

DK 478647

BA-TH 593

CIRAD-EMVT
Campus International de Baillarguet
B.P. 5035
34032 MONTPELLIER Cedex 1

Institut National Agronomique
Paris-Grignon
16, rue Claude Bernard
75005 PARIS

Ecole Nationale Vétérinaire
D'Alfort
7, avenue du Général de Gaulle
94704 MAISONS-ALFORT Cedex

Muséum National d'Histoire Naturelle
57, rue Cuvier
75005 PARIS

DIPLOME D'ETUDES SUPERIEURES SPECIALISEES PRODUCTIONS ANIMALES EN REGIONS CHAUDES

MEMOIRE DE STAGE

APPROCHE METHODOLOGIQUE DE L'ETUDE PAR
OTOLITHOMETRIE DE LA CROISSANCE DE DEUX
POISSONS RECIFAUX DE NOUMEA, *Lutjanus*
fulviflamma et *doliatus*

par

Loïc COTTARD

CIRAD-Dist
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE
Baillarguet

Année universitaire 1999-2000



CIRAD
000008560

**DIPLOME D'ETUDES SUPERIEURES SPECIALISEES
PRODUCTIONS ANIMALES EN REGIONS CHAUDES**

**APPROCHE METHODOLOGIQUE DE L'ETUDE PAR
OTOLITHOMETRIE DE LA CROISSANCE DE DEUX
POISSONS RECIFEAUX DE NOUMEA, *Lutjanus
fulviflamma et doliatus***

par

Loïc COTTARD

Lieu de stage : LASAA (Brest)

Organisme d'accueil : IRD

Période de stage : 1^{er} avril-30 septembre 2000

Rapport présenté oralement le : 26 octobre 2000

Avant de commencer, je souhaiterais faire part de ma reconnaissance à tous ceux qui m'ont permis de réaliser ce travail.

Un remerciement tout particulier pour M. Eric Morize, qui m'a accueilli et guidé au sein du laboratoire, tout au long de mon séjour.

Un grand merci à tous les membres du LASAA : André, Eric, Jacques, Louis, Hervé, Hélène, Abou et Beri pour leur bonne humeur et leur disponibilité. J'espère que nos chemins se croiseront de nouveau devant un G3.

Merci à Spyros, pour m'avoir enseigné l'art étrange du maniement de son logiciel de statistique.

Enfin, je voudrais avoir une pensée pour mes parents et mes amis. Tous ceux qui m'ont soutenu et ont, de près ou de loin, rendu possible l'accomplissement de mes desseins.

Sommaire

INTRODUCTION	3
MATÉRIEL ET MÉTHODOLOGIE	7
I) PRÉSENTATION DES ESPÈCES	8
<i>Lutjanus fulviflamma</i>	8
<i>Siganus doliatus</i>	9
II) L'OTOLITHE	10
1) Structure et fonction	10
2) Les marques de croissance	10
III) L'ÉCHANTILLONNAGE	12
1) La Nouvelle-Calédonie et les sites de prélèvements	12
2) Récolte des poissons	12
3) Extraction et conservation des otolithes	12
IV) TRAITEMENT ET PRÉPARATION DES OTOLITHES	14
1) Brûlage	14
2) Enrobage	14
3) Coloration au bleu de toluidine	14
4) Montage des otolithes et préparation de lames minces	15
5) Le microscope électronique à balayage	16
6) DURÉE ET COÛT DES MANIPULATIONS	16
1) Observations à la loupe binoculaire	17
2) Mesures de taille et de poids	17
3) Lecture des stries	17
4) Modélisations et traitements statistiques	18
RÉSULTATS	20
I) NATURE DES ÉCHANTILLONS	21
<i>Lutjanus fulviflamma</i>	21
<i>Siganus doliatus</i>	22
II) MORPHOLOGIE DES OTOLITHES	24
<i>Lutjanus fulviflamma</i>	24
<i>Siganus doliatus</i>	25
III) MESURES MACROSCOPIQUES (POIDS ET TAILLE)	26
<i>Lutjanus fulviflamma</i>	26
1) Le poids des otolithes	26
1.1) Comparaison entre les deux baies	27
1.2) Influence du sexe	28
<i>Siganus doliatus</i>	29
1) La taille des otolithes	29
1.1) Comparaison entre les deux baies	30
1.2) Influence du sexe	31
2) Le poids des otolithes	32
1.1) Comparaison entre les deux baies	33
1.2) Influence du sexe	34
3) Evolution du poids et de la taille des otolithes	35

1.1) Comparaison entre les deux baies	36
1.2) Influence du sexe	37
IV) STRUCTURES INTERNES DE L'OTOLITHE	38
1) Suivi du ponçage.....	38
2) Description des coupes.....	38
2.1) <i>Lutjanus fulviflamma</i> (annexes 21 A et B)	38
2.2) <i>Siganus doliatus</i> (annexes 22 A et B)	39
3) Macrostructures	39
V) CROISSANCE DES ANIMAUX.....	40
1) Modèle général	40
2) Comparaison entre otolithes droits et gauches	42
3) Influence du sexe	43
4) Comparaison entre les deux baies.....	44
<u>DISCUSSION</u>	45
<i>Lutjanus fulviflamma</i>	46
1) Etude macroscopique des otolithes.....	46
2) Comment évaluer l'âge de <i>Lutjanus fulviflamma</i> ?.....	46
<i>Siganus doliatus</i>	47
1) Mesures macroscopiques.....	47
1.1) Comparaison entre les deux baies	47
1.2) Comparaison sexuelle.....	47
1.3) L'analyse statistique	48
2) Analyse des microstructures.....	48
2.1) Cohérence de la lecture	48
2.2) Pertinence de l'utilisation du modèle de Von Bertalanffy	49
2.3) Modèles de croissance.....	49
3) Cohérence des observations avec les aspects biologiques	50
3.1) Limites de l'échantillonnage	50
3.2) Interprétation de la discontinuité structural	50
3.3) Maturité sexuelle.....	51
<u>CONCLUSION</u>	52
<u>BIBLIOGRAPHIE</u>	55
<u>ANNEXES</u>	59

Introduction

La sclérochronologie est l'étude des marques que le temps laisse sur les pièces dures du squelette des animaux. Cette technique offre un moyen d'appréhender l'âge des poissons sans avoir à les élever ou à recourir à des méthodes lourdes comme les marquages recaptures. Elle est apparue au siècle dernier, avec l'utilisation des marques de croissance saisonnières présentes sur les écailles. Elle a évolué au cours des années et s'est diversifiée. Aujourd'hui, l'utilisation des otolithes comme matériel d'expérimentation semble la voie la plus prometteuse. En effet, cette pièce calcifiée de l'oreille interne contient un grand nombre de renseignements sur l'individu. Elle permet, grâce aux outils modernes¹, de connaître la chronologie des grands événements (maturité, migration,...) de l'existence d'un sujet d'étude, et dans certains cas, au jour près. Il s'agit pour le chercheur de reprendre ce véritable carnet de bord et de remonter le temps au cours de ses pages. C'est cet instrument que nous utiliserons pour traiter le cas de deux espèces récifales de Nouméa : le *Lutjanus fulviflamma* et le *Siganus doliatus*. Le premier est un carnivore nocturne et le second un petit herbivore diurne; tous deux sont des sédentaires. Bien que leur importance économique ne soit pas de premier ordre, ils représentent un apport non négligeable pour les pêcheurs locaux. Si ces animaux ont été découverts il y a déjà de nombreuses années, les études sur leur croissance par otolithométrie sont inexistantes dans la zone concernée.

L'image la plus proche que l'on puisse avoir de ce type de recherches est celle apportée par la dendrochronologie : l'étude de l'âge des arbres. Elle se pratique à partir des sillons visibles sur la coupe des troncs. En réalisant une simple section, on peut voir apparaître une série de zones larges et claires séparées par des sillons plus sombre. Dans nos régions tempérées, la zone épaisse est assimilée à l'été; durant cette période l'arbre grandit et forme de la matière. Durant l'hiver, l'arbre ralentit sa croissance; le dépôt organique est plus restreint et forme une aire étroite. En réalisant un comptage de l'une des couches, il est possible d'obtenir l'âge d'une plante en nombre de bonnes ou de mauvaises saisons (Troader, 1988).

¹ Voir la synthèse bibliographique de L. Cottard, 2000 ou S.E. Campana, 1999.

Le fait de parler des arbres pour présenter une étude concernant des poissons peut paraître saugrenu. Mais le travail du sclérochronologiste n'est pas très éloigné de celui du dendrochronologiste. En effet, l'alternance des périodes favorables et néfastes pour sa croissance sera ressentie par l'animal. En fonction de la qualité de son milieu, il profitera des ressources disponibles pour grandir ou entrera en croissance ralentie pour survivre aux traumatismes environnementaux. Mais c'est sur le cycle de dépôt du calcium que se jouera l'abondance de marques. En saison chaude, la taille du poisson s'accroît, celle de ses otolithes également; il y a formation d'une couche épaisse riche en cristaux de carbonate de calcium. En saison froide, son développement est restreint; la couche de cristaux en sera bien plus mince. La différence tient à la précision accessible. Si l'étude menée sur les végétaux peut atteindre une échelle de temps de l'ordre du mois, celle des otolithes peut offrir des informations plus minutieuses. On retrouvera des marques saisonnières, d'autres liées à des événements précis (période de reproduction, ponte, migration), mais aussi des microstries, témoins d'une structuration journalière de la pièce osseuse. En effet, le rythme nyctéméral va influencer sur le métabolisme de l'animal et sur le cycle de la matière circulant dans son milieu interne (Campana, 1999; Khalish, 1991). La genèse de l'otolithe peut donc être marquée par l'alternance jour-nuit comme elle l'est par l'alternance des saisons.

L'ensemble de notre travail s'est déroulé au sein du LASAA : Laboratoire de Sclérochronologie des Animaux Aquatiques à Brest (France). Ce laboratoire français de recherche fut créé en juin 1993 par deux instituts de recherche nationaux, l'IFREMER et l'IRD, pour apporter des soutiens conceptuels et méthodologiques aux études sclérochronologiques. Ses missions sont organisées autour de trois thèmes de recherche : l'approfondissement des connaissances biologiques, le développement de nouvelles technologies d'acquisition et de traitement de l'information, l'assistance et la formation.

Il possède une expérience certaine dans la plupart des méthodes de préparation et d'interprétation des macrostructures et des microstructures pour les écailles, les otolithes, les rayons de nageoire, les vertèbres et les statolithes. Il met au point et standardise des techniques de préparation aux différents niveaux d'analyses microscopiques et microchimiques. Cependant, il reste plus spécialisé dans l'étude des otolithes de poissons et plus particulièrement de leurs microstructures en ce qui concerne les poissons tropicaux.

TNPC est le logiciel phare développé par cette unité de recherche. Il est spécifiquement prévu pour le traitement de profils en vue de l'interprétation des structures calcifiées.

Dans le domaine de la microchimie, les travaux sont orientés vers la définition et l'optimisation de procédures analytiques mises en œuvre pour les études de microchimie : méthodes de préparation, conditions opératoires, standards, ...

Les travaux sur les poissons concernent deux principaux secteurs géographiques : le milieu tempéré et le milieu tropical. Le premier est du ressort de

l'IFREMER avec des applications thématiques en microchimie, des études du processus de biocalcification, la validation des estimations de l'âge d'espèces exploitées (sole, hareng, lotte et espèces profondes). Le second concerne plus l'IRD. La finalité de leurs recherches étant surtout l'étude de la stratégie de vie des populations, les comparaisons écologiques et la gestion des pêcheries (thon, tilapia et petits pélagiques). Des perspectives nouvelles d'études s'ouvrent actuellement sur les poissons récifaux des îles du pacifique (de la Nouvelle-Calédonie à la Polynésie française) dans le cadre de l'unité de recherche "COREUS". Le but en est d'analyser les variations de la croissance de plusieurs espèces en fonction de leur distribution géographique et de leurs caractéristiques vitales. C'est au sein de ce projet que se place notre étude sur *Siganus doliatus* et *Lutjanus fulviflamma*.

Notre recherche, portant sur ces deux espèces, aura pour but de proposer une approche méthodologique de traitement de leurs otolithes. Grâce aux nombreux outils dont dispose le laboratoire, nous tenterons de percer les mystères que recèlent ces pièces osseuses. Nous nous attellerons à en décrire la forme et la structure et à y rechercher les marques témoignant de leur croissance. Puis nous chercherons une interprétation en terme de durée et d'événements à nos découvertes. Notre objectif sera d'y apporter une signification biologique, physiologique ou écologique, tout en gardant un point de vue critique envers le protocole mis en place.

Maintenant que nous avons défini le sujet et les aboutissants, nous allons présenter les diverses techniques utilisées classiquement en otolithométrie, chacune d'entre elles se rattachant à la spécificité des espèces étudiées et aux moyens disponibles au sein du laboratoire (technologiques, coût et durée du stage). Les étapes du travail sont présentées dans l'ordre chronologique du traitement à apporter aux échantillons. En raison des contraintes temporelles, les résultats obtenus seront ensuite présentés en insistant particulièrement sur l'espèce qui se sera révélée la plus abordable en terme de lisibilité. Une attention particulière sera apportée à la confrontation des résultats obtenus dans les baies de Sainte Marie et de la Grande Rade en terme de différences significatives et d'analogies. La comparaison de ces deux anses de Nouméa a pour but d'évaluer la possible influence des pollutions spécifiques à chacune d'entre-elles. La partie discussion nous permettra de faire un point sur l'efficacité des techniques employées et sur l'opportunité de l'emploi des modèles biologiques de croissance, dans le cas présent. Nous verrons également de quelle manière les structures observées peuvent se rapporter à des phases majeures de la physiologie ou de la biologie des animaux. Enfin, la conclusion nous amènera à considérer en quoi l'otolithe est bien un indicateur des étapes de la vie de l'animal, quelles sont les informations et les hypothèses qu'il nous a permis d'atteindre et quelles en sont les limites et les perspectives.

Matériel et méthodologie

II) L'otolithe

1) Structure et fonction

Commençons par présenter cette fameuse pièce qui sera notre principal outil de travail : l'otolithe. Son nom vient du grec, de "oto" l'oreille et de "lithé" la pierre. Littéralement, la traduction qui peut en être faite est : "pierre de l'oreille". Il s'agit en fait d'une concrétion calcique présente dans le labyrinthe des poissons osseux (fig. 1 en annexe). Il n'existe pas d'équivalence à cette structure chez les Chondrichthyens.

Chaque otolithe est en contact étroit avec une macula acustica de l'oreille interne (zone riche en cellules nerveuses et liée au nerf auditif). Il participerait donc à la localisation de l'animal dans les trois dimensions du milieu aqueux et à la réception des stimuli dus aux accélérations angulaires et aux mouvements en général. Il posséderait également des propriétés piézo-électriques et aurait un rôle dans l'acoustique.

L'otolithe présente une courbure nette sur sa face externe (annexes 1 et 2), tandis que sa face interne (annexe 1) est entaillée d'un sillon longitudinal : le sulcus acusticus (annexe 3). Sa composition et sa structure sont proches de celles des coquilles de mollusques : il s'agit de cristaux de carbonate de calcium imbriqués (Morales-Nin, 1988) enrobés d'une matrice protéique, l'otoline.

On en trouve trois paires au sein du labyrinthe membraneux : le lapillus, l'utriculus et la sagitta. Cette dernière, sur laquelle portera notre étude, est située dans le saccula, à la base d'un canal semi-circulaire. En effet, la sagitta est la plus volumineuse des concrétions calciques. Elle apparaît donc comme la pièce la plus facile à utiliser. Elle commence à se former à partir d'un ou de plusieurs primordia exocytés par l'oreille interne. L'accroissement se fait par dépôt constant de matière à sa surface. Ainsi l'otolithe grandit en même temps que le poisson. C'est cette croissance simultanée qui permettra de retrouver dans sa structure même les stigmates des grandes étapes de la vie de l'animal. Les bouleversements, aussi bien d'ordre physiologiques qu'environnementaux, seront notés le long de la pièce comme ils pourraient l'être sur un agenda.

2) Les marques de croissance

L'apposition régulière de matière est soumise aux rythmes internes du métabolisme du calcium et de la synthèse protéique (Morales-Nin, 1991). La croissance se fait principalement selon l'axe antéro-postérieur (annexe 2), la plus faible étant selon l'axe proximo-distal (annexe 1).

Ces dépôts vont entraîner l'apparition de trois types de marques :

Les premières sont dues à une alternance de zones opaques, riches en protéines correspondant à une croissance rapide, et de zones hyalines, riches en calcium correspondant à une croissance lente. Elles apparaissent de manière saisonnière : alternance hiver-été ou selon la période de reproduction (Pulliainen et Korhonen, 1994 ; Horn, 1993). Ce sont les macrostructures.

Les secondes, de l'ordre du micromètre, suivent un rythme circadien. Elles présentent une zone d'accrétion large et calcifiée et une zone étroite riche en protéines (Campana et Nielson, 1985). Ce sont les microstries.

Les dernières sont les discontinuités structurales ou "checks". Elles correspondent à une rupture de l'arrangement de l'otolithe : des sillons discontinus viennent s'intercaler dans les zones d'accrétion (Brothers, 1990).

III) L'échantillonnage

1) La Nouvelle-Calédonie et les sites de prélèvements

Cette île de 19 000 km² se situe dans l'océan Pacifique au large, à l'est de l'Australie. Nouméa connaît chaque année le passage de deux saisons nettes. La saison chaude et humide commence mi-novembre et finit en avril; tandis que la période "fraîche" s'étale de juin à septembre. Entre ces deux phases distinctes s'intercalent deux intersaisons sèches de durée et d'intensité variable. La température de l'eau passe de 20°C à 28°C.

Les deux baies échantillonnées connaissent des conditions de sédimentologie et d'hydrologie comparables. Leur différence tient à la nature de la pollution anthropique qu'elles subissent. En effet, La Grande Rade est le siège de rejets industriels tandis que Sainte Marie subit des perturbations urbaines (rejets ménagers). Ces deux anses de Nouméa ont fait l'objet de plusieurs séries de prélèvements : trois dans la première et quatre dans la seconde pour le *Lutjanus fulviflamma*; six dans la première et cinq dans la seconde pour le *Siganus doliatus*.

2) Récolte des poissons

Les deux lots d'échantillons prélevés entre le 18 mars et le 13 avril 1999 proviennent des deux zones distinctes citées dans le chapitre précédent. Le mode de pêche choisi est l'injection de roténone dans le milieu. Ce produit phytosanitaire, insecticide et acaricide est un poison pour les poissons. Il se dilue dans l'eau de mer et permet une récupération de presque tous les individus présents dans sa zone d'effet. La faible profondeur du lagon, deux à trois mètres, renforce son efficacité. Les individus sont ensuite numérotés et répertoriés avec en annotation leur longueur, leur sexe et l'état de leur gonade. Au total, 131 *L. fulviflamma* et 186 *S. doliatus* ont été pêchés et disséqués.

3) Extraction et conservation des otolithes

Le prélèvement des otolithes est réalisé après incision de la boîte crânienne : soit en scalpant l'animal pour approcher le plus possible les cavités de l'oreille interne, soit en incisant le haut de la cavité branchiale pour accéder au labyrinthe. Les pièces sont récupérées à l'aide d'une pince fine.

Les otolithes sont alors nettoyés dans un mélange d'eau et de javel et stockés à sec dans un sachet contenant leur carte d'identification (espèce, taille, poids, lieu de prélèvement).

Toutes ces opérations ont été réalisées par l'équipe de l'I.R.D. de Nouméa, avant que les otolithes ne soient envoyés au centre de Brest.

IV) Traitement et préparation des otolithes

1) Brûlage

Cette manipulation a pour but de faire apparaître les macrostructures de manière nette en carbonisant les couches riches en protéine (Panfili, 1993).

Les otolithes entiers sont présentés à la flamme d'un bec Bunsen durant une dizaine à une trentaine de secondes, jusqu'à ce qu'ils atteignent une couleur brune. Ils sont ensuite sectionnés transversalement à l'aide d'un scalpel puis observés à la loupe binoculaire, en lumière réfléchie. Certaines pièces sont observables entières en lumière transmise.

2) Enrobage

Les otolithes sont inclus dans un mélange de résine polyester à froid et d'un catalyseur. Cette opération permet de faciliter leur manipulation et de standardiser les étapes de traitement qui la suivent.

Les otolithes sont déposés, face proximale vers le haut, sur un fond de moule préalablement durci (6 heures à une température de 30°C). La partie antérieure est dirigée vers le sommet de la plaque de moulage. Cette orientation permet de placer le sillon longitudinal vers la surface. Ainsi, la plupart des bulles d'air seront chassées lorsque la couche supérieure de résine sera coulée. Ceci évite une fragilisation des échantillons ainsi que les problèmes de diffraction de la lumière. L'ensemble est replacé à l'étuve pour une durée de 24 h à 30°C.

3) Coloration au bleu de toluidine

Cette méthode permet de faire apparaître des macrostructures semblables à celles obtenues après brûlage, mais également les discontinuité structurelles. Les avis sont divergeants quant au principe de cette manipulation. Certains auteurs soutiennent que la coloration est due à la fixation du colorant (Richter et McDermott, 1990) sur certaines protéines spécifiques (otoline); tandis que d'autres penchent pour un dépôt de la substance dans les microstructures (Gauldie, 1990).

Les otolithes préalablement inclus dans la résine sont sectionnés à la scie circulaire diamantée et poncés au quart de micron pour en lisser la surface. Les préparations subissent ensuite une attaque acide à l' Acide Ethylène Diamine Tétracétique (EDTA à pH=3,5). Cette manipulation a pour effet de faciliter la fixation du réactif en rongant le calcium en surface. Puis, ils sont rincés et reçoivent une goutte de colorant : bleu de toluidine concentré à 10 %. Ils sont une nouvelle fois rincés avant d'être observés en lumière réfléchie, sous la loupe binoculaire.

Durées de l'attaque acide	Durées de la coloration
2 min. 30	4 min.
3 min.	3 min.30
3 min. 30	3 min.
4 min.	2 min.
4 min. 30	2 min.

4) Montage des otolithes et préparation de lames minces

Le but de cette manipulation est d'obtenir une coupe de l'otolithe permettant une observation microscopique des microstructures en lumière transmise.

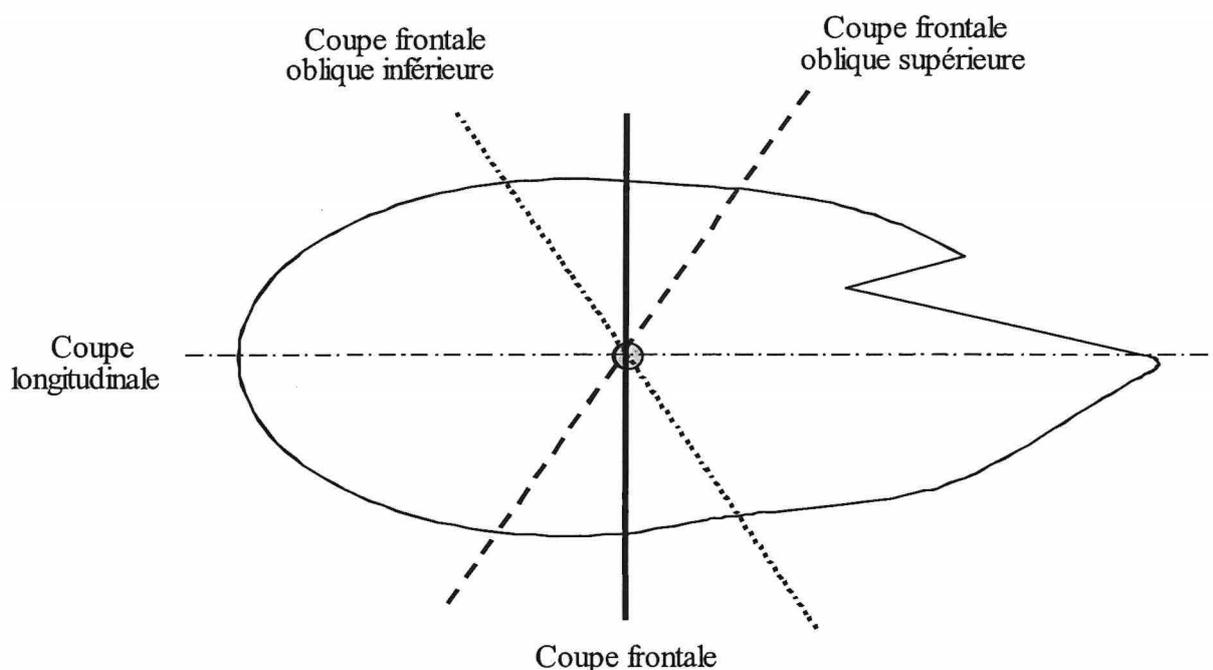


Fig. 4 : Représentation des divers axes de coupe sur un otolithe

Le bloc de résine contenant la pièce est découpé par une scie circulaire diamantée en une lamelle de 100 à 300 μm . Il importera de placer le nucléus au centre de la préparation. Divers angles de coupe seront envisagés, afin d'obtenir la meilleure lisibilité tout en passant par le nucléus (Panfili et Ximénès, 1992). Nous avons opté pour trois axes différents : frontal, frontal-oblique supérieur (avec début d'incision dorsal) et frontal-oblique inférieur (avec début d'incision ventral) et longitudinal (fig. 4). La forme générale de l'otolithe du *Siganus doliatus* n'a pas rendu possible l'essai de la coupe longitudinale.

La lamelle est alors collée, à la colle chaude, sur un plot en verre de petite taille, qui sera lui-même collé sur la lame. Ce plot a pour utilité d'éloigner l'échantillon de la lame : il permet un ponçage à plat. Il faudra éviter au maximum

que des bulles d'air ne viennent s'intercaler dans la préparation. Elles représentent un risque de confusion dans la reconnaissance ultérieure des structures.

La surface de la préparation sera abrasée manuellement en la frottant sur des disques enduits de poudre d'alumine. Cette abrasion est réalisée avec quatre grains différents : 1200 (correspondant à une quinzaine de micron), 3 microns, 1 micron, et un quart de micron. L'usage des deux derniers a pour effet de lisser la surface de la préparation et d'éviter les rayures parasites. Le ponçage se poursuit en surveillant régulièrement son avancée au microscope optique en lumière transmise (Wright *et al.*, 1991). Lorsque le nucléus est atteint sur la première face de la lamelle, la préparation est décollée à chaud et retournée. Le travail reprend sur l'autre face jusqu'à obtention d'une lamelle fine de quelque dizaines de microns d'épaisseur. L'idéal étant que les microstries soient observables depuis le nucléus jusqu'au bord de l'otolithe.

5) Le microscope électronique à balayage

Le microscope électronique à balayage (MEB) possède un très fort pouvoir de grossissement et une forte résolution. Son utilisation permet de déceler des microstructures invisibles, même au plus fort grossissement du microscope optique (Prince *et al.*, 1991).

La surface des otolithes est abrasée sur disque et se termine par un passage au grain $\frac{1}{4}$ de micron. Lorsque l'échantillon est prêt, il est serti sur un plot métallique. L'ensemble est plongé dans un bain acide d'EDTA (pH 3,5) pour une durée de trois minutes. L'échantillon est ensuite rincé, séché puis métallisé à l'or fin sous vide. La pièce ainsi préparée est observable, une fois placée dans la chambre du MEB.

Les coûts d'utilisation d'un tel appareillage ne permettent malheureusement pas une utilisation en routine. Mais son usage lors de cette étude nous a permis d'interpréter certains détails importants lors de la lecture.

6) Durée et coût des manipulations

Si une préparation d'otolithe par brûlage se révèle rapide et peu coûteuse à réaliser, il en est tout autrement des autres techniques. Les colorants n'ont été utilisés que pour révéler des détails, tout comme le MEB. Mais la préparation des pièces calcifiées en routine requiert un coût important en temps et en moyens financiers. En effet, les poudres d'alumine et les disques sont des composantes dont le prix peut s'avérer élevé surtout aux vues des quantités requises. L'activité de ponçage est également gourmande en durée : la succession des étapes d'enrobage et de ponçage permet au mieux la préparation de quinze à vingt lames lisibles par jour.

V) Mesures et lectures

1) Observations à la loupe binoculaire

Elle est réalisée sous loupe binoculaire. Les échantillons entiers sont immergés dans un bain de glycérine et d'eau. Ils sont éclairés en lumière réfléchie ou transmise. Cette préparation augmente les contrastes (Loubens, 1978), permet de repérer l'emplacement du nucléus et de distinguer l'alternance des zones opaques et hyalines saisonnières (Campana et Nielson, 1985). Elle sert également à différencier les pièces droites des gauches.

2) Mesures de taille et de poids

Les otolithes entiers ont été photographiés par caméra numérique. Les images ainsi obtenues ont été traitées par le logiciel TNPC. Ce programme d'aide à la lecture a été mis au point par le LASAA afin de faciliter l'étude des profils d'otolithes. Il présente diverses fonctions permettant l'automatisation dans l'acquisition des données. Dans le cadre de notre étude, il nous a permis de mesurer la longueur des pièces de manière précise. Cette mesure se fait selon un axe antéro-postérieur depuis l'extrémité du rostre jusqu'à l'extrémité caudale en passant par le nucléus (plan de l'axe de coupe longitudinal sur la fig. 4).

Après avoir vérifié que les otolithes sont intacts et qu'ils ne sont pas souillés par des dépôts organiques résiduels, la pesée est réalisée grâce à une balance de précision MT/UMT de Mettler-Toledo. Les pièces sont chargées dans une coupelle d'aluminium afin d'en faciliter la manipulation puis introduites dans la chambre de pesée. Il faut éviter au maximum la présence de résidus organiques qui entraîneront une imprécision de la mesure. Les courants d'air ou les changements de température sont également des sources d'erreurs. Celles-ci sont limitées en travaillant dans une pièce fermée, sur une échelle de temps restreinte (quelques heures, si possible).

3) Lecture des stries

Il s'agit pour le lecteur de comptabiliser l'ensemble des microstries présentes sur le même plan, depuis le nucleus jusqu'à la bordure de l'otolithe. Le comptage des marques de croissance s'effectue dans les deux sens : une fois depuis le centre vers la périphérie et la deuxième fois en sens inverse. On utilisera la moyenne de ces deux valeurs. Il faudra apporter une attention particulière afin de ne pas faire de répétition dans le dénombrement de certaines stries. En effet la relative

transparence de la pièce peut être source d'erreur; une même marque apparaissant deux fois alors qu'elles se trouvent à des profondeurs différentes et ce d'autant plus dans le cas de notre étude où le plan de coupe est oblique.

Cette étape est réalisée en plaçant la lame sous un microscope, en lumière transmise. L'usage d'une caméra nous a permis de projeter l'image sur un téléviseur. C'est à partir de celle-ci que s'est pratiqué le comptage.

Le but est de définir le nombre de microstries rencontrées sur chaque otolithe. Il faudra ensuite faire correspondre ces marques avec une échelle de temps. Cette dernière étape sera réalisée grâce à une validation des résultats.

4) Modélisations et traitements statistiques

Les données obtenues : longueur des poissons, poids et taille des otolithes sont traitées dans un souci de modélisation. Le but en est la recherche de l'équation la plus apte à retranscrire le phénomène observé. Le modèle retenu est de type puissance : $y = a x^b$. Ce dernier s'est révélé plus représentatif que ceux de type linéaire, logarithmique, exponentiel ou polynomiale.

Ces résultats sont traités statistiquement par une application Excel mise au point par Spyros Fifas (IFREMER Brest -DRV/RH) en juin 1997. Ce programme permet le calcul de la pente (β) et de l'ordonnée à l'origine en réalisant une conversion des données en format log-log :

$$Y = ax + b$$

$$\log y = \beta \log(ax)$$

$$\log y = \beta \log(a) + \beta \log(x)$$

$$y = \beta x + c.$$

A partir de ce nouveau modèle, le logiciel détermine les coefficients de détermination (R^2). Les études de covariance sont menées pour confirmer ou infirmer les hypothèses d'homogénéité des variances (test de Barlett), d'égalité des pentes et d'égalité des ordonnées à l'origine, avec une marge d'erreur inférieure à 5%. C'est sous réserve de la triple vérification successive de ces hypothèses que les modèles pourront être considérés comme similaires. Les modèles pourront être comparés trois par trois, mais en cas de rejet de la concordance les comparaisons seront faites deux à deux.

Les résultats des comptages des microstructures, seront traités à partir du logiciel Statistica, afin d'ajuster un modèle de Von Bertalanffy à nos observations :

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

Avec L_t : longueur à l'âge t ; L_∞ : longueur maximale atteinte ; t_0 : âge pour lequel la longueur est nulle (valeur théorique employée en considérant qu'une microstrie équivaut à une journée) et K : coefficient de croissance.

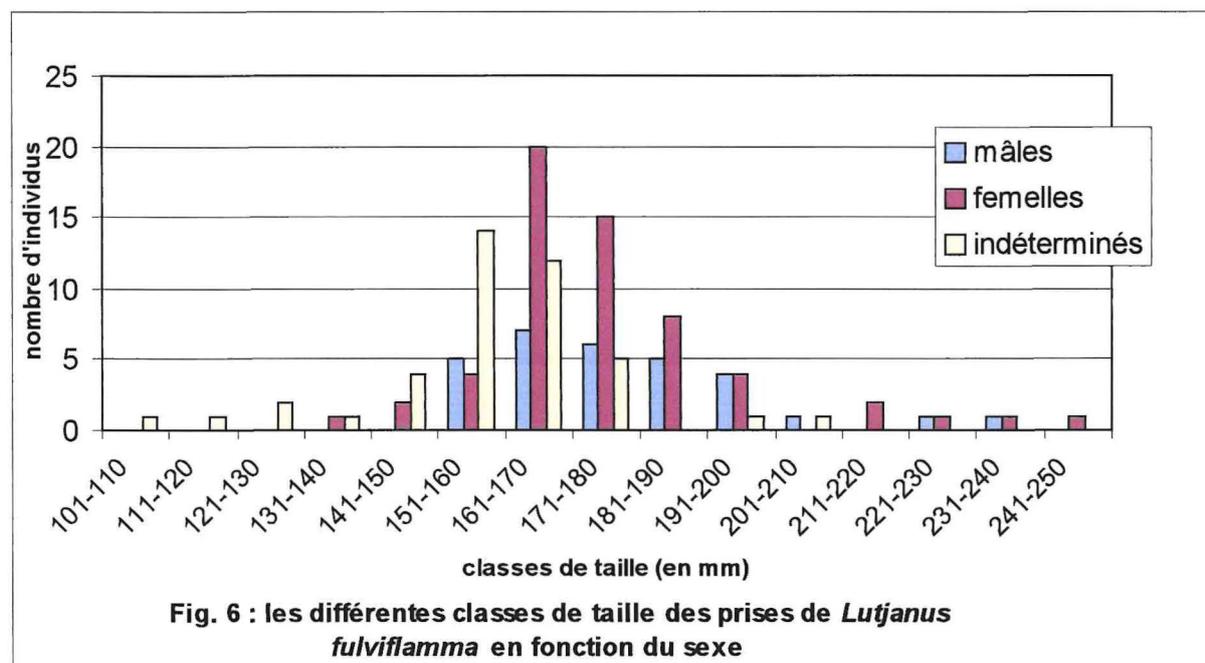
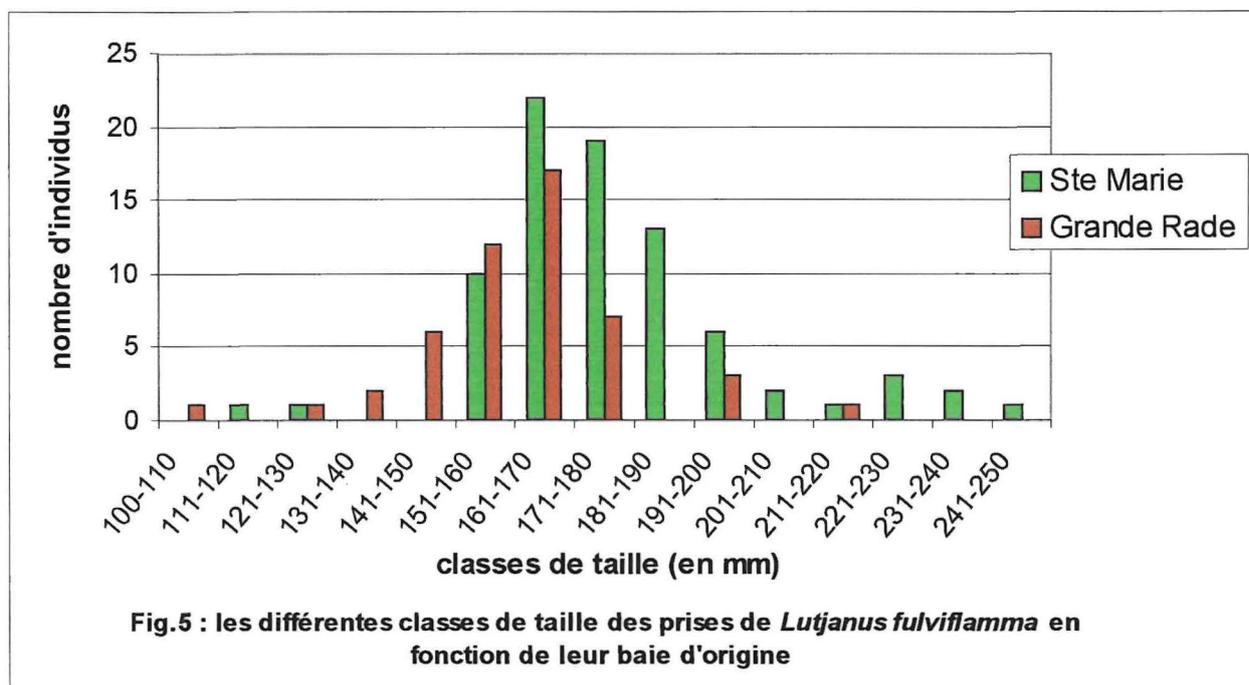
Ce calcul est réalisé par itération. Une fois que L_∞ , K , et T_0 seront déterminés, la représentation graphique des modèles sous excel et leur comparaison sera abordée.

Le modèle de Von Bertalanffy est aujourd'hui considéré comme la meilleure modélisation de la croissance pour les poissons (Chen *et al.*, 1992). C'est pour cette raison que son utilisation a été privilégiée.

Résultats

I) Nature des échantillons

Lutjanus fulviflamma

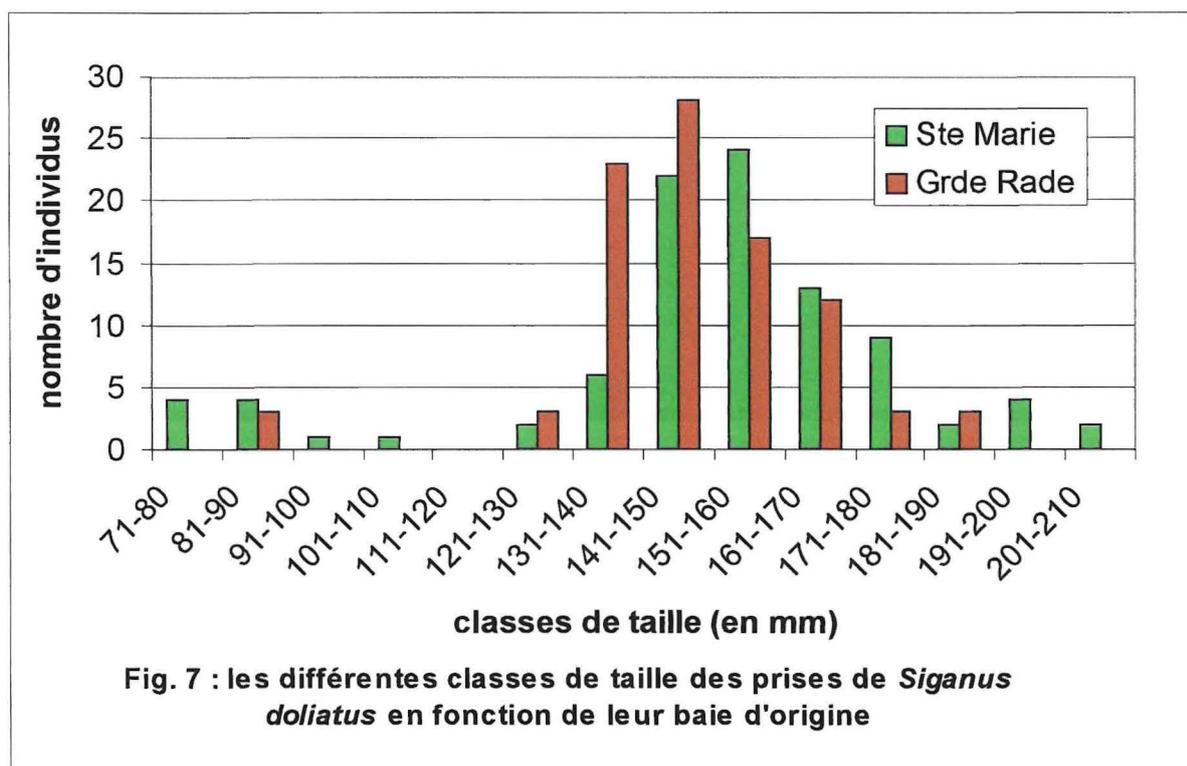


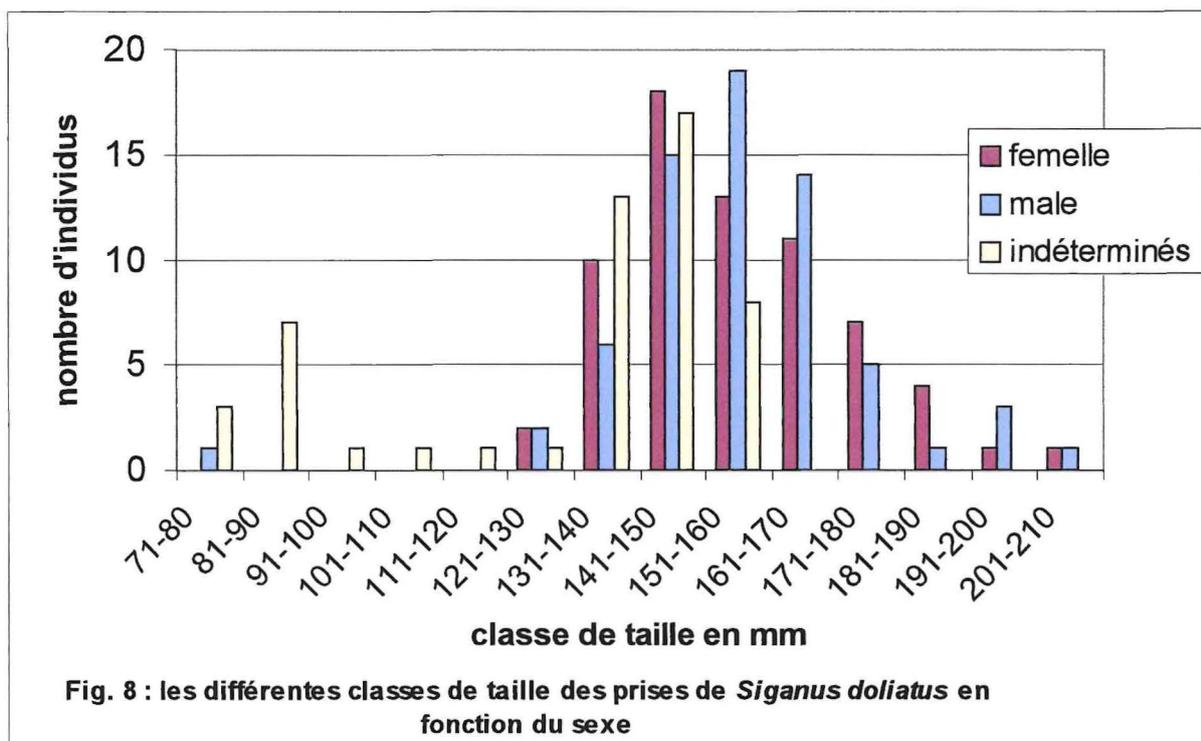
La majorité des animaux mesurent entre 140 et 200 mm (fig. 5). Ceux provenant de Sainte Marie ont une taille légèrement supérieure à ceux provenant de la Grande Rade. La quasi-totalité des individus de plus de 200 mm sont originaires de la première baie; tandis que ceux de moins de 150 mm proviennent en majeure partie de la seconde.

Le rapport nombre de mâles / nombre de femelles est de 0.51. Les femelles sont donc dominantes dans les échantillons récoltés (fig. 6). Leur taille moyenne est semblable à celle des mâles. Les trois premières classes de taille ne sont occupées que par des individus immatures. Ils restent majoritaires jusqu'à 160 mm ; mais à partir de 180 mm, leur présence devient rare. Sur l'ensemble des animaux capturés, ils représentent 32 %.

	mâles	femelles	indéterminés	Ste marie	Grande rade
Nombre d'individus	30	59	42	81	50
Taille moyenne en mm	179	176	158	177	162
Ecart type	20	19,5	18	21	18

Siganus doliatus





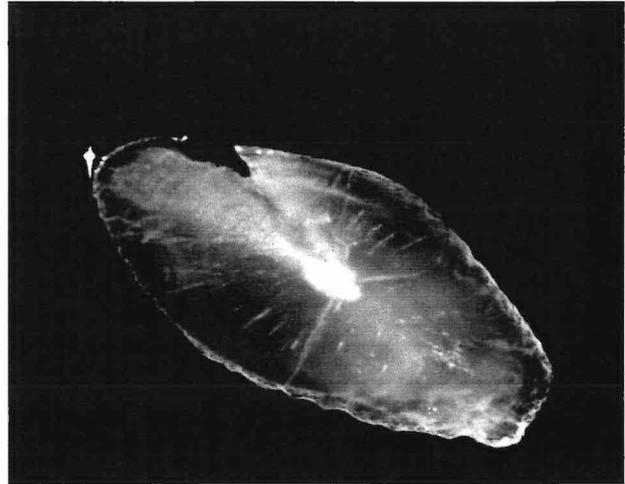
La majorité des animaux pris mesurent entre 130 et 180 mm (fig. 7). Les poissons provenant de la baie de Sainte-Marie sont présents dans toutes les classes de taille, de 71 à 210 mm. Ceux de la Grande Rade sont recentrés sur les classes de taille dominantes.

Les individus dont le sexe n'a pu être déterminé occupent les cinq premières classes de taille de manière dominante (fig. 8). Ils restent nombreux jusqu'à 160 mm. Au-delà de cette limite, seuls les individus dont le sexe est discernable sont présents, leur sexe ratio au sein de nos prises s'équilibre parfaitement (nombre de mâles / nombre de femelles = 1).

	mâles	femelles	indéterminés	Ste Marie	Grande rade
Nombre d'individus	67	67	52	94	92
Taille moyenne en mm	157	156	131	150	147
Ecart type	16,5	17	26,5	28	17.5

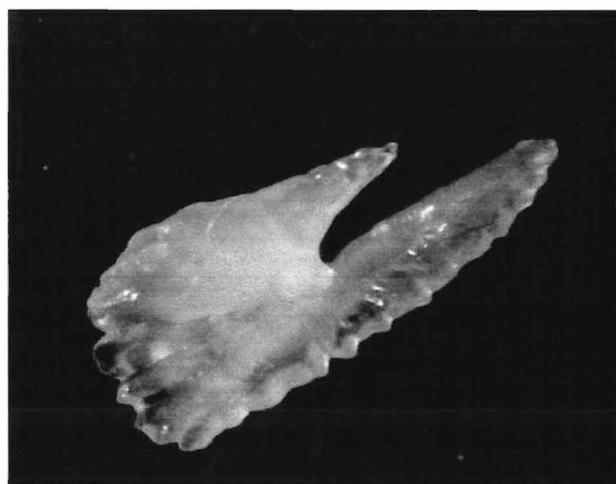
II) Morphologie des otolithes

Lutjanus fulviflamma



L'otolithe de *Lutjanus fulviflamma* présente une forme ovale lorsqu'elle est vue de la face externe. De profil, l'incurvation de l'ensemble de la pièce est bien visible. Elle se replie sur elle-même pour former une sorte de coupelle. L'épaisseur, reportée à la superficie, est relativement faible. Le champ caudal est relativement arrondi; tandis que la zone antérieure est plus pointue. L'antirostre est peu marqué : il forme comme une dent surplombant une encoche peu profonde. La zone comprenant le nucleus est visible extérieurement en position centrale. Aucune alternance de zones hyalines et opaques n'a pu être observée directement à la loupe binoculaire.

Siganus doliatus

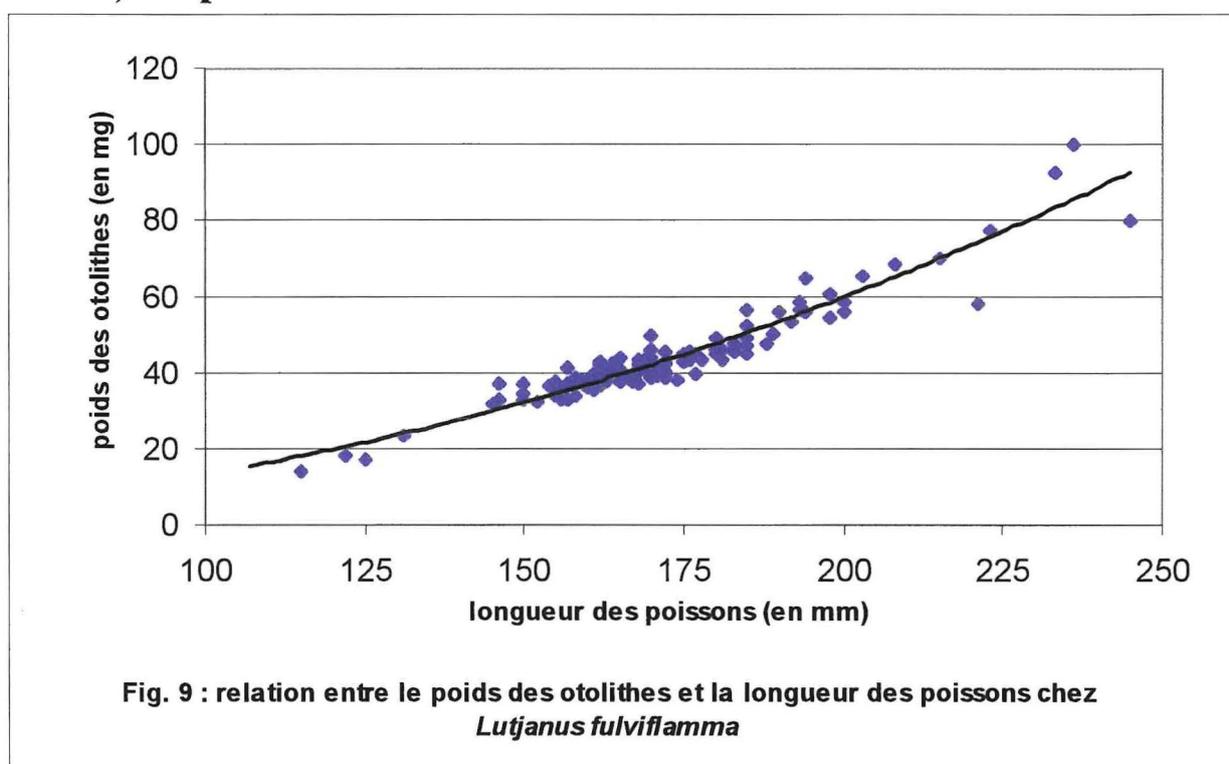


L'aspect de l'otolithe de *Siganus doliatus* apparaît relativement baroque, bien qu'il soit proche de celui des autres membres de la famille des Siganidés (Rivaton et Bourret, 1999). La forme générale est ovale, aplatie selon l'axe dorso-ventral et légèrement incurvée vers l'extérieur. Le rostre et l'antirostre sont proéminents et séparés par une encoche fortement marquée. Le champ postérieur est nettement arrondi mais présente de petites entailles à sa périphérie. Le champ ventral est beaucoup plus fin, il est plus allongé, moins massif et contient le noyau. Le champ dorsal, plus épais, surplombe le précédent, il est plus épais, plus court et l'ensemble de ses lignes convergent vers le noyau. Le sillon longitudinal marque la face interne. Il est nettement moins profond au centre de l'otolithe et se poursuit dans la partie antérieure par l'encoche séparant les deux rostres. Chez les plus gros individus, la croissance de l'otolithe dans le plan proximo-distal prend de l'importance. La surface est ponctuée de diverses excroissances de taille réduite et de forme allongée. Elles sont orientées du nucléus vers la périphérie.

III) Mesures macroscopiques (poids et taille)

Lutjanus fulviflamma

1) Le poids des otolithes



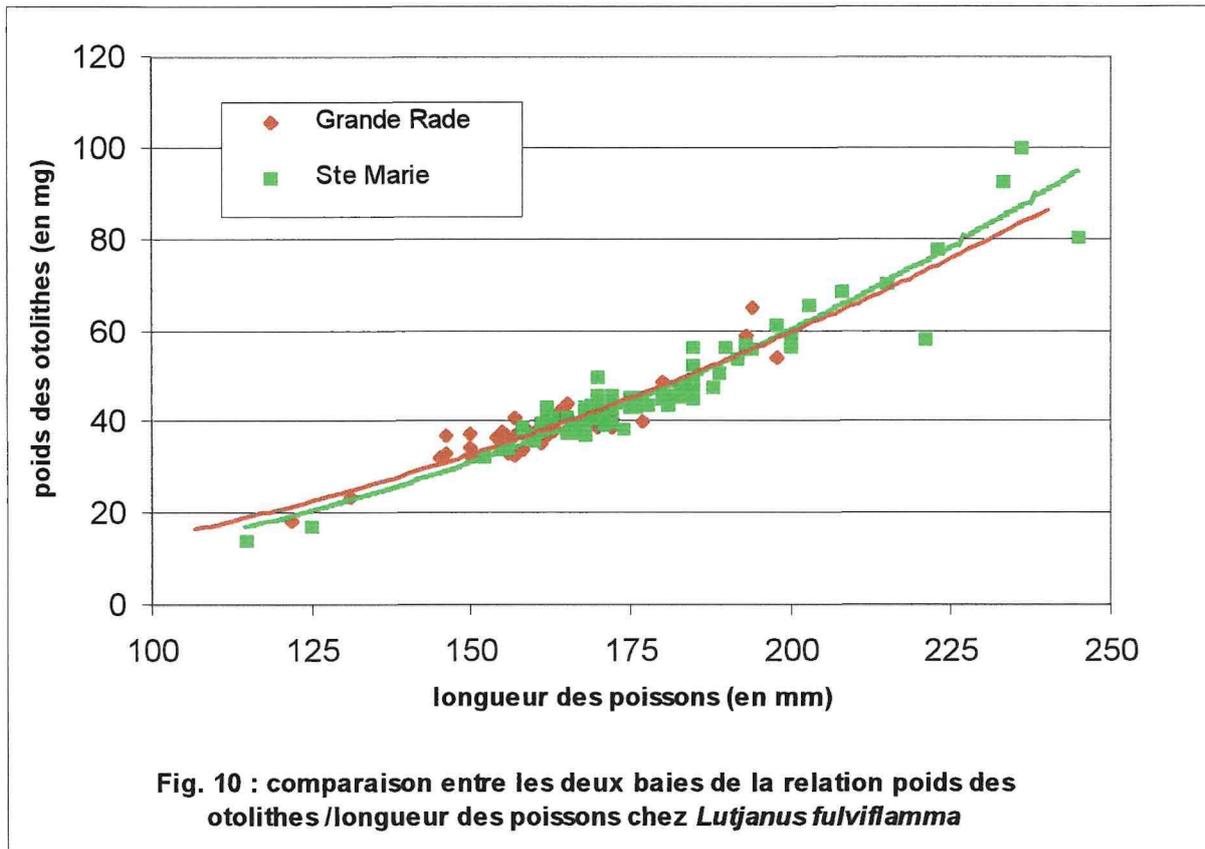
	équation	nbre d'individus	R ²	2
Modèle général	$Y=0,0006x^{2,1688}$	119	91 %	0,42

L'étude de la relation entre le poids des otolithes et la longueur des poissons (fig. 9) montre qu'il existe une fonction puissance liant ces deux valeurs sur l'ensemble de la population :

$$\text{poids de l'otolithe} = 0,0006 \text{ longueur du poisson}^{2,1688}$$

Le rapport poids / longueur va en augmentant au cours de la croissance de l'animal.

1.1) Comparaison entre les deux baies



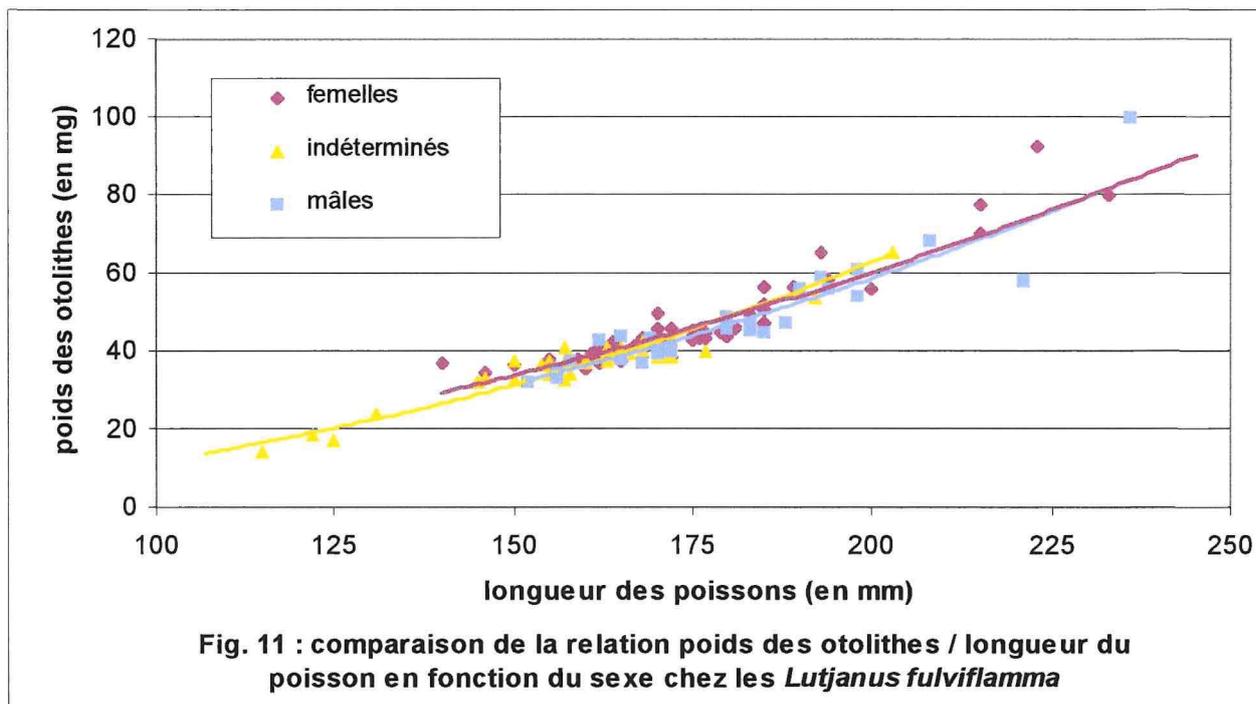
	équation	nbre d'individus	R ²	2
Ste Marie	$0,0003x^{2,2768}$	76	92 %	0,405
Grande Rade	$0,0011x^{2,0535}$	43	85 %	0,415

Analyse de covariance entre les deux baies :

- Hypothèse d'homogénéité des variances : conservée
- Hypothèse d'égalité des pentes : conservée
- Hypothèse d'égalité des ordonnées à l'origine : rejetée

La comparaison des courbes de tendances spécifiques à chaque baie montre que le modèle général est proche de celui applicable localement. Il existe une forte dispersion des valeurs pour les individus de grande taille originaires de Sainte-Marie. Malgré un décalage léger entre les deux représentations graphiques (fig. 10), les tests statistiques définissent les courbes de régression comme étant différentes. Il est donc possible d'avancer que, sur l'intervalle de taille étudié, les relations liant le poids des otolithes à la longueur totale du poisson sont dissociables pour Sainte Marie et pour la Grande Rade.

1.2) Influence du sexe



	équation	bre d'individus	R ²	2
Mâles	$0,0007x^{2.1522}$	30	89 %	0,412
Femelles	$0,0015x^{2.0025}$	59	89 %	0,455
indéterminés	$0,0002x^{2.4159}$	42	91 %	0,378

Analyse de covariance entre les mâles, les femelles et les individus indéterminés :

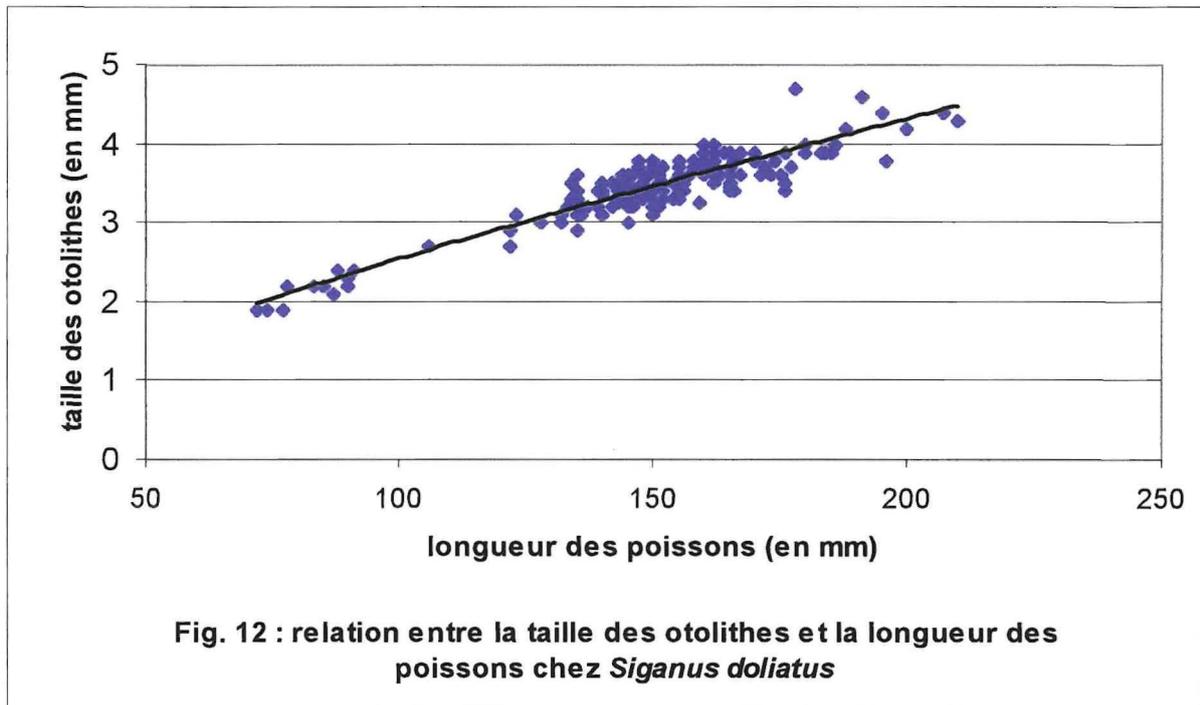
- Hypothèse d'homogénéité des variances : conservée
- Hypothèse d'égalité des pentes : conservée
- Hypothèse d'égalité des ordonnées à l'origine : conservée

L'apparente ressemblance des graphiques de la figure 11 laisse présager que les modèles sont proches les uns des autres. L'analyse de covariance le confirme : les trois modèles sont similaires. Que l'individu soit un mâle, une femelle ou un immature le rapport liant le poids de ses otolithes à sa longueur sera quasiment le même pour une taille donnée. La dispersion des valeurs observée sur le graphique précédent (Fig. 10) comprend des animaux des deux sexes.

En raison d'un fort rayon de courbure, la taille des otolithes du *Lutjanus fulviflamma* n'a pas été mesurée. Leur mesure présente une trop grande source d'erreur.

Siganus doliatus

1) La taille des otolithes



	équation	nbre d'individus	R ²	2
Modèle général	$0,0735x^{0,7685}$	176	88 %	1,14

La relation liant ces deux séries de valeurs répond à une fonction puissance :

$$\text{Taille de l'otolithe} = 0,0735 \text{ longueur du poisson}^{0,7685}$$

La taille de l'otolithe augmente en même temps que celle du poisson (fig. 12). Mais le rapport taille de l'otolithe/longueur totale du corps diminue au cours de la vie de l'individu. L'otolithe ne grandit pas linéairement en longueur.

1.1) Comparaison entre les deux baies

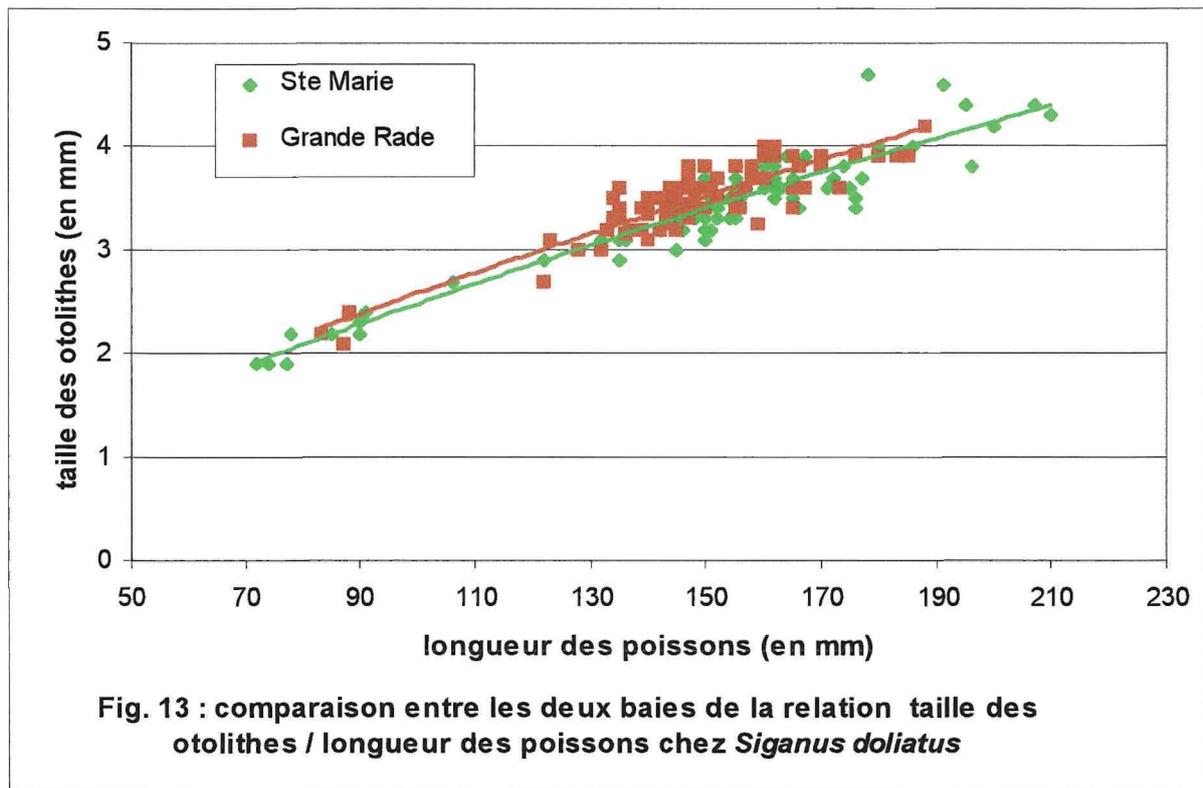


Fig. 13 : comparaison entre les deux baies de la relation taille des otolithes / longueur des poissons chez *Siganus doliatus*

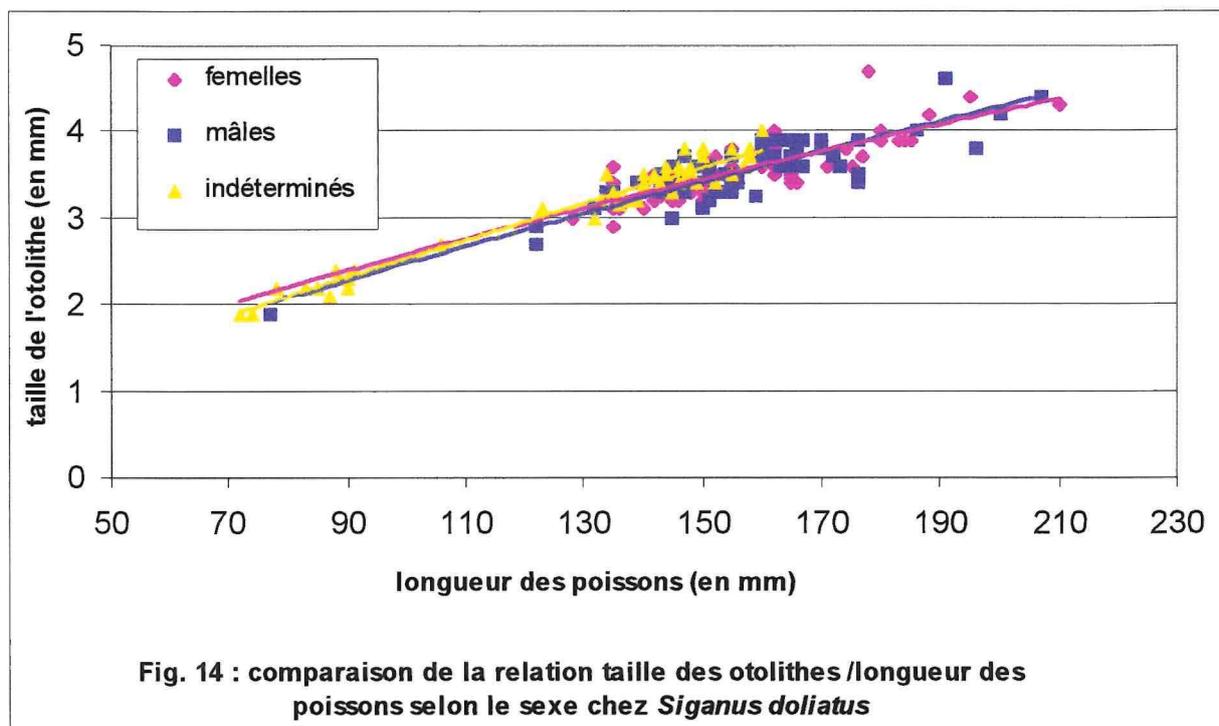
	équation	nbre d'individus	R ²	2
Ste Marie	$y = 0,0705x^{0,7736}$	90	92 %	1,19
Grande Rade	$y = 0,0784x^{0,759}$	86	82 %	1,08

Analyse de covariance entre les deux baies :

- Hypothèse d'homogénéité des variances : conservée
- Hypothèse d'égalité des pentes : conservée
- Hypothèse d'égalité des ordonnées à l'origine : rejetée

La comparaison de l'évolution des modèles en fonction de la provenance des poissons offre des représentations graphiques parallèles (fig. 13). Mais l'approche statistique montre que les deux baies ne suivent pas la même évolution. Il y a des différences significatives, en fonction de la localisation, dans le rapport liant la taille des otolithes à celle des poissons. Les poissons les plus grands et les plus petits proviennent de Sainte Marie.

1.2) Influence du sexe



	Equation	nbre d'individus	R ²	2
Mâles	$y = 0,0657x^{0,7886}$	62	79 %	1,00
Femelles	$y = 0,0977x^{0,7112}$	63	68 %	0,95
indéterminés	$y = 0,0503x^{0,851}$	51	96 %	1,13

L'analyse statistique montre qu'il y a une différence entre les trois courbes. Les analyses de covariance sont donc traitées deux à deux.

Analyse de covariance entre les mâles et les femelles :

- Hypothèse d'homogénéité des variances : conservée
- Hypothèse d'égalité des pentes : conservée
- Hypothèse d'égalité des ordonnées à l'origine : conservée

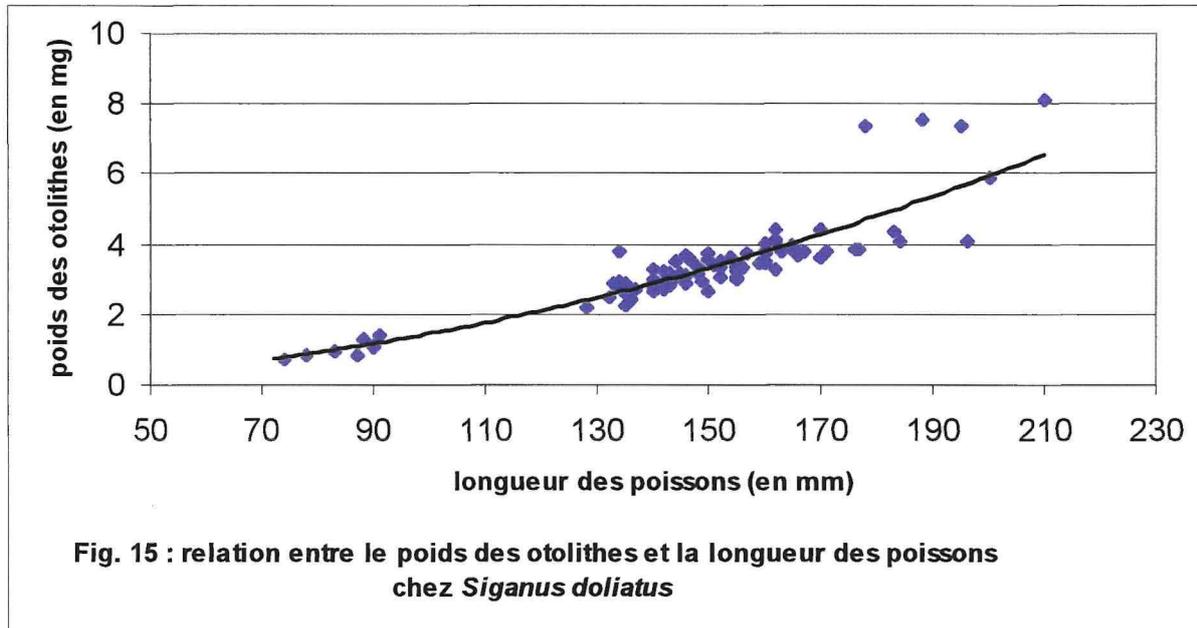
Analyse de covariance entre les mâles ou les femelles et les individus indéterminés :

- Hypothèse d'homogénéité des variances : conservée
- Hypothèse d'égalité des pentes : conservée
- Hypothèse d'égalité des ordonnées à l'origine : rejetée

Pour les échantillons des deux baies confondues, les modèles régissant les mâles et les femelles peuvent être considérés comme les mêmes. Si une observation des courbes graphique pouvait le laisser présager (fig. 14), la confirmation en est apportée par le traitement statistique des données. Les individus immatures offrent un modèle particulier qui se démarque des deux autres. La croissance des otolithes

des petits poissons indéterminés, est la plus rapide. Cette différence est due au fait que les échantillons ne couvrent pas les mêmes longueurs.

2) Le poids des otolithes



	équation	nbre d'individus	R ²	2
Modèle général	0,0001x ^{2,0377}	89	91 %	0,44

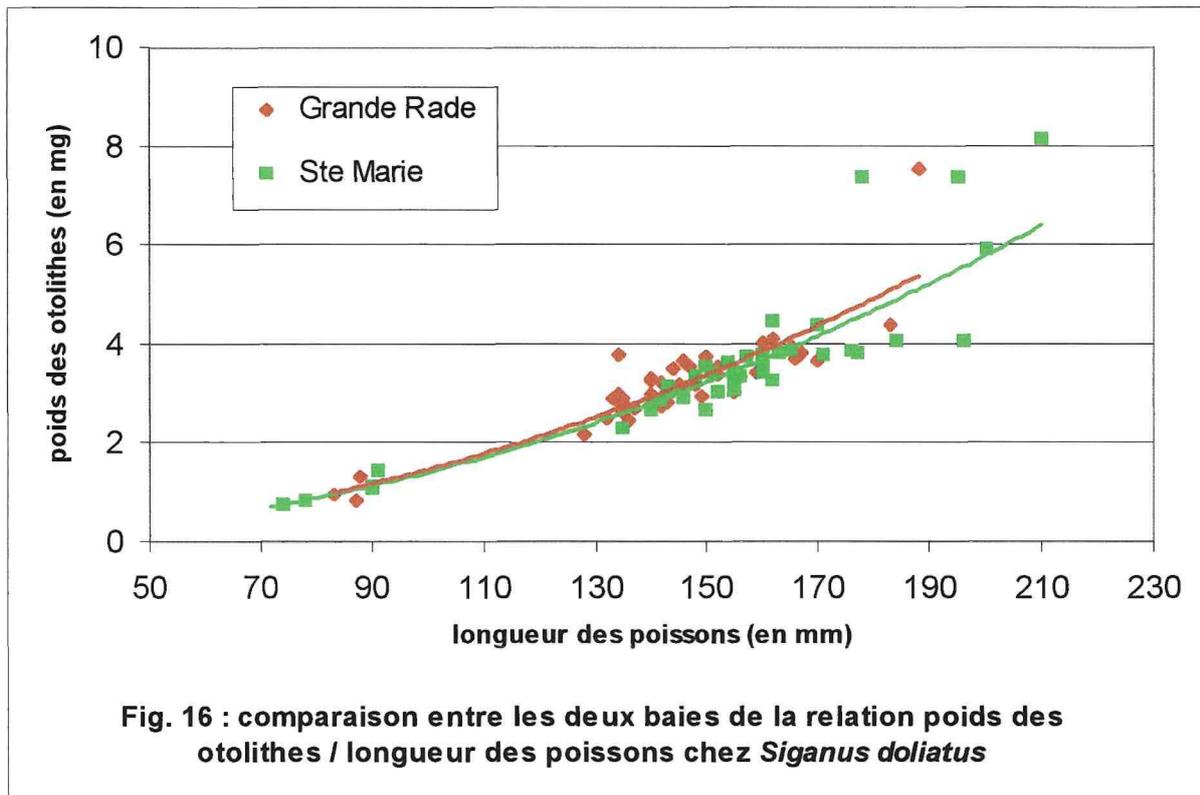
Cette fois encore, la relation entre nos deux séries de valeurs répond à un modèle de type puissance :

$$\text{Poids de l'otolithe} = 0,0001 \text{ longueur du poisson}^{2,0377}$$

Le poids de l'otolithe augmente en même temps que la longueur du poisson (fig. 15). Mais contrairement aux mesures de la taille des pièces osseuses, le rapport poids de l'otolithe/longueur du corps va croître au cours de la croissance de l'individu. Les valeurs se dispersent pour les individus de grande taille.

Il faut noter que le nombre d'échantillons disponibles pour les pesées (89) est bien plus faible que celui des mesures de taille des otolithes (176), ceci en raison des nombreux échantillons altérés lors du transport : la perte d'un fragment n'empêchant pas de mesurer la pièce, mais sa pesée devient hasardeuse.

1.1) Comparaison entre les deux baies



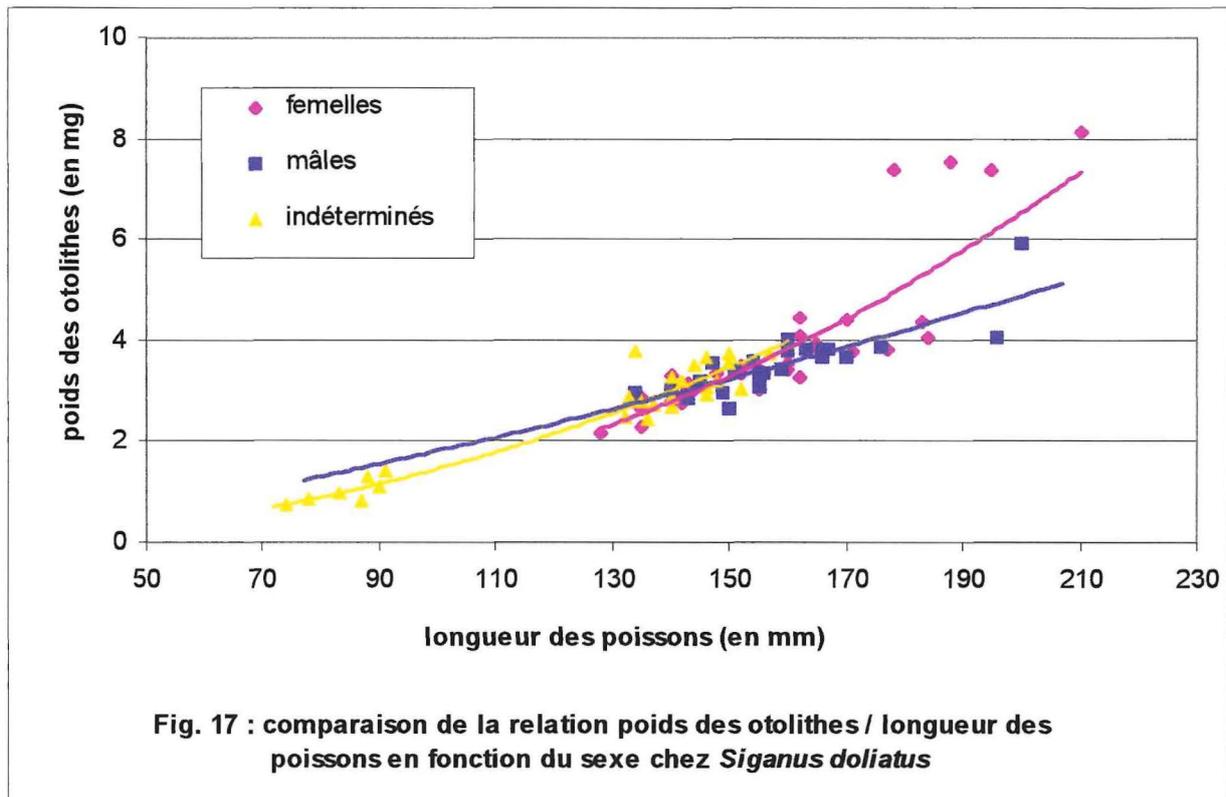
	équation	nbre d'individus	R ²	2
Ste Marie	$y = 0,0001x^{2,0409}$	41	92 %	0,45
Grande Rade	$y = 0,0001x^{2,0637}$	47	88,5 %	0,43

Analyse de covariance entre les deux baies :

- Hypothèse d'homogénéité des variances : conservée
- Hypothèse d'égalité des pentes : conservée
- Hypothèse d'égalité des ordonnées à l'origine : conservée

Les deux courbes sont très proches l'une de l'autre (fig. 16). Le traitement statistique met en évidence une absence de différence entre les deux modèles. Il est possible de rattacher l'équation régissant les valeurs pour Sainte-Marie et pour la Grande Rade au modèle général. Pour les longueurs importantes (180 mm et plus) la variation du poids devient très grande, avec une présence dominante des poissons originaires de Sainte-Marie.

1.2) Influence du sexe



	équation	nbre d'individus	R ²	2
mâles	$y = 0,0024x^{1,4347}$	24	70 %	0,485
femelles	$y = 2E-05x^{2,3888}$	37	80 %	0,34
indéterminés	$y = 7E-05x^{2,1455}$	27	95 %	0,44

Analyse de covariance entre les mâles et les individus indéterminés :

- Hypothèse d'homogénéité des variances : conservée
- Hypothèse d'égalité des pentes : conservée
- Hypothèse d'égalité des ordonnées à l'origine : rejetée

Analyse de covariance entre les mâles et les femelles :

- Hypothèse d'homogénéité des variances : conservée
- Hypothèse d'égalité des pentes : rejetée

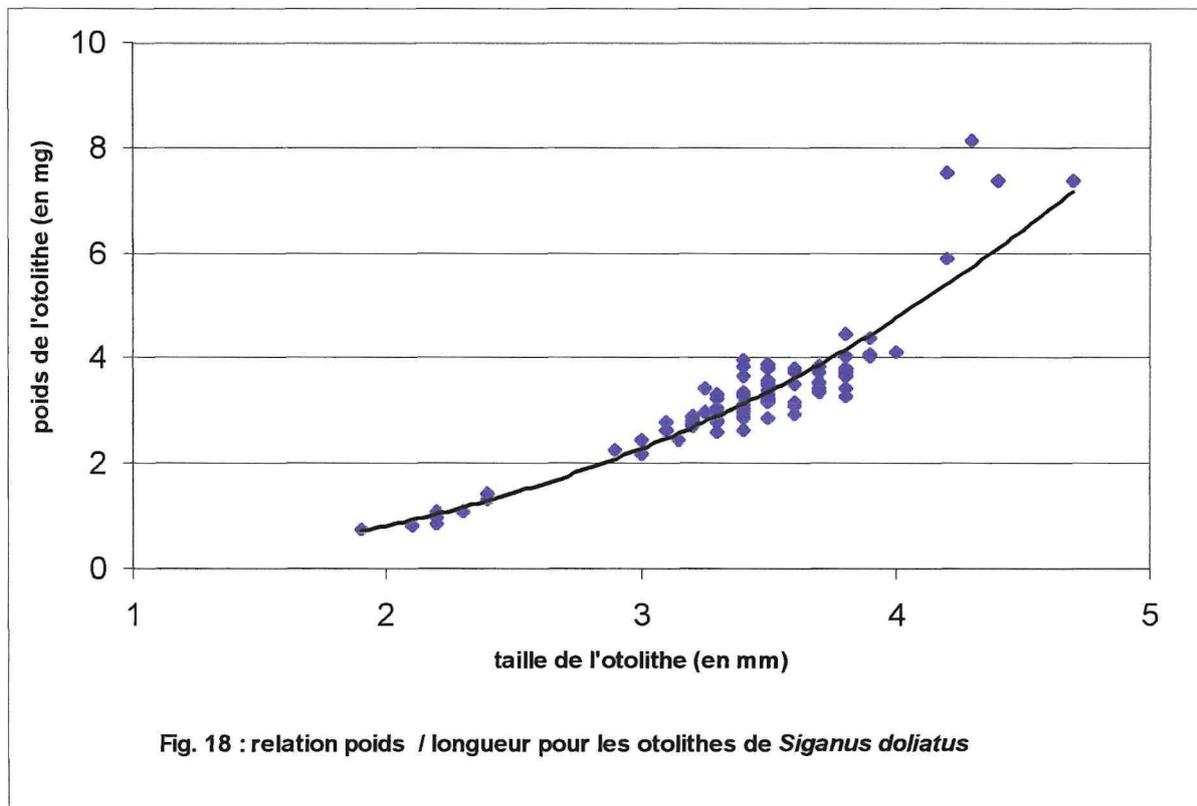
Analyse de covariance entre les femelles et les individus indéterminés :

- Hypothèse d'homogénéité des variances : conservée
- Hypothèse d'égalité des pentes : rejetée

Les trois modèles régissant la relation poids des otolithes / longueur des poissons sont à considérer distinctement. Les femelles présentent les plus fortes valeurs de poids. L'accroissement en poids de leurs otolithes est le plus rapide,

surtout dans les grandes classes de taille. Elles sont suivies par les individus immatures, puis par les mâles (fig. 17). Ces derniers comptent le plus faible nombre d'otolithes pesés. Les échantillons ne couvrent pas toujours les mêmes gammes de taille.

3) Evolution du poids et de la taille des otolithes

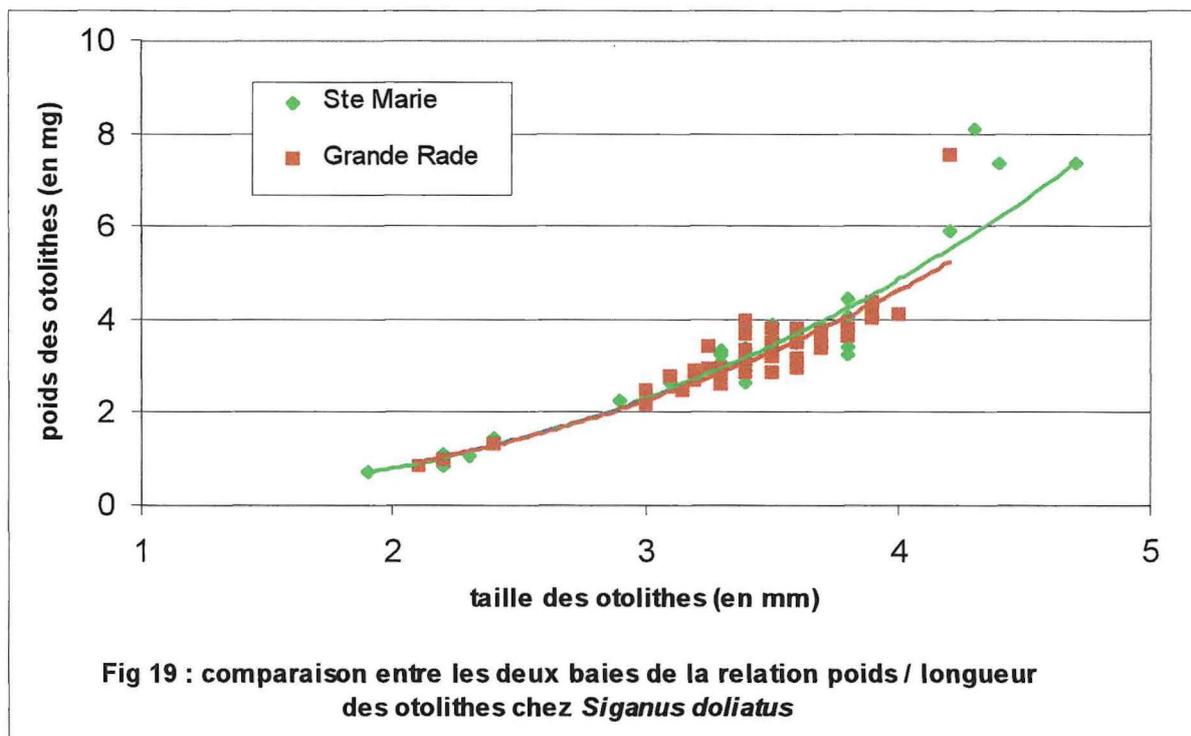


	équation	nbre d'individus	R ²	2
Modèle général	$Y=0,1372x^{2,5568}$	88	93 %	0,36

Le modèle ciblé répond à une fonction puissance de type :
Poids de l'otolithe = 0,137 taille de l'otolithe^{2,5568}

La relation n'est pas linéaire, l'otolithe s'alourdit plus vite qu'il ne grandit (fig. 18). Un lot de trois individus se détache du modèle. Il présente des valeurs supérieures à celles attendues. Ce sont les femelles remarquées dans le chapitre précédent.

1.1) Comparaison entre les deux baies



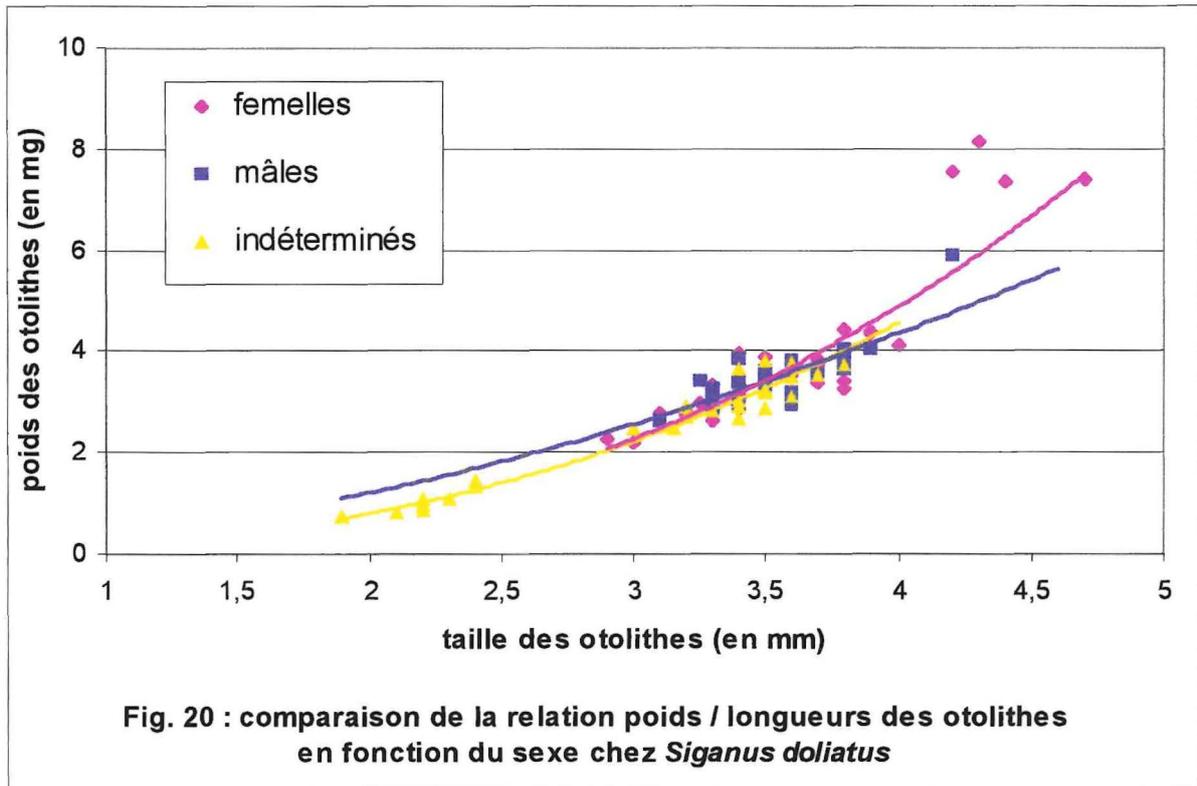
	équation	nbre d'individus	R ²	2
Ste Marie	$y = 0,1334x^{2,5935}$	41	95 %	0,37
Grande Rade	$y = 0,1461x^{2,4928}$	47	90 %	0,36

Analyse de covariance entre les deux baies :

- Hypothèse d'homogénéité des variances : conservée
- Hypothèse d'égalité des pentes : conservée
- Hypothèse d'égalité des ordonnées à l'origine : conservée

Les deux modèles concordent (fig. 19), aussi bien graphiquement que statistiquement. Le rapport taille/poids des otolithes évolue de la même manière à Sainte-Marie et à la Grande Rade. Les deux modélisations sont très proches de celle appliquée de manière générale.

1.2) Influence du sexe



	équation	nbre d'individus	R ²	2
Mâles	$y = 0,3371x^{1,8469}$	24	66 %	0,36
Femelles	$y = 0,1226x^{2,6582}$	37	83 %	0,31
indéterminés	$y = 0,1427x^{2,5}$	27	97 %	0,39

Analyse de covariance entre les mâles, les femelles et les individus indéterminés :

- Hypothèse d'homogénéité des variances : conservée
- Hypothèse d'égalité des pentes : conservée
- Hypothèse d'égalité des ordonnées à l'origine : conservée

Les représentations graphiques des modèles régissant l'évolution du poids des otolithes en fonction de leur taille semblent diverger (fig. 20). Cependant, l'analyse statistique révèle que ces courbes peuvent être assimilées à un même modèle de développement. Le sexe des poissons ne serait donc pas déterminant dans le rapport entre les deux valeurs étudiées. Les trois individus évoqués dans le modèle général sont des femelles.

IV) Structures internes de l'otolithe

1) Suivi du ponçage

Dans les deux cas étudiés, l'abrasion se fait en commençant par la partie postérieure. Le nombre de stries visibles va en augmentant au fur et à mesure que l'on approche du noyau par ponçage. En faisant varier la mise au point, de la surface vers l'intérieur de l'otolithe, les espaces inter-stries deviennent plus étroits sur l'ensemble de la section et les microstries prennent un mouvement centrifuge. Lorsque le phénomène inverse s'amorce, la coupe est allée trop loin, l'échantillon est raté.

Le *Lutjanus fulviflamma* présente un noyau polynucléé. Les nucleus secondaires sont sombres et peuvent être observés par transparence bien avant d'atteindre le plan dans lequel ils se situent. Ils précèdent la partie centrale lorsque l'axe de coupe est frontal. Un autre indice permet de déduire grossièrement l'emplacement du nucleus principal; il s'agit de l'inflexion des stries englobant les deux nucleus auxiliaires. Elles vont se rapprocher du centre au fur et à mesure que l'on approche du noyau.

Pour le *Siganus doliatus*, la recherche du nucleus est relativement aisée. Le sillon longitudinal est profondément marqué tout le long de la pièce. Mais à l'approche de la partie centrale, la profondeur du sulcus diminue. C'est dans cette zone que l'observation microscopique devra être la plus attentive. Le nucleus se présente comme un point large et plus sombre que le reste de la structure. La présence d'une zone large et opaque à l'approche du noyau peut rendre la lecture des microstries difficile. Cette plaque s'étalant sur les champs ventraux et dorsaux perpendiculairement à l'axe antéro-postérieur, nous avons opté pour une coupe frontale oblique inférieure. Cet angle permet d'obtenir une image nette du côté ventral. C'est celui que nous avons choisi en raison d'une plus grande netteté.

2) Description des coupes

2.1) *Lutjanus fulviflamma* (annexes 21 A et B)

De forme relativement effilée (en amande), la section de l'otolithe des *Lutjanus fulviflamma* présente des difficultés de discernement entre les parties dorsales et ventrales, qui n'offrent pas de caractéristiques de distinction nettes. Deux nucleus secondaires sont visibles de part et d'autre de l'axe de symétrie de la coupe. Malheureusement, le nucleus central n'a pas pu être identifié, malgré les divers axes d'attaque testés. En effet, la forte charge en protéine rend la zone centrale de l'otolithe opaque et difficile à lire. Aucun des ponçages réalisés n'a pu aboutir à l'obtention d'une section contenant le nucleus. Mais des microstructures sont observables sur toute la surface de la section réalisée.

C'est en raison de la faible lisibilité de la zone centrale, déjà rapportée par McPherson et Squire (1992), que l'étude des otolithes du *Lutjanus fulviflamma* s'est limitée aux résultats précédents. Nous avons préféré opter pour le développement des recherches sur *Siganus doliatus*.

2.2) *Siganus doliatus* (annexes 22 A et B)

Après section, les parties ventrales et dorsales de l'otolithe se distinguent nettement l'une de l'autre. La forme générale rappelle celle d'un 8 aplati sur l'un de ses côtés et dont une boucle serait plus étroite que l'autre. Le champ dorsal est le plus important par sa surface. Il est de forme arrondie et relativement large. Le champ ventral est plus fin, il est relativement pointu. Le nucleus est en continuité du sillon, il est décalé vers la partie ventrale de la pièce. Il est unique, bien que sur un spécimen particulièrement grand, une structure rappelant celle d'un nucleus secondaire soit discernable. La présence des microstries est discernable sur toutes les coupes réalisées. La présence d'un check (structure discontinue et remarquable dans l'agencement des sillons de l'otolithe) est remarquable entre 15 et 24 marques à partir du centre. L'usage du microscope électronique à balayage a montré que cette marque correspondait à la juxtaposition de trois microstries de croissance (annexe 23).

3) Macrostructures

La taille réduite des pièces du *Siganus doliatus* oblige à être rapide lors du passage au feu. Il faut considérer qu'une quinzaine de secondes à plusieurs centimètres du cône bleu de la flamme sont amplement suffisantes. Si le traitement se prolonge au-delà de cette durée, l'ensemble de la structure se carbonise et devient friable. L'otolithe risque d'éclater lors de sa section.

L'application de la flamme n'a pu mettre en évidence la présence d'une bande sombre correspondant à une macrostructure. L'otolithe garde un aspect uniforme, que ce soit par transparence, à la loupe binoculaire, ou lors de l'observation de la tranche après section de la pièce.

L'utilisation du bleu de toluidine confirme la présence d'un check aux alentours du nucleus. Cette confirmation prend l'aspect d'une ligne bleue nettement marquée (annexe 24). Cette manipulation n'a, en revanche, pas été plus fructueuse que le brûlage dans la recherche de larges différences de structures le long de la coupe. L'otolithe ne présente pas de surface réagissant avec le colorant. Mais divers sillons répartis le long de la structure semblent retenir la couleur. Ils sont alors observables sous forme d'une fine ligne bleue.

V) Croissance des animaux

La croissance correspond à l'augmentation de la taille de l'animal en fonction de son âge. Elle peut être assimilée à l'augmentation de la longueur en relation avec le nombre de microstries relevées sur l'otolithe, en posant comme hypothèse que le nombre de stries est proportionnel au temps. Le logiciel Statistica nous a permis d'ajuster aux données (nombre de stries et longueur des poissons) le modèle de Von Bertalanffy.

Tableau 1 : récapitulatif des facteurs régissant le modèle de Von Bertalanffy en fonction des divers paramètres analysés. (L_{∞} : longueur maximale théorique atteinte par le poisson; K : coefficient de croissance; T_0 : valeur théorique du temps pour laquelle la longueur du poisson est nulle; R : coefficient de corrélation; Var. exp. : taux de variance expliqué).

	L_{∞} (en mm)	K	t_0	R	Var. exp.
Modèle général	336,36	0,0046	32,85	91,4 %	83,5 %
Ste-Marie	322	0,00497	33,85	91 %	83 %
Grande rade	260	0,0067	32,91	86,8 %	75,3 %
Otolithes droits	205,8	0,0134	60,397	89 %	79,4 %
Otolithes gauches	585	0,0021	20,43	94 %	88 %
Mâles	272	0,007	41,65	87,6 %	76,7 %
Femelles	417	0,0031	19,835	84,4 %	71,2 %
Indéterminés	266	0,0065	36,41	93 %	86,7 %

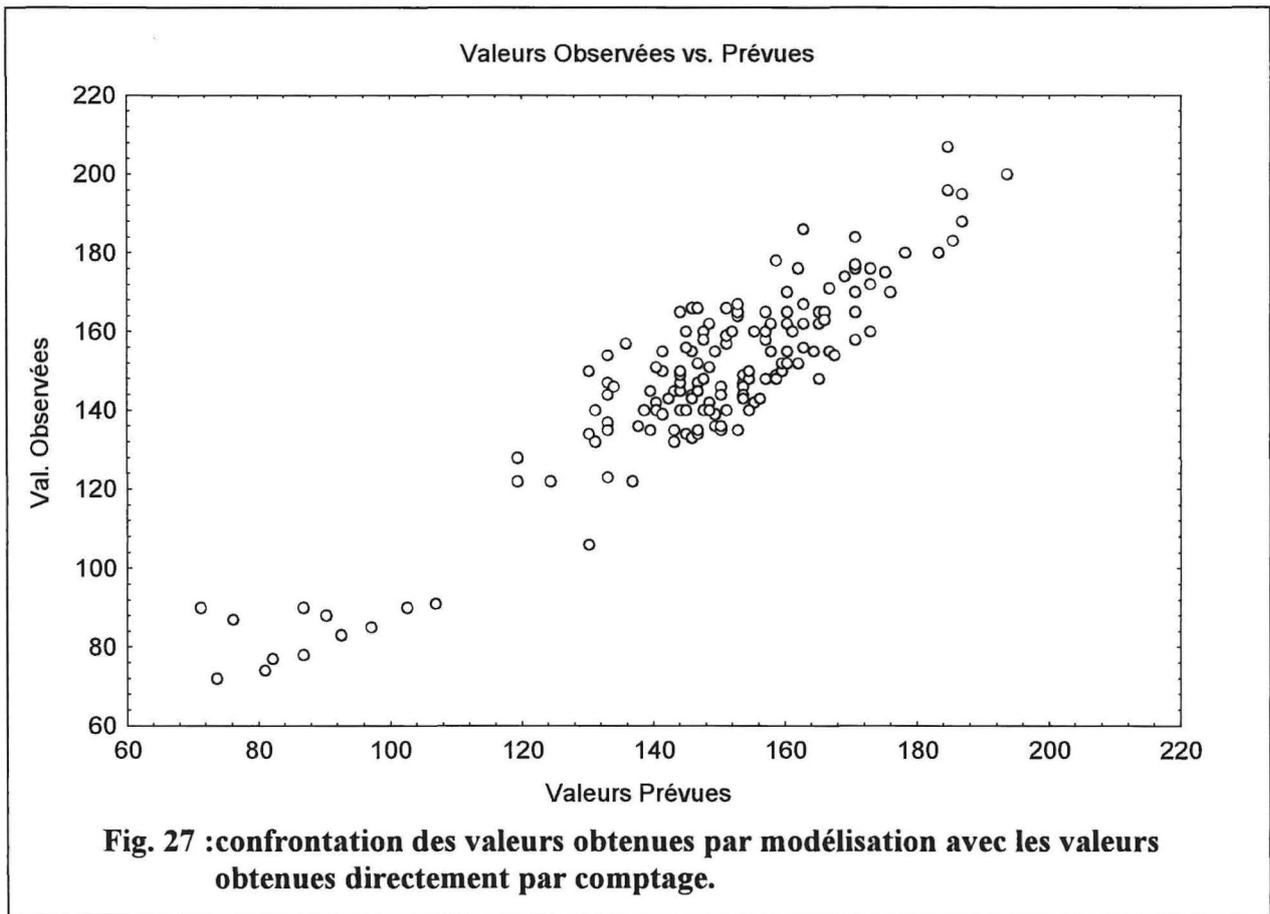
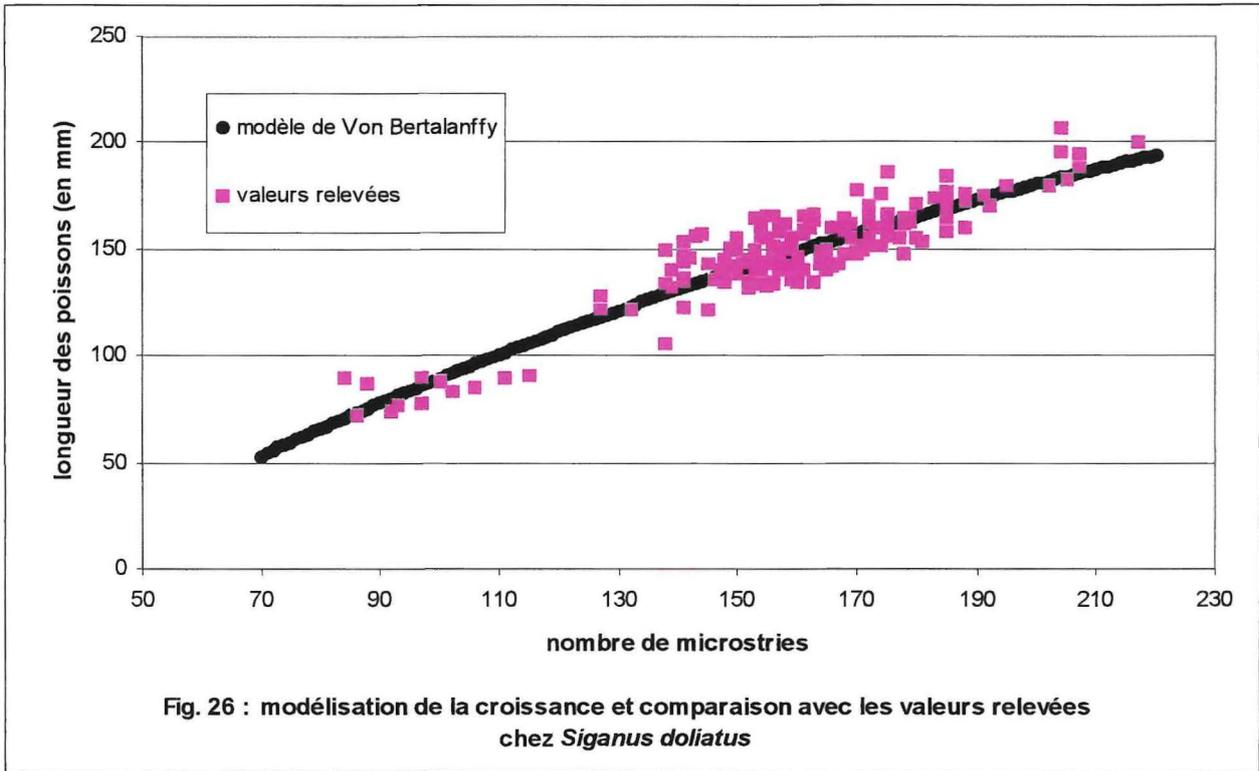
Le tableau précédent présente la variété des paramètres obtenus pour la modélisation à appliquer. Ces modèles expliquent 71 à 88 % des valeurs. Ces chiffres élevés, tout comme ceux du coefficient de corrélation, tendent à montrer que l'équation de Von Bertalanffy offre une bonne représentativité de l'accroissement de taille de l'animal au cours de sa vie. Les valeurs obtenues pour L_{∞} , K et T_0 sont disparates. Il ne faut pas y accorder d'importance. Ces paramètres n'ont pas de réalité biologique ; ils ne sont utilisés que dans un souci d'ajustement des modèles dans la zone des données.

La confrontation des valeurs théoriques obtenues avec les valeurs réelles observées est présentée en annexe 25 A à G. Elle met en évidence l'homogénéité des faibles écarts entre les données attendues par le calcul et celles relevées lors de la lecture des otolithes.

1) Modèle général

Le calcul du gain total de longueur sur l'échelle de temps étudiée définit une augmentation de la longueur du poisson d'environ 0,8 mm par strie marquée sur l'otolithe. Mais ce résultat est une moyenne, il est trop artificiel pour rendre compte de la croissance réelle que connaît l'animal. L'utilisation du modèle de Von Bertalanffy offre une meilleure correspondance avec le développement réel des individus : les valeurs observées mettent en évidence un ralentissement de la

croissance chez les *S. doliatus* les plus âgés (fig. 26). La comparaison valeurs observées / valeurs théoriques (fig. 27) montre que le modèle est bien ajusté. Il peut être employé sans risque majeur de biais sur toute l'étendue du nombre de stries obtenu.



2) Comparaison entre otolithes droits et gauches

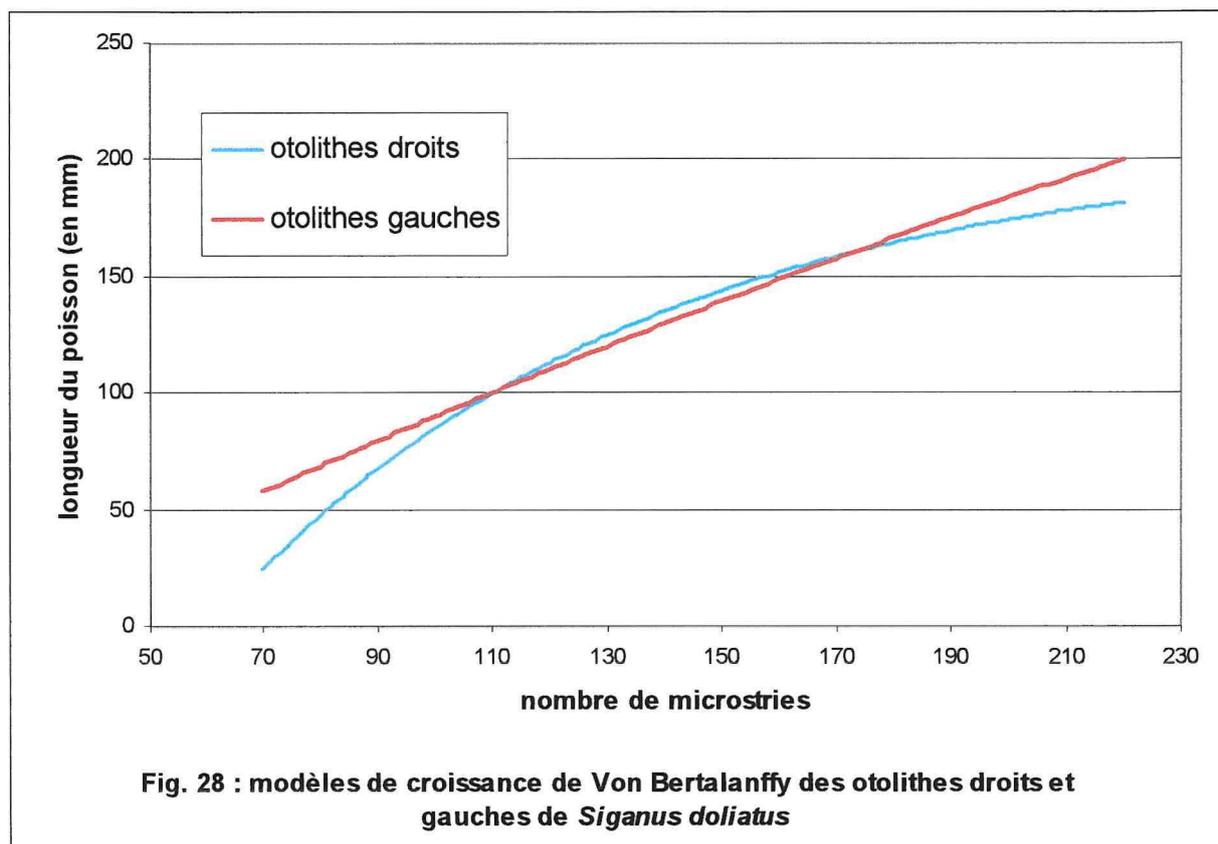


Tableau 2 : Longueurs des poissons, pour un nombre de stries donné, extraites du modèle précédent pour les otolithes droits et gauches

otolithes	nbre de stries	70	100	130	160	190	220
droits	Longueur du poisson en mm	25	85	125	152	170	181,5
gauches		58	90	120	149	175	200

Les longueurs des poissons sont très proches entre 100 et 190 microstries (intervalle comprenant la plus forte abondance des échantillons). L'écart entre les deux côtés ne dépasse pas 5 mm. Mais les deux modèles présentés divergent à leurs extrémités. Si la différence de longueur n'est que de 18,5 mm pour 200 microstries, elle atteint 33 mm au niveau des 70 microstries. Cet écart pourrait trouver son explication dans le faible nombre d'otolithes prélevés dans les classes de taille extrêmes.

3) Influence du sexe

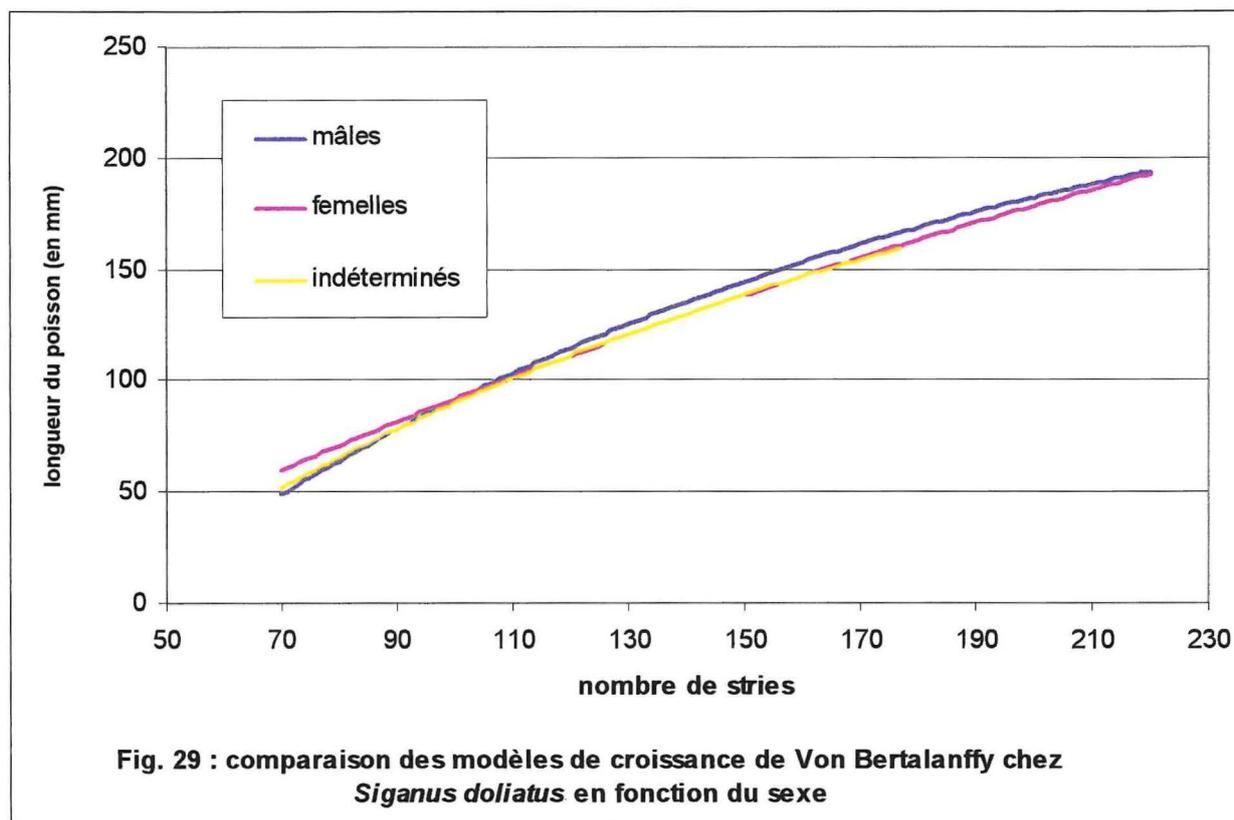


Tableau 3 : Longueurs des poissons, pour un nombre de stries donné, extraites du modèle précédent en fonction du sexe

sexe	nbre de stries	70	100	130	160	190	220
mâles	Longueur du poisson en mm	49	91	125	153	176	194
femelles		60	92	120	147	171	193
indéterminés		52	90	121	147	168	185

L'observation graphique met en évidence la ressemblance entre les modèles régissant l'accroissement de la longueur des poissons en fonction du temps (fig. 29). L'écart de taille entre mâles et femelles ne dépassera pas 11 mm. Il conviendra de se limiter à 160 mm de longueur pour les indéterminés car au-delà de 177 stries il n'y a plus que des individus sexués dans la population.

4) Comparaison entre les deux baies

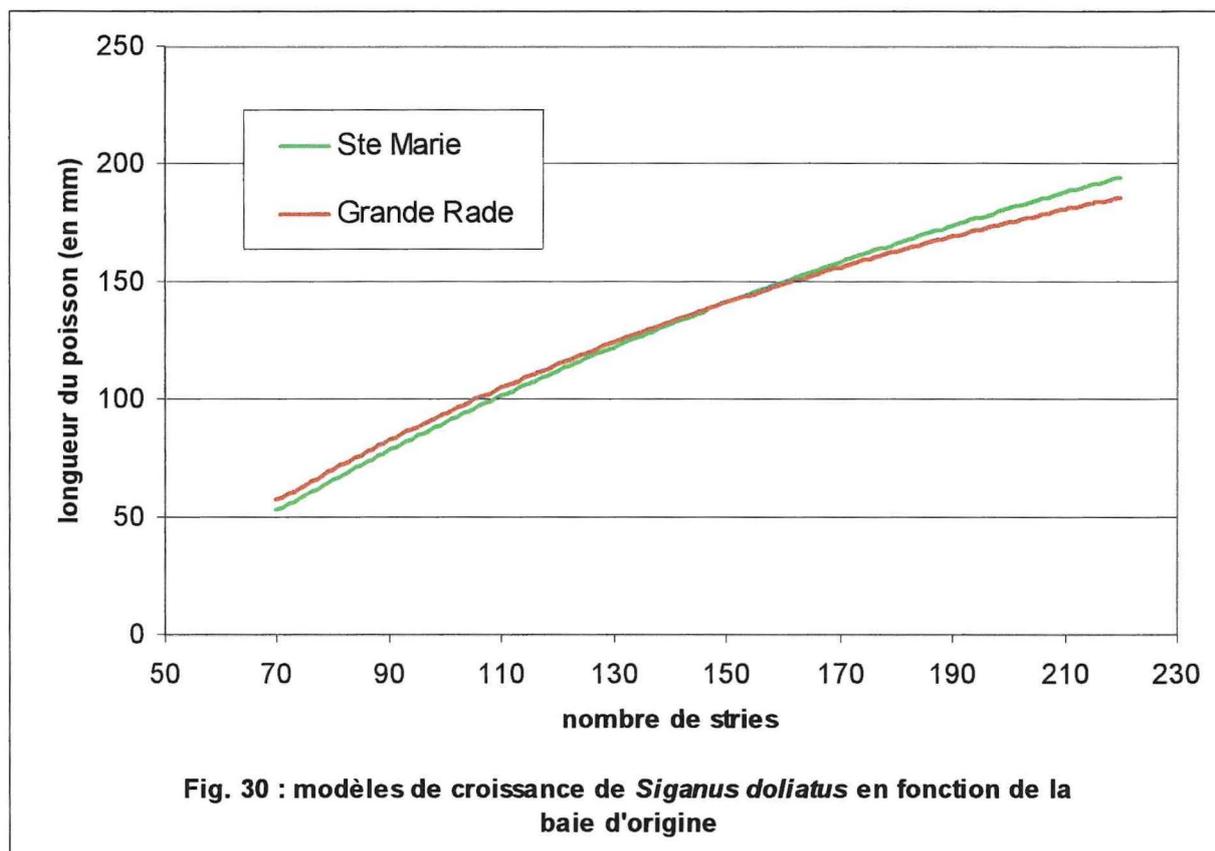


Tableau 4 : Longueurs des poissons, pour un nombre de stries donné, extraites du modèle précédent en fonction de leur origine géographique

baie	nbre de stries	70	100	130	160	190	220
Ste Marie	Longueur du	53	90	122	150	173	194
Grde Rade	poisson en mm	57	94	124	149	170	185

Les graphiques mettent en évidence une absence de différences entre les deux baies (fig. 30). Les animaux de Sainte-Marie et de la Grande Rade connaissent une croissance similaire. Pour les premières classes de taille, les poissons de la première baie sont les plus grand pour une classe d'âge donnée. Mais cette tendance s'inverse au delà de 155 microstries. Les plus grands individus sont alors rencontrés dans la seconde baie. Sur l'échelle des âges étudiés, cet écart ne dépasse pas le centimètre.

Discussion

Lutjanus fulviflamma

1) Etude macroscopique des otolithes

Sur l'échelle des échantillons étudiés, nous avons observé une relation liant le poids des otolithes à la longueur des poissons. L'augmentation de taille de l'animal est corrélée avec celle de ses pièces osseuses comme chez le reste des Lutjanidés (Loubens, 1978 ; Newman *et al.*, 2000 ; Chauvelon, 1990). Il existe une apposition régulière de calcium à la surface des otolithes.

L'exposant, très proche de deux, régissant la modélisation du développement des otolithes des sexués, montre que la pièce se développe principalement dans deux dimensions. Celui régissant celle des immatures, d'environ 2,5, peut se traduire par une croissance plus homogène dans les trois dimensions. Mais cette différence n'affecte pas les modèles de manière significative.

L'analyse statistique amène à considérer une différence entre les deux baies dans l'augmentation du poids des otolithes. La nature des pollutions anthropiques régnant sur Sainte-Marie et sur la Grande Rade pourrait expliquer cette différence. Une analyse de la composition chimique des otolithes des deux baies permettrait de percevoir d'éventuels composés intégrés spécifiquement par les poissons en fonction de leur origine.

2) Comment évaluer l'âge de *Lutjanus fulviflamma* ?

Notre étude n'a malheureusement pas pu être menée à terme, faute de temps. Mais elle offre des perspectives. Même si le décompte des stries en partant du nucleus semble compromis par l'aspect opaque du centre de l'otolithe (McPherson, 1992), des marques de croissance sont présentes. Il n'est pas exclu que la croissance de l'animal puisse s'étudier en réalisant des comptages à partir des nucleus secondaires. Il s'agirait alors d'établir une chronologie relative du développement de l'animal. Le retour à un rapport temporel de la taille serait alors apporté par une manipulation en deux temps. Dans une première phase, il conviendra d'apporter une validation de type marquage chimique (sur lequel nous reviendrons plus tard) aux microstructures observées. Puis il faudra définir l'âge d'apparition du nucleus secondaire. La combinaison des deux résultats permettra de recalculer l'âge absolu du poisson. Il serait alors possible de traduire les microstructures observées comme étant des microstries se déposant régulièrement dans le temps. La présence de marques journalières a déjà été mise en évidence chez *Lutjanus kasmira* (Moralès-Nin, 1989) ou chez *Lutjanus campechanus* (Szedlmayer, 1998).

Siganus doliatus

1) Mesures macroscopiques

Comme pour *Lutjanus fulviflamma* les pièces osseuses grandissent tout au long de la vie du poisson. Deux modèles de puissance peuvent matérialiser cette croissance : l'accroissement du poids et de la taille des otolithes.

Leur développement en longueur se ralentit avec l'âge, mais ne s'arrête pas. La pièce calcifiée ne se développe pas de manière homogène, l'investissement en matière calcique va progressivement se transférer de la longueur vers l'épaisseur. Ceci est observable à l'œil nu et c'est ce que nous confirme l'étude de la variation du poids de l'otolithe en fonction de sa taille : en quelques dixièmes de mm, elle va s'alourdir de plusieurs mg.

1.1) Comparaison entre les deux baies

Nous n'avons pas observé de différences dans les modèles régissant l'évolution du poids de l'otolithe en fonction de la longueur du poisson. Par contre, il y a une différence dans la relation entre la taille de l'otolithe et la longueur du poisson. Les pièces osseuses de la Grande Rade sont plus grandes que celles de Sainte Marie dans la gamme des tailles des poissons étudiés.

La nature des polluants spécifiques à chaque baie pourrait influencer sur la densité des pièces calcifiées. Une étude de leur composition chimique devrait mettre en évidence la présence de composés spécifiques au sein des otolithes (Farell et Campana, 1999 ; