois. Au large des côtes, les meilleures estimations étaient de 51,58 cm pour 15-75 mois et 46,74 cm pour 22-94 mois. Or pour ces Poissons, la croissance est pratiquement terminée à partir de 72 mois et sur 58 individus ayant dépassé cet âge, on a trouvé une longueur totale moyenne de 46,23 cm proche de la valeur de L_∞ estimée pour l'intervalle 22-94 mois (Le Guen, 1971).

4. Utilisation d'une courbe de Von Bertalanffy pour déterminer l'âge. — Lorsqu'on utilise une courbe de Von Bertalanffy comme clé âge-longueur, on ne peut obtenir un âge estimé t que pour une longueur individuelle L inférieure à L_∞ et la précision n'est bonne que si L est notablement inférieur à L_∞ c'est-à-dire lorsque le point (L , t) se trouve sur la partie de la courbe située avant la branche asymptotique. En fait, les clés âge-longueur ne sont pas destinées à déterminer des âges individuels mais des âges moyens correspondants à des longueurs moyennes calculées sur des échantillons d'effectif élevé tels que ceux tirés de la pêche commerciale ou correspondant à des longueurs modales telles qu'en fournit la méthode de Petersen par exemple. La précision est alors acceptable à condition de ne pas utiliser la courbe en dehors de l'intervalle pour lequel elle a été établie et, en particulier, de ne pas extrapoler au-dessous de l'âge t_m .

Le paramètre t_0 correspond au point où la courbe de Von Bertalanffy couperait l'axe des abscisses ($L = 0$) si on la prolongeait en deçà de l'âge minimal

observé t_m . Or dès la sortie de l'œuf, les larves ou les jeunes alevins, si petits soient-ils, ont une taille qui n'est pas nulle. En outre, au cours des premières semaines ou des premiers mois, la croissance est mieux représentée par une courbe sigmoïde que par la courbe de Von Bertalanffy ajustée aux tailles plus élevées. La courbe de Von Bertalanffy n'a donc pas de signification biologique précise au voisinage de t_0 et l'on commettrait une erreur parfois importante en assimilant ce paramètre à la date de naissance réelle ou en prenant ($t-t_0$) pour l'âge véritable.

Les courbes de Von Bertalanffy peuvent très bien être déterminées à partir de séries atéliques de tailles, les âges t associés aux longueurs L n'étant connus qu'en valeur relative. Il est alors nécessaire de fixer une origine arbitraire à ces âges relatifs pour déterminer la valeur numérique de t_0 . Si, de ce fait, une erreur systématique a été introduite, elle est la même pour tous les âges utilisés et affectera tous les âges déterminés ultérieurement à partir de la courbe. Corriger cette erreur systématique revient à changer la valeur numérique de t_0 ou graphiquement à faire subir une translation à la courbe, les paramètres k et L_∞ restant inchangés.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRAMSON (N.J.) (1963). — Computer programs for fisheries problems. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 92(3), 310. — ABRAMSON (N.J.) et TOMLINSON (P.K.) (1961). — Fitting a von Bertalanffy growth curve by least squares, including tables of polynomials. *Calif. Dept. Fish and Game, Fish Bull.*, 116, 1-69. — ARNOULT (J.), BAUCHOT (M.L.) et DAGET (J.) (1965). — Etude de la croissance chez *Polypterus senegalus* Cuvier. *Acta Zool.*, 46, 297-309. — BACKIEL (T.) (1968). — Ageing of coarse fish. *European Inland Fish. Advis. Comm./FAO/IEEIFAC 68/SC 1-6*, 1-24. — BAYAGBONA (E.O.) (1966). — Age determination and the Bertalanffy growth parameters of *Pseudotolithus typus* and *P. senegalensis* using the « burnt otolith technique ». *Actes Symp. Océanogr. Ressources halieutiques Atlantique trop.*, (Abidjan 20-28 oct. 1966), UNESCO, 1969, 27, 349-359. — BENNETT (G.W.), THOMPSON (D.H.) et PARR (S.A.) (1940). — Lake management reports. 4. A second year of fisheries investigations at Fork Lake, 1939. *Biol. Notes Nat. Hist. Surv. Div. St. Ill.*, 14, 2-24. — BERTALANFFY (L. VON) (1938). — A quantitative theory of organic growth. *Human Biology*, 10(2), 181-213. — BHATTACHARYA (C.G.) (1967). — A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, 23(1), 115-135. — BOURLIÈRE (F.) (1946). — Longévité moyenne et longévité maximum chez les Vertébrés. *Ann. Biol.*, (3) 22, 249-270. — BUCHOLZ (M.M.) et CARLANDER (K.D.) (1963). — Failure of Yellow bass, *Roccus mississippiensis*, to form annuli. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 92(4), 384-390.
- CASSIE (R.M.) (1954). — Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. *Austr. Journ. Mar. Freshw. Res.*, 5, 513-522. — CHEVEY (P.) (1933). — The method of reading scales on the fish of the intertropical zone. *Proc. Fifth Pacific Sc. Congr., Victoria-Vancouver*, 1934, B 6, 35, 3817-3829. — CHRISTENSEN (J.M.) (1964). — Burning of otoliths, a technique for age determination of soles and other fish. *Journ. Cons. intern. Explor. Mer*, 29, 73-81. — DAGET (J.) (1952). — Mémoires sur la biologie des Poissons du Niger moyen. I. Biologie et croissance des espèces du genre *Alester*. *Bull. I.F.A.N.*, 14 (1), 191-225. — DAGET (J.) (1956). — Mémoires sur la biologie des Poissons du Niger moyen. II. Recherches sur *Tilapia zilli* (Gerv.). *Bull.*

