



HAL
open science

LA CROISSANCE INDIVIDUELLE DES POPULATIONS ICHTHYOLOGIQUES ET SES APPLICATIONS

G Lasserre

► **To cite this version:**

G Lasserre. LA CROISSANCE INDIVIDUELLE DES POPULATIONS ICHTHYOLOGIQUES ET SES APPLICATIONS. *Vie et Milieu*, 1978, pp.549 - 567. hal-03003334

HAL Id: hal-03003334

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03003334v1>

Submitted on 13 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

LA CROISSANCE INDIVIDUELLE DES POPULATIONS ICHTHYOLOGIQUES ET SES APPLICATIONS

par G. LASSERRE

*Université des Sciences et Techniques du Languedoc,
Laboratoire d'Hydrobiologie Marine,
Place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex*

ABSTRACT

Three different ways to study growth may be used according to the aim of the investigation and the biological limits or sampling problems.

- 1 - The descriptive study aims at plotting the results in a mathematical model.
- 2 - The comparative study compares the parameters of a same form of growth equation. When factors under consideration are not controled, for example ecological conditions, one can only make simple statements. But when one of the factors is controled thanks to the experimental set-up, conclusions in terms of causality can be drawn.
- 3 - The retrospective study of growth aims at the reconstruction of the biometric past of a fish by using the anatomical marks formed at regular time intervals that can be observed at a given moment. Examples are given after a theoretical approach is considered for each one these 3 stages.

La manière d'aborder la description mathématique de la croissance dépend, d'une part des données disponibles en fonction des hypothèses initiales, d'autre part des objectifs. Aussi distinguons-nous trois grands types d'étude :

- l'étude descriptive de la croissance;

- l'étude comparative de la croissance;
- l'étude rétrospective de la croissance.

Il ne sera abordé ici que la croissance en longueur.

1) Dans l'étude descriptive de la croissance (AMANIEU & LASSERRE, 1974) deux démarches sont envisagées :

- une démarche logique consistant à établir l'équation de base à partir de prémisses biochimiques ou physiologiques;
- une démarche formelle ou expérimentale consistant à rechercher la fonction la plus simple qui s'ajuste le mieux aux points expérimentaux.

Il conviendrait de réserver le nom de lois aux fonctions du premier type, de « modèles » mathématiques à celles du second. La difficulté d'interpréter la biométrie de la croissance en termes biochimiques ou physiologiques explique la tendance actuelle à préférer les modèles qui ne prétendent qu'à décrire et ordonner les faits sans préjuger de leur interprétation, aux lois dont le contenu scientifique est rarement objectif. L'une des fonctions la plus utilisée pour décrire la croissance des poissons est celle de VON BERTALANFFY (1934-1938) *in* RICKER (1975); conçue, à l'origine, à partir d'une démarche logique, elle prétend mesurer les effets contraires de l'anabolisme et du catabolisme. Elle doit la persistance de son succès en ichthyologie au fait qu'elle s'est révélée l'un des modèles les plus satisfaisants, facilement intégrable à d'autres équations. Une équation de croissance a, outre un objectif purement descriptif qui permet de déduire de manière continue les mesures désirables comprises entre les limites d'observations, un objectif prédictif car associée à d'autres équations (démographiques) elle permet de calculer des biomasses moyennes, des productions, des rendements de pêche en fonction de paramètres essentiels comme l'effort de pêche ou la sélectivité.

2) L'étude comparative de la croissance est une conséquence de l'étude descriptive dans la mesure où la première étape consiste à comparer des formes d'équations mathématiques obtenues selon la démarche formelle. Lorsqu'elles sont compatibles entre elles, la deuxième étape a pour but de comparer leurs paramètres. Les comparaisons peuvent être écologiques lorsqu'elles visent à comparer des populations dans des milieux différents. Elles peuvent avoir aussi pour but de mettre en évidence l'action de un ou plusieurs facteurs dans des conditions expérimentales bien précises.

3) L'étude rétrospective de la croissance vise à reconstituer le passé biométrique d'un Poisson à travers des marques anatomiques qui se forment à intervalles de temps réguliers et observées à un moment donné.

1. — ÉTUDE DESCRIPTIVE DE LA CROISSANCE

Dans les milieux aquatiques, la croissance des Poissons s'interrompt ou se ralentit durant la mauvaise saison ou pendant les crises physiologiques (reproduction par exemple). La courbe de croissance que l'on obtiendrait pour toute la durée de vie du Poisson, mesurée à intervalle de temps suffisamment court, serait alors une succession de courbes en S (Fig. 1 a) asymétriques. La diminution des taux de croissance en fonction de l'âge fait que les courbes en S s'applatissent et que la position du point d'inflexion se décale par rapport à l'origine en fonction de l'âge (toute translation d'axe gardée).

L'établissement d'une telle fonction pose deux problèmes :
 — un problème théorique pour trouver une ou plusieurs fonctions mathématiques ajustées aux données;
 — un problème pratique pour collecter un nombre de données suffisant et à intervalle de temps rapproché.

Ces deux difficultés sont sans commune mesure avec l'intérêt de connaître une description aussi précise, certainement illusoire pour des animaux dont la longévité est en général de plusieurs années.

La prise de données annuelles entraîne, non seulement une simplification pratique mais aussi une simplification mathématique car elle permet d'établir une courbe lissée (Fig. 1 b). La courbe peut être lissée, soit par les maximums lorsque l'échantillonnage se situe au maximum de croissance (période estivale), soit par les minimums lorsque l'échantillonnage se situe en période de ralentissement de la croissance (période hivernale) (Fig. 1 a). Entre ces deux courbes extrêmes qui encadrent la courbe réelle, il existe tous les intermédiaires.

Dans la pratique, les contraintes matérielles fixent les dates d'échantillonnages et le biologiste ne peut donc prétendre lisser les courbes selon telle position préalablement choisie. Il apparaît en effet que :

1) la fréquence des échantillonnages dépend de la fréquence d'accessibilité de l'espèce étudiée dont l'expérimentateur n'est pas toujours maître (cas d'espèces accessibles) durant une partie de son cycle (migrations, reproduction);

2) tous les âges ou tranches d'âges ne sont pas également accessibles pour un biotope donné en même temps.

Prenons un exemple, *Sparus aurata*, la phase juvénile de 0 à I n'est accessible qu'en milieu lagunaire; la phase adulte de I à

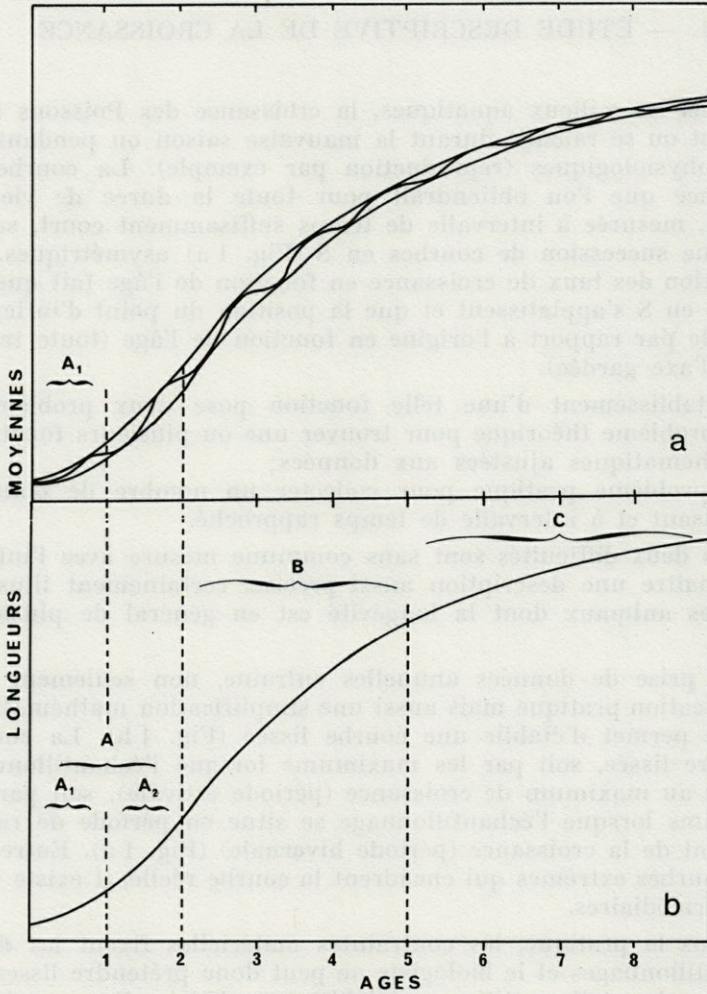


FIG. 1. — Schéma d'une croissance individuelle théorique.

IV est accessible à la fois en milieu lagunaire et en milieu marin. La phase au-delà de IV n'est accessible qu'en mer et principalement durant la période de reproduction eu automne. Chacune de ces phases correspond à des étapes physiologiques importantes : juvéniles, adultes mâles, adultes femelles (hermaphroditisme pro-andrique). Ces contraintes indépendantes des choix du biologiste imposent un choix du modèle descriptif qui en tient compte.

Dans la suite de ce travail nous distinguerons deux éventualités, celle où toutes les classes d'âge correspondant à l'ensemble de la courbe lissée sont également accessibles, et celle où seulement une partie correspondant à une partie de la courbe lissée est accessible en même temps.

1.1. HYPOTHÈSES GÉNÉRALES.

1) Toutes les classes d'âge sont également accessibles pour un même biotope bien défini, l'espèce étant en général sédentaire. Ce cas est rare car il suppose l'absence de contraintes d'échantillonnage. Afin d'éviter les complications mathématiques on ne tient pas compte des arrêts de croissance (sauf s'ils sont prolongés, voir DAGET et ECOUTIN, 1976).

Il existe plusieurs modèles théoriques de croissance descriptive qui tiennent compte à la fois des parties A, B et C de la courbe générale en S (Fig. 1 b). Le modèle de RICHARDS (1959) serait le plus adéquat mais nous ne possédons pas d'exemple (à notre connaissance) de son application aux poissons. Nous donnerons par la suite un exemple d'application du modèle de GOMPertz (1825), utilisé par MOORE (1951), RIFFENBURGH (1960) sur le « Yellow fin Tuna », et plus récemment par GALZIN (1977) sur le *Pomacentrus nigricans*, qui permet lui aussi de décrire la croissance dans son ensemble.

2) L'échantillonnage ne porte que sur une partie des classes de taille. Ce cas est le plus fréquent et concerne la plupart des espèces exploitées. En effet, les classes jeunes, soit qu'elles passent à travers les mailles des filets, soit qu'elles ne soient pas encore recrutées, échappent à l'observation. On ne dispose donc pas de données relatives à la partie A de la figure 1 b et seule la partie B + C peut être calculée. Le modèle le plus couramment utilisé est alors celui de Von BERTALANFFY (1931-38) in RICKER, 1975. Toutefois, dans l'optique d'une étude descriptive où nous nous situons ici, d'autres modèles peuvent se révéler mieux ajustés à des données partielles, par exemple si l'échantillonnage porte sur la partie A de la courbe figure 1 b un modèle exponentiel est recommandé, s'il porte sur la partie B un simple modèle linéaire peut se révéler excellent, si enfin l'échantillonnage ne capture que des individus âgés se situant sur la partie C de la courbe, le modèle de Von BERTALANFFY n'est guère adapté alors qu'un ajustement à une équation racine ou logarithmique serait meilleur.

Il reste toujours possible d'ajuster n'importe quelle série de données à n'importe quel modèle, en particulier à un modèle de

Von BERTALANFFY ou même à un modèle général type GOMPERTZ par exemple; mais outre qu'un tel choix s'accompagne de calculs inutilement compliqués, la logique du modèle peut ne pas être en accord avec la nature des données. Alors l'extrapolation en dehors des limites des données est en général inutilisable ou pour le moins très hasardeuse.

3) Le choix d'un modèle descriptif semble dicté par la qualité de l'ajustement du modèle aux données. Compte tenu des considérations développées ci-dessus, c'est-à-dire des données disponibles, on peut avoir recours à divers modèles. Des fonctions mathématiques très différentes peuvent cependant conduire à des représentations graphiques voisines. Le problème pratique est de choisir une fonction à la fois simple et bien adaptée aux données observées.

Des tests de linéarité (LELLOUCH et LAZAR, 1974) permettent de rejeter des hypothèses de forme lorsqu'elle sont incompatibles avec les données observées. L'utilisation de ces tests supposent réalisées des conditions de normalité et d'égalité de variances qui sont souvent difficiles et parfois impossibles à vérifier faute de données suffisantes. Deux décisions sont alors possibles : soit on admet avec LELLOUCH et LAZAR (1974) que les tests de linéarité sont suffisamment robustes pour pouvoir être utilisés lorsque les conditions ne sont pas vérifiées, ou bien on utilise un autre critère qui permet de mesurer le degré d'ajustement. Cet autre critère peut être la moyenne de la somme des carrés des écarts (M.S.C.E.) entre les valeurs observées et les valeurs calculées au moyen de l'équation d'ajustement, soit l_i les tailles observées et l_t les tailles calculées pour chaque âge i , avec N le nombre de données l_i :

$$\text{M.S.C.E.} = \Sigma (l_i - l_t)^2 / N.$$

1.2. APPLICATIONS.

1) Toutes les classes d'âge sont également accessibles.

GALZIN (1977) sur un Poisson tropical, le *Pomacentrus nigricans*, pêché dans le lagon de Moorea (radiale de Tiahura) en Polynésie Française, détermine les classes d'âge par la méthode de séparation de HARDING (1949) modifiée par CASSIE (1954) (*in* GALZIN, 1977). Il obtient ainsi des moyennes de taille pour 5 classes d'âge, dont il mesure les variations mois par mois en 1975 et en 1976.

En utilisant le modèle de Von BERTALANFFY, il obtient une moyenne de la somme des carrés des écarts entre les moyennes calculées et les moyennes observées (M.S.C.E.) de 0,52.

En utilisant la méthode de RIFFENBURGH (1960) qu'il modifie de manière à inclure dans les calculs non pas les valeurs observées mais des valeurs théoriques calculées avec le modèle de Von BERTALANFFY, il obtient l'équation de GOMPertz suivante :

$$L_t = 17,54 \times 0,071^{0,93(t+0,50)} \quad (L_t \text{ cm et } t \text{ âge relatif en mois})$$

Cette équation conduit à une M.S.C.E. de 0,47 qui démontre bien que le modèle global de GOMPertz est plus satisfaisant que le modèle de Von BERTALANFFY.

2) L'échantillonnage ne porte que sur une partie des classes de tailles.

a) Les jeunes recrues de *Sparus aurata* nées en automne-hiver passent leur première année de croissance dans des zones bien définies des milieux lagunaires d'où les adultes sont en général absents. Suivant la période d'échantillonnage, plus ou moins éloignée de la date de naissance et le milieu concerné, on doit se trouver dans l'hypothèse d'une partie de la courbe A_1 de la figure 1 a. La courbe A_1 a une forme comparable à celle de la courbe de la figure 1 b, les échelles d'âge et de taille étant différentes.

Pour l'étang de Thau, lagune saumâtre de 7 500 ha, les juvéniles ont été accessibles entre le 30 mai et le 6 juillet pour l'année 1970 et entre le 17 mai et le 23 juillet pour 1971. On devrait donc se trouver dans l'hypothèse de la partie B + C de la courbe générale de la figure 1 b.

En effet, les meilleures équations trouvées ont été :

- pour 1970 : $L_t = 18,15 (1 - e^{-0,012(t+18,55)})$
(tailles moyennes comprises entre 4,5 et 11 cm, âge t en jours);
- pour 1971 : $L_t = 15,41 (1 - e^{-0,014(t+19,39)})$
(tailles moyennes comprises entre 4,3 et 10,3 cm).

Pour l'étang du Prévost, lagune saumâtre de 380 ha voisine de l'étang de Thau, l'accessibilité des juvéniles ne dépasse pas le mois de juin : les périodes se situent entre le 9 mai et le 22 juin pour 1972 et entre le 25 mai et 20 juin pour 1973. Par conséquent suivant la date de première accessibilité on doit se trouver dans l'hypothèse de la partie A ou B de la courbe générale figure 1 b.

En effet, les meilleures équations trouvées ont été :

- pour 1972 : $L_t = 3,30 e^{0,022t}$
(tailles moyennes comprises entre 3,9 et 7,12 cm);
- pour 1973 : $L_t = 0,095 t + 4,25$
(tailles moyennes comprises entre 4,3 et 7,11 cm).

En conséquence, suivant les périodes d'échantillonnage, liées à l'accessibilité des juvéniles en fonction des milieux étudiés, on se trouve au début, au milieu ou à la fin de la courbe A_1 de la figure 1 b.

b) A côté des juvéniles bien individualisés dans des « nurseries » les adultes ont une large répartition mais ne colonisent pas tous les milieux lagunaires. Deux milieux où les classes d'âge de I à IV étaient bien représentées ont été étudiés : dans l'étang de Thau, sur la côte méditerranéenne (Languedoc) et dans les réservoirs de Graveyron sur la côte atlantique (région d'Arcachon). Enfin les populations des milieux marins adjacents à ces deux lagunes ont été analysées. Sauf pour le golfe de Gascogne la meilleure fonction trouvée est celle de Von BERTALANFFY.

Pour Graveyron en 1972 : $L_t = 53,480 (1 - e^{-0,26(t+1,34)})$

Thau en 1972 : $L_t = 57,66 (1 - e^{-0,27(t+0,54)})$

Méditerranée en 1973 : $L^t = 53,89 (1 - e^{-0,27(t+0,74)})$

Gascogne en 1973 : $L^t = 18,05 (t^{0,55})$

avec L_t en cm et t en années.

Les exemples sont nombreux, nous citerons RANNOU (1973) qui définit pour le *Coelorhyncus coelorhyncus* des équations de croissance linéaires. Les formes observées sont probablement liées au fait que l'éventail des âges accessibles est faible par rapport à la longévité totale de l'espèce étudiée.

2. — ÉTUDE COMPARATIVE DE LA CROISSANCE

2.1. COMPARAISONS ÉCOLOGIQUES.

1) Principe des comparaisons.

Comme dans tous les problèmes de comparaison, il est impératif de comparer ce qui est comparable. C'est ainsi que pour une espèce de Poisson donnée, on s'efforcera de comparer les mêmes groupes d'âge, le même sexe, la même année à la même saison... afin de rechercher la liaison, si elle existe, entre la croissance et le milieu, sans introduire de distorsion.

A la suite des résultats obtenus sur la croissance descriptive, donc sur la forme de la croissance définie pour chacun des milieux à comparer, nous admettons que si les formes des équations de croissance diffèrent d'un milieu à l'autre, les croissances aussi. Lorsque les formes sont identiques ou compatibles, les comparaisons portent sur les pentes des droites obtenues après linéarisation. Une différence de pente indique généralement une différence de vitesse de croissance et la comparaison s'arrête là. Dans la mesure où les pentes sont identiques deux solutions sont en revanche pos-

sibles : ou bien les droites sont confondues et les croissances sont identiques, ou bien les droites sont parallèles et les niveaux de taille ou poids moyens différent d'un milieu à l'autre.

REMARQUE.

Lorsqu'on pense que les tests de linéarité ne sont pas utilisables, parce que les conditions d'application ne sont pas réalisées ou vérifiables, en raison des données insuffisantes ou incomplètes, on passe à l'étape suivante en effectuant des comparaisons sur des équations de même forme que l'on juge subjectivement, ne pas trop s'éloigner de la réalité. SIMARD et MAGNIN (1968) utilisent les droites des log de tailles en fonction des log des âges pour comparer la croissance d'*Esox masquinongy* dans 4 lacs du Québec. Il faut être cependant conscient que lorsqu'on effectue des comparaisons statistiques de pente et de position on est soumis encore à des conditions d'application. Comme à cette étape de raisonnement, il n'existe pas de méthodologie simple de décision, n'est-il pas préférable d'utiliser des tests statistiques aux conditions non vérifiables, ni réalisées plutôt que de conclure à des différences d'après les seules observations graphiques ?

2) Applications.

Rappelons tout d'abord les résultats obtenus sur *Sparus aurata* pêchée dans 4 milieux différents et en ne tenant compte que des classes d'âge bien représentées (Tab. I).

TABLEAU I

Première étape des comparaisons de croissance :
recherche du meilleur ajustement.

L : longueur totale; t = âge; F.D.P.D. : valeur de F déviation par rapport à la droite du test de linéarité M.S.C.E. : moyenne de la somme des carrés des écarts.

	L = f(t)		lgL = f(lgt)		$\lg \frac{(L_{\infty} - lt)}{L_{\infty}} = f(t)$		L = f(lgt)		lgL = f(t)	
	FDPD	MSCE	FDPD	MSCE	FDPD	MSCE	FDPD	MSCE	FDPD	MSCE
Graveyron 1972	2,643	5,268	0,358	5,022	<u>0,181</u>	<u>4,997</u>	0,283	5,012	4,447	5,584
Thau 1972	79,650	2,195	52,475	1,576	<u>1,934</u>	<u>1,552</u>	37,735	1,860	351,974	5,048
Méditerranée 1973	4,867	6,387	2,926	5,850	<u>1,317</u>	<u>5,676</u>	3,747	6,134	10,202	7,410
Gascogne 1973	2,000	4,545	<u>1,043</u>	<u>4,457</u>	1,810	4,490	3,230	4,691	8,221	4,910

Pour Graveyron, Thau et Méditerranée le modèle de Von BERTALANFFY conduit au meilleur ajustement. Pour Gascogne, le meilleur ajustement est obtenu avec le modèle log log et la croissance obtenue dans ce milieu se distingue donc de celle des autres. Cependant, la valeur de FDPD* obtenue avec le modèle de Von BERTALANFFY ne diffère pas significativement et ne permet donc pas de rejeter ce modèle.

En conséquence les comparaisons de Thau — Graveyron d'une part puis de Méditerranée — Gascogne d'autre part peuvent être effectuées avec le modèle de Von BERTALANFFY.

Remarque : Pour Thau 1972, les valeurs élevées des FDPD obtenues avec les autres modèles nous autorisent à les rejeter.

Le modèle le mieux adapté ayant été choisi, les comparaisons portent maintenant sur les pentes et éventuellement sur les positions.

Comparaison Graveyron — Thau (1972)

La comparaison des pentes des droites des équations de Von BERTALANFFY linéarisées met en évidence une différence significative. La conclusion suivante est autorisée : la croissance se ralentit plus vite à Graveyron qu'à Thau. Ou bien les longueurs moyennes initiales sont plus élevées dans Graveyron que dans Thau, cette différence diminue en fonction de l'âge.

Comparaison Méditerranée — Gascogne (1973)

La comparaison des deux pentes des équations de Von BERTALANFFY linéarisées ne permet pas de mettre en évidence des différences significatives. La comparaison des positions des deux droites, admises comme parallèles n'est pas significative. En conséquence, on admet que la croissance des Daurades de Méditerranée est identique à celle des Daurades du golfe de Gascogne. La différence observée graphiquement pouvant être raisonnablement imputée aux seules fluctuations d'échantillonnage.

Des comparaisons plus complètes ont été effectuées, LASSERRE et LABOURG (1974). Leurs démarches ne présentant pas un intérêt méthodologique supplémentaire, nous indiquerons seulement les conclusions auxquelles nous sommes amené (Fig. 2).

Le fait majeur et constant concerne l'élan considérable dont bénéficient les jeunes Daurades de l'année, les 0+, lorsqu'elles passent leur premier été en étang. Quelles que soient les conditions

* FDPD est la valeur de F déviation par rapport à la droite du test de linéarité.

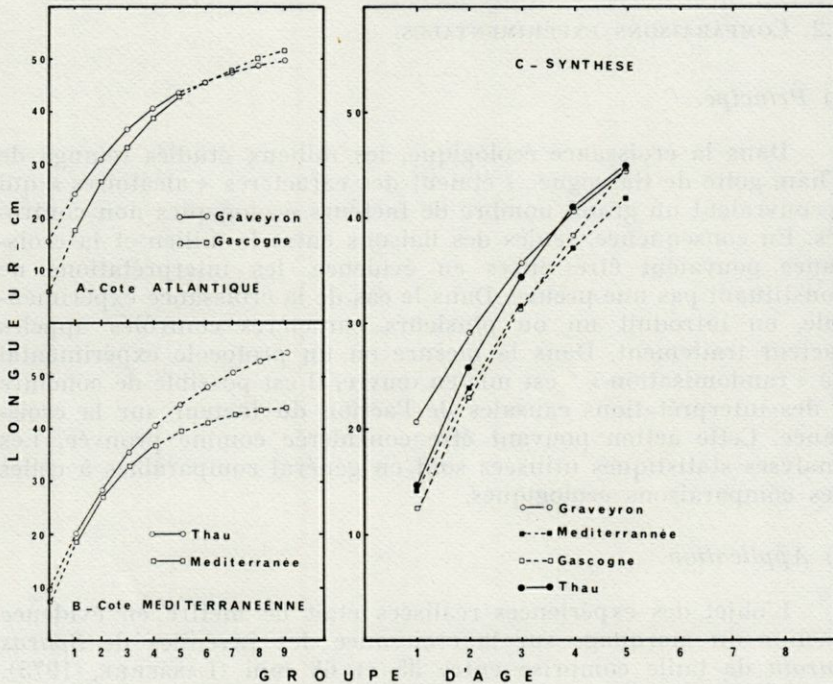


FIG. 2. — Graphique résumant les comparaisons de croissance de *Sparus aurata* dans quatre milieux différents (LASSERRE et LABOURG, 1974).

ultérieures, cet élan leur garantit un avantage pondéral et linéaire sur leurs congénères restées en mer, au moins jusqu'à leur quatrième année. Les étangs atlantiques et méditerranéens représentent donc un biotope exceptionnellement privilégié pour la croissance des alevins et fingerlings.

Au-delà de cette première année, deux situations se présentent :

— à Arcachon, la croissance est moins rapide en étangs qu'en mer, soit que l'environnement trophique y soit globalement plus défavorable, ce qui nous paraît peu vraisemblable, soit que la stabulation hivernale en étangs défavorise les Daurades prisonnières des réservoirs, alors même que la situation estivale serait aussi favorable, voire plus, qu'en mer;

— à Thau, la croissance est plus rapide en étang qu'en mer, soit que l'environnement trophique y soit globalement plus favorable, soit que l'immigration printanière vers l'étang sélectionne les sujets les plus vigoureux de la population littorale; Thau piégerait alors un échantillon biaisé de cette population littorale.

2.2. COMPARAISONS EXPÉRIMENTALES.

1) *Principe.*

Dans la croissance écologique, les milieux étudiés (étangs de Thau, golfe de Gascogne...) étaient des caractères « aléatoires » qui recouvraient un grand nombre de facteurs écologiques non contrôlés. En conséquence, seules des liaisons entre le milieu et la croissance pouvaient être mises en évidence, les interprétations ne constituant pas une preuve. Dans le cas de la croissance expérimentale, on introduit un ou plusieurs caractères contrôlés appelés facteur traitement. Dans la mesure où un protocole expérimental de « randomisation » * est mis en œuvre, il est possible de conclure à des interprétations causales de l'action du facteur sur la croissance. Cette action pouvant être considérée comme prouvée. Les analyses statistiques utilisées sont en général comparables à celles des comparaisons écologiques.

2) *Application.*

L'objet des expériences réalisées était de mettre en évidence l'action du marquage sur la croissance des juvéniles de *Sparus aurata* de taille comprise entre 35 et 68 mm (LASSERRE, 1975). Deux types de marquage ont été testés : le marquage par agrafe operculaire « Presadom » calibre 0 et 1 et le marquage par ablation d'une nageoire pectorale. Nous avons pensé que la taille initiale, et l'emplacement (bassin) pouvaient être des facteurs de variabilité importants, aussi il a été décidé d'en tenir compte afin d'accroître la puissance des tests. L'expérience étant de courte durée, inférieure à deux mois, l'utilisation du modèle linéaire de croissance a semblé convenable.

En fonction des hypothèses, deux expériences distinctes ont été réalisées :

- une expérience sur des alevins de taille initiale comprise entre 35 et 42 mm pour vérifier :
 - que l'ablation d'une nageoire pectorale n'a pas d'action sur la croissance;
 - que la marque operculaire ralentit la croissance;
- une expérience sur des alevins de taille initiale comprise entre 50 et 68 mm pour étudier l'action du calibre de la marque operculaire sur la croissance.

* La randomisation est l'opération qui consiste à constituer des groupes statistiquement égaux par tirage au sort. Pour plus de détail, voir LELLOUCH et LAZAR (1974).

Pour chacune des expériences, deux analyses statistiques ont été utilisées :

- une analyse de covariance pour effectuer les comparaisons en tenant compte de la taille initiale. Elle comprend un test de position destiné à mettre en évidence l'action du marquage sur les accroissements de taille en tenant compte de la longueur initiale et un test de parallélisme destiné à vérifier que l'action du marquage, si elle existe, est la même quelle que soit la taille initiale;
- une analyse globale portant sur les longueurs moyennes qui tient compte du facteur bac ou emplacement, destinée :
 - à vérifier la linéarité de la relation taille-moyenne âge et l'influence du facteur bac sur la croissance,
 - à comparer par des tests de pente les vitesses de croissance en fonction des différents types de marquage testés.

La première analyse statistique a permis de conclure que les marques operculaires de calibre 0 ou 1 avaient une action significative sur les accroissements de taille quelle que soit la taille initiale, l'ablation d'une nageoire pectorale n'ayant aucun effet.

La deuxième analyse a permis de vérifier l'importance du facteur bac, et la linéarité de la croissance. Aucune différence significative n'a été mise en évidence entre les deux types de marque calibre 0 et 1. Il semble donc que la marque agisse davantage par son emplacement près de la mâchoire que par son poids ou bien par un choc opératoire qui serait indépendant du calibre de la marque.

3. — ÉTUDE RÉTROSPECTIVE DE LA CROISSANCE

Les études descriptive et comparative de la croissance étaient des méthodes directes, la croissance rétrospective est en revanche une méthode indirecte. En effet en considérant que l'anneau hivernal ou de ponte constitue une marque naturelle il suffit, par une méthode de calcul simple, d'évaluer la taille du Poisson au moment de la formation de cet anneau.

3.1. *Principe.*

Soit R le rayon de l'écaille et L la longueur du Poisson, deux grandeurs mesurées sur un même animal à différents moments, nous pouvons écrire l'équation d'allométrie définie par TESSIER (1935, 1936) : $R = aL^b$. Antérieurement à TESSIER, des relations simples entre le rayon de l'écaille et la longueur du Poisson avaient

été établies. Nous les traduirons pour plus de simplicité en terme d'allométrie. C'est ainsi que pour LEA (1910) b est peu différent de 1, c'est-à-dire que la croissance du rayon de l'écaille est isométrique par rapport à celle de la longueur du poisson. Dans ces conditions si chaque anneau de l'écaille se forme en hiver on obtient la relation suivante :

$R_1/L_1 = R_2/L_2 = R_n/L_n = R/L$ qui permet, connaissant R , L et R_n , de calculer L_n pour chaque âge n , c'est-à-dire la taille du Poisson à 1, 2, n ans. Les critiques de la méthode de LEA (1910) ont été nombreuses et tiennent essentiellement à la relation d'allométrie entre R et L . Pour LEE (1920) *in* GUEGUEN (1969), la droite $R = f(L)$ ne passe pas par l'origine car l'écaille se forme après la naissance du Poisson. Pour SEGERSTRALE (1933), MROS (1961) *in* GUEGUEN (1969) la relation n'est pas toujours isométrique.

Prenant l'exemple de la Daurade, HELDT (1943) écrivait : « la croissance de l'écaille est exactement proportionnelle à celle du corps tout entier. Lorsque l'animal a doublé sa taille, l'écaille a également doublé ses dimensions. La pousse de l'écaille entre deux anneaux d'hiver peut donc nous faire connaître, par une simple mesure et un calcul très simple, de combien l'animal a grandi pendant l'année correspondante. On peut en déduire si l'année a été favorable et on peut être aussi fixé sur la valeur trophique du milieu. La considération des distances au centre des différents anneaux nous permet, de même, de trouver, connaissant la taille actuelle du Poisson, les tailles qu'il mesurait aux différentes années de son existence ».

Toujours d'après HELDT (1943), si les Daurades ont séjourné une année dans un milieu où leur croissance est faible et pénètrent l'année suivante dans un milieu où la croissance est plus rapide, ce changement de milieu peut être directement observé sur les écailles.

Dans ces conditions la seule lecture des écailles et la mesure des accroissements entre deux années consécutives permettent de connaître la localisation écologique de l'animal au cours de sa vie (milieu à croissance rapide, milieu à croissance lente), voire même de séparer dans un lot les individus en fonction de leur origine à chaque âge et ainsi de définir avec précision les unités territoriales de stock ou strates.

3.2. Applications.

a) Reprenons tout d'abord l'exemple de HELDT (1943). Il définit la croissance des Daurades dans plusieurs milieux différents des côtes tunisiennes. Nous retiendrons (Fig. 3 a) le milieu marin.

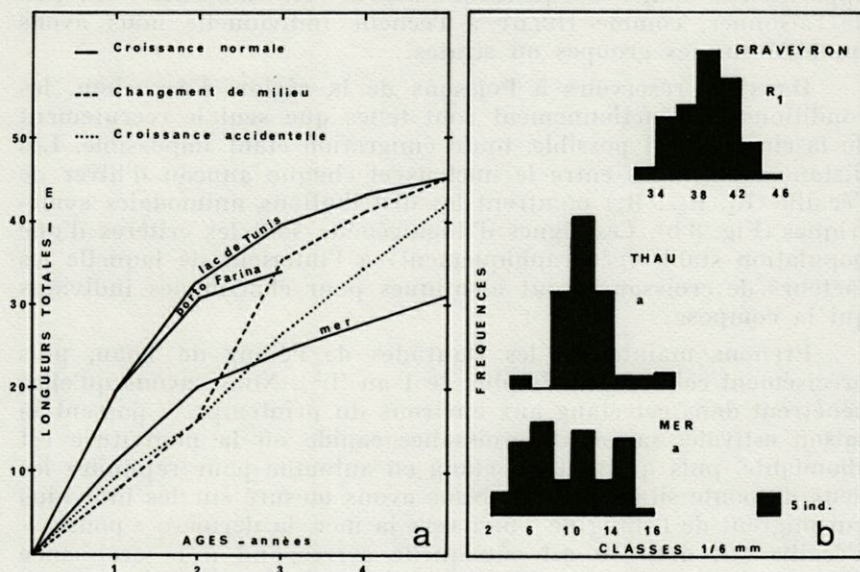


FIG. 3. — Application de la croissance rétrospective à *Sparus aurata* : a) croissance calculée par retro-calcul (d'après HELDT, 1943); b) distinction des strates d'après les accroissements annulaires.

la lagune de Porto Farina et celle de Tunis. Les différences de croissance sont grandes : par exemple une Daurade met en mer 12 années pour atteindre une taille qu'elle aurait acquise en 3 ans dans le lac de Tunis. Pour un spécimen bien particulier (Fig. 3 a) HELDT est en mesure de définir sa localisation précise en fonction de son âge : il a passé ses deux premières années en mer et la suite dans le lac de Tunis. De même certaines anomalies accidentelles peuvent être détectées au moyen des écailles. La croissance du Poisson, provenant du lac de Tunis, représenté (Fig. 3 a) a été victime d'un accident à l'âge de 6 mois qui a affecté sa croissance pendant plusieurs années, puis après une convalescence et une guérison définitive, l'animal tend à retrouver sa taille normale. Dans ce cas bien précis, il n'observe pas de variation brusque de croissance comme lorsqu'il y a changement de milieu.

b) Sur les côtes françaises atlantiques et surtout méditerranéennes, il existe de nombreux milieux lagunaires différents les uns des autres. Les migrations annuelles vers le milieu marin concernent la majorité des stocks lagunaires. En conséquence, il semble que les différences de croissance observées en mer et en lagune

apparaissent moins marquées que sur la côte tunisienne. Au lieu de raisonner, comme HELDT à l'échelle individuelle nous avons travaillé sur les groupes ou strates.

Dans les réservoirs à Poissons de la région d'Arcachon, les conditions de fonctionnement sont telles que seul le recrutement de la classe O est possible, toute émigration étant impossible. Les distances mesurées entre le nucleus et chaque anneau d'hiver de l'écaille ($R_1, R_2... R_n$) montrent les distributions unimodales symétriques (Fig. 3 b). Ces signes d'homogénéité sont les critères d'une population stable (géographiquement) à l'intérieur de laquelle les facteurs de croissance sont identiques pour chacun des individus qui la compose.

Prenons maintenant les Daurades de l'étang de Thau, plus précisément celles âgées de plus de 1 an (I+). Nous savons qu'elles pénètrent dans cet étang aux environs du printemps, y passent la saison estivale, saison de croissance rapide où la nourriture est abondante, puis quittent cet étang en automne pour rejoindre les lieux de ponte situés en mer. Nous avons mesuré sur les individus qui migrent de l'étang de Thau vers la mer, la dernière « pousse » d'écaille (a), dont on est sûr quelle correspond à la croissance effective dans l'étang de Thau. La distribution de (a) est unimodale symétrique. Ceci est comme pour le stock de Graveyron le signe d'une population homogène (Fig. 3 b). Nous avons mesuré ensuite la même distance (a) sur les Daurades pêchées en mer, sur les lieux de ponte. Nous trouvons, alors une distribution des (a) trimodales (Fig. 3 b) dans laquelle on retrouve le mode des individus pêchés dans Thau, puis deux autres strates, l'une à croissance estivale plus rapide et l'autre à croissance estivale plus lente.

Ces observations confirment bien celles de HELDT (1943) et on comprend tout le parti que l'on peut en tirer pour séparer les différentes strates d'un même stock de Poissons, chaque strate étant composée d'individus qui par leur localisation géographique ont eu une croissance différente. Une fois les strates séparées la croissance de chacune d'entre elles peut être calculée par retro calcul.

IV. — CONCLUSIONS

Les différentes manières d'aborder l'étude de la croissance dépendent donc, d'une part des objectifs d'utilisation des résultats obtenus, d'autre part des hypothèses de départ plus ou moins imposées par des contraintes biologiques ou d'échantillonnage. On retiendra par conséquent que :

1) *L'intérêt d'une croissance descriptive* est son utilisation dans des étapes ultérieures pour calculer par exemple des biomasses totales ou moyennes, des productions... sa précision doit être suffisante pour décrire le plus complètement possible les phénomènes durant toute la durée de vie intéressante de l'animal. Souvent les contraintes techniques et (ou) de comportement biologique ne permettent pas une étude globale complète mais plutôt plusieurs descriptions partielles beaucoup plus simples qu'une description globale. Le modèle utilisé doit en tenir compte.

2) *L'intérêt d'une croissance comparative* est de mettre en évidence des liaisons entre différents facteurs. Lorsque ces facteurs ne sont pas contrôlés, les conditions écologiques et la croissance par exemple, on aboutit à de simples constatations, en revanche lorsque l'un des facteurs est contrôlé grâce à l'organisation expérimentale, on aboutit à des conclusions plus sûres et plus complètes de causalité.

Si les problèmes de forme de modèle constituent l'étape préliminaire des comparaisons, la réalité pratique montre qu'il n'en constitue pas l'objectif essentiel comme précédemment. Aussi parmi des modèles voisins compatibles entre eux on utilise dans un but comparatif le même modèle obtenu après linéarisation.

3) *La croissance rétrospective* se fixe deux objectifs bien particuliers. Tout d'abord, rechercher le passé écologique de l'animal et définir ainsi, par sa présence dans un tel endroit favorable ou défavorable, l'existence de strates ayant eu des croissances différentes. On peut imaginer alors la possibilité de séparer les différentes strates et calculer ensuite par retro calcul et pour chacune d'entre elles une croissance globale descriptive ou comparative.

RÉSUMÉ

Il a été distingué en fonction des objectifs d'utilisation et de contraintes biologiques ou d'échantillonnage trois manières d'étudier la croissance.

1) L'étude descriptive de la croissance vise à ordonner les résultats obtenus sous forme d'un modèle mathématique suffisamment précis et complet. L'utilisation ultérieure de ce modèle peut être tout simplement descriptif et servir ainsi à calculer de manière continue toutes les mesures désirables comprises entre les limites d'observation. Il peut être aussi « prédictif » car associé à d'autres

modèles (démographiques) il permet de calculer, des biomasses, des productions ou des rendements de pêche en fonction d'un choix de paramètres importants (effort de pêche par exemple).

2) L'étude comparative de la croissance a pour objectif essentiel de comparer des paramètres d'équation de croissance de même forme. Lorsqu'à la suite de l'étude descriptive on démontre que les formes de croissances à comparer sont incompatibles entre elles la différence de modèle est suffisante pour décrire une différence de croissance. Lorsque les facteurs à comparer ne sont pas contrôlés, par exemple les conditions écologiques, on ne peut conclure qu'à de simples constatations. En revanche, lorsque l'un des facteurs est contrôlé grâce à l'organisation expérimentale, on aboutit à des conclusions plus sûres et plus complètes de causalité.

3) L'étude rétrospective de la croissance vise à reconstituer le passé biométrique d'un poisson à travers les marques anatomiques qui se forment à intervalles de temps réguliers et observées à un moment donné. L'objectif peut être tout d'abord de séparer les différentes strates d'un stock de poissons et ensuite de calculer pour chacune d'elles un modèle descriptif.

Après avoir envisagé pour chacune de ces trois étapes une approche théorique, des exemples précis ont été donnés principalement sur un Poisson migrateur : *Sparus aurata*.

BIBLIOGRAPHIE

- AMANIEU, M. & G. LASSERRE, 1974. Introduction à l'étude de la dynamique des populations de poissons. Application à l'exploitation des daurades dans les étangs littoraux. Conférence au Centre de Perfectionnement de l'I.N.A., Brest, le 16 octobre 1974.
- VON BERTALANFFY, L., 1934. Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des Wachstums. *I. Roux' Archiv.*, 131 : 613.
- DAGET, J. & J. M. ECOUTIN, 1976. Modèles mathématiques de production applicables aux poissons tropicaux subissant un arrêt prolongé de croissance. *Cah. O.R.S.T.O.M. Ser. Hydrobiol.*, 10 (2) : 59-69.
- GALZIN, R., 1977. Richesse et productivité des écosystèmes lagunaires et récifaux : application à l'étude dynamique d'une population de *Pomacentrus nigricans* du lagon de Moorea (Polynésie Française). *Thèse doct. spécialité, U.S.T.L., Montpellier* : 106 pp.
- 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 live contingencies. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 115 : 85-513.
- GUEGUEN, S., 1969. Croissance de la daurade *Pagellus centrodontus* Delaroché. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 33 (3) : 251-264.

- HELDT, H., 1943. Etudes sur le thon, la daurade et les muges. *Bull. Stan. Océanogr. Salammbô*, 1 : 1-40.
- LASSERRE, G., 1975. Action du marquage sur la croissance des alevins de daurades *Sparus Aurata* L. *Ann. Hydrobiol.*, 6 (1) : 45-59.
- LASSERRE, G. & P. J. LABOURG, 1974. Etude comparée de la croissance de la daurade des régions d'Archachon et de Sète. *Vie Milieu*, 24 (2 A) : 357-364.
- LEA, E., 1910. On the method used in the herring investigations. *Publs Cirs. const. Cons. perm. int. Explor. mer*, 53 : 7-175.
- LELLOUCH, J. & P. LAZAR, 1974. Méthodes statistiques en expérimentation biologique. Editions Flammarion Médecine, Sciences, Paris, 1 vol. : 279 pp.
- MOORE, H. L., 1951. Estimation of age and growth of yellow fin tuna (*Neothunnus macropterus*) in Hawaiian waters by size frequencies. *Fish. Bull. U.S.*, 65 : 133-49.
- RANNOU, M., 1973. Etude de la croissance de *Coelorhynchus coelorhynchus* (Téléostéens, Gadiformes). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 3 (160) : 273-281.
- RICHARDS, F. J., 1959. A flexible growth function for empirical use. *J. exp. Bot.*, 10 (29) : 290-300.
- RICKER, W. E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, 191 : 382.
- RIFFENBURGH, R. H., 1960. A new method for estimating parameters for the Gompertz Growth curve. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 15 (3) : 285-293.
- SIMARD, A. & S. E. MAGNIN, 1968. Age et croissance du Maskinonge, *Esox masquinongy* dans quatre lacs du Québec. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 25 (9) : 1831-42.
- TEISSIER, G., 1935. Les procédés d'étude de la croissance relative. Signification de la loi de dysharmonie. *Bull. Soc. Zool.*, 60 : 292-307.
- TEISSIER, G., 1936. Les lois quantitatives de la croissance. *Ann. Physicochim.*, 12 : 527-537.

Reçu le 21 avril 1978.