I.F.A.N., Sér. A, 18 (1), 165-223. — DAHL (J.) (1967). — Some recent observations on the age and growth of eels. *Proc. Third Brit. Coarse fish Conf. Liverpool Univ.*, 21-23 March 1967, 48-52. — DE BONDT (A.F.) (1967). — Some aspects of age and growth of fish in temperate and tropical waters. In GERKING (S.D.): *The biological basis of freshwater fish production*, Oxford-Edinburgh, Blackwell Sci. Public., 67-88. — DURAND (J.R.) et LOUBENS (G.) (1969). — Croissance en longueur d'*Alestes baremose* (Joannis 1835) (Poissons, Characidae) dans le Bas Chari et le lac Tchad. *Cab. O.R.S.T.-O.M., Sér. Hydrobiol.*, 3 (1), 59-105. — FLOWER (S.S.) (1925). — Contribution to our knowledge of the duration of life in vertebrate animals. I. Fishes. *Proc. Zool. Soc. London*, 247-268. — FLOWER (S.S.) (1935). — Further notes on the duration of life in animals. I. Fishes. *Proc. Zool. Soc. London*, 265.

GHEHO (Y.) et LE GUEN (J.C.) (1968). — Détermination de l'âge et croissance de *Sardinella eba* (Val.) dans la région de Pointe-Noire. *Cab. O.R.S.T.-O.M., Sér. Océanogr.*, 6 (2), 69-82. — GHEHO (Y.) et POINSARD (F.) (1968). — Observations sur les jeunes Sardinelles de la baie de Pointe-Noire (Congo). *Cab. O.R.S.T.-O.M., Sér. Océanogr.*, 6 (2), 53-67. — GOMPertz (B.) (1825). — On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Phil. Trans.*, 115, 513-585. — HARDING (J.P.) (1949). — The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 28, 141-153. — HEINCKE (F.) (1905). — Das Vorkommen und die Verbreitung der Eier, der Larven und der Verschiedenen Altersstufen der Nutzfische in der Nordsee. *Rapp. Cons. Explor. Mer*, 3, app. E, 1-41. — HOFFBAUER (C.) (1898). — Die Altersbestimmung des Karpfens an seiner Schuppe. *Allg. Fisch. Zeit.*, 23 (3), 341-343. — JENSEN (R.W.) (1957). — Determining age and growth of *Tilapia nilotica*, *Tilapia galilaea* and *Tilapia zillii* and *Lates niloticus* by means of their scales. *K. Norske Vidensk. Selsk. Forh.*, 30, 150-157. — JENSEN (A.G.) et WISE (J.P.). — Determining age of young haddock from their scales. *Fish. Bull. Fish Wildl. Serv. U.S.*, 61, 439-450. — JOHNELS (A.G.) (1952). — Notes on scale-rings and growth of tropical fishes from the Gambia River. *Ark. Zool.*, Sér. 2, 3, 28, 363-366. — JOHNELS (A.G.) (1954). — Notes on fishes from the Gambia River. *Ark. Zool.*, Sér. 2, 6, 17, 326-411.

KONARE (A.) (1968). — Etude de la croissance du Gardon (*Rutilus rutilus*) dans la Seine à Montereau. *Cons. Sup. Pêche, Paris*, 1-94. — LANDAU (R.) (1965). — Determination of age and growth rate in *Euthynnus alleteratus* and *E. affinis* using vertebrae. *Rapp. et P.V., C.I.E.S.M.M.*, 18 (2), 241-243. — LE GUEN (J.C.) (1971). — Dynamique des populations de *Pseudotolithus (Fonticulus) elongatus* (Bowd. 1825), Poissons, Sciaenidae. *Cab. O.R.S.T.-O.M., Sér. Océanogr.*, 9 (1), 3-84. — LE GUEN (J.C.) BAUDIN-LAURENCIN (F.) et CHAMPAGNAT (C.) (1969). — Croissance de l'albacore (*Thunnus albacares*) dans les régions de Pointe-Noire et de Dakar. *Cab. O.R.S.T.-O.M., Sér. Océanogr.*, 7 (1), 19-40. — LUKIN (A.V.) (1949). — *Acipenser ruthenus*, *Acipenser guldenstaedti*, *Acipenser schrenkii*. In *Promyslovye Ryby SSSR*, 53-61 et 65-66 (en russe). — MAGNIN (E.) (1962). — Recherches sur la systématique et la biologie des Acipenséridés *Acipenser sturio* L., *Acipenser oxyrinchus* Mitchell et *Acipenser fulvescens* Raf. *Ann. St. centr. Hydrobiol. appl.*, 9, 7-242. — MAGNIN (E.) et BEAULIEU (G.) (1950). — Déplacements des Esturgeons (*Acipenser fulvescens* et *Acipenser oxyrinchus*) du fleuve Saint-Laurent d'après les données du marquage. *Naturaliste Canadien*, 87 (11), 237-252. — MENON (M.D.) (1950). — The use of bones other than otoliths in determining the age and growth rate of fishes. *Journ. Cons. intern. Explor. Mer*, 16 (3), 311-340. — MICHA (J.C.) (1971). — Densité de population, âge et croissance du Barbeau *Barbus barbus* (L.) et de l'Ombre *Thymallus thymallus* (L.) dans l'Ourthe. *Ann. Hydrobiol.*, 2 (1), 47-68. — MONOD (T.) (1945). — Sur la lecture des écailles de quelques Poissons du Niger moyen. *C.R. Ac. Sci.*, 220, 629-650.

MOORE (H.L.) (1951). — Estimation of age and growth of Yellowfin tuna (*Neothunnus macropterus*) in Hawaiian waters by size frequencies. *Fish. Bull. U.S.*, 65, 133-149. — MOREAU (J.) (1971). — Biologie comparée de *Tilapia rendalli* (Boulenger) (Pisc. Cichl.) au lac Itasy et au lac de Mantsoa. *Cab. O.R.S.T.-O.M., Sér. Hydrobiol.*, 5 (1), 3-52. — NESBIT (R.A.) (1934). — A convenient method for preparing celluloid impressions of fish scales. *Journ. Cons. perm. intern. Explor. Mer*, 9 (3), 373-376. — NIGRELLI (F.F.) (1959). — Longevity of fishes in captivity, with special reference to those kept in the New York aquarium. *Ciba Found., Symposia on Ageing*, vol. VI, Churchill, London,

212-226. — PIMENTEL-GOMES (F.) (1953). — The use of Mitscherlich's regression law in the analysis of experiments with fertilizers. *Biometris*, 9 (4), 498-516. — POINSARD (F.) et TROADEC (J.P.) (1966). — Détermination de l'âge par la lecture des otolithes chez deux espèces de Sciaenidés ouest-africains (*Pseudotolithus senegalensis* C.V. et *Pseudotolithus typus* Blkr.). *Journ. Cons. perm. intern. Explor. Mer*, 30 (3), 291-307. — PRAVDIN (I.F.) (1966). — Rukovodstvo po izucheniiu ryb. Moskva, Pishchevaia Promyshlennost, 376 p. (en russe). — PSAROPOULOS (C.T.) (1966). — Computer program manual. I.A.T.T.C. Internal Rept., 1, 1-59. — REIBISCH (J.) (1899). — Ueber die Eizahl bei *Pleuronectes platessa* und die Altersbestimmung dieser Form aus den Otolithen. *Wiss. Meeresuntersuch.* (Kiel), N.F., 4, 233-248. — REFFENBURGH (S.H.) (1960). — A new method for estimating parameters for the Gompertz growth curve. *Journ. Cons. intern. Explor. Mer*, 25 (3), 285-293.

SMITH (S.H.) (1954). — Method of producing plastic impressions of fish scales without using heat. *Progve Fish-Cult.*, 16 (2), 75-78. — STEVENS (W.L.) (1951). — Asymptotic regression. *Biometrics*, 7 (3), 247-267. — STOTT (B.) (1968). — Marking and tagging. In *Ricker (W.E.): Methods for assessment of fish production in freshwaters. I.B.P. Handbook n° 3*, Oxford-Edinburgh, Blackwell Sci. Public., 78-92. — SYCH (R.) (1970). — Elements of the theory of age determination of fish according to scales. The problem of validity. *European Inland Fish Advis. Comm./FAO/EIFAC 70/SC 1-3*, 1-67. — SYCH (R.) et ZUROMSKA (H.) (1968). — Validity of age determinations in some Whitefish, Pike and Roach from Swedish Lakes. *European Inland Fish Advis. Comm./FAO/EIFAC 68/SC 1-6*, 28-30. — TANAKA (S.) (1956). — A method of analysing the polymodal frequency distribution and its application to the length distribution of Porgy *Taius sumifrons* (T. et S.). *Bull. Tokai reg. Fish. Res. Lab.*, 14, 1-15 (en japonais). — TCHALIKOV (B.G.) (1949). — *Huso buso*, *Acipenser medirostris*, *Acipenser sturio*. In *Promyslovye Ryby SSSR*, 45-48 et 67-71 (en russe). — TESH (F.W.) (1968). — Age and growth. In *Ricker (W.E.), Methods for assessment of fish production in freshwaters. I.B.P. Handbook n° 3*, Oxford-Edinburgh, Blackwell Sci. Public., 93-123. — VAN OOSTEN (J.) (1957). — The skin and scales. In *Brown (M.E.) The physiology of Fishes*, New York, Academic Press, 1, 207-244. — VAN SOMMEREN (V.D.) et WHITEHEAD (P.J.) (1959). — Methods of marking *Tilapia* spp. (Pisces, Cichlidae). *Nature, London*, 183, 1747-1748. — VIBERT (R.) et LAGLER (K.F.) — Pêches continentales. Biologie et Aménagement. *Paris, Dunod*, 720 p. — WALLIN (O.) (1957). — On the growth structure and developmental physiology of the scale of fishes. *Rept. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 38, 385-447.

PUBLICATION SOUS LES AUSPICES DU COMITÉ FRANÇAIS
DU PROGRAMME BIOLOGIQUE INTERNATIONAL

PROBLÈMES D'ÉCOLOGIE:
LA DÉMOGRAPHIE
DES POPULATIONS
DE VERTÉBRÉS

SOUS LA DIRECTION DE

M. LAMOTTE
Professeur
à l'Université de Paris VI

et

F. BOURLIÈRE
Professeur
à l'Université de Paris V

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS
120, bd St-Germain, PARIS-VI^e
1975

B 4250 → 4251

B 4250 → 4251 ex 1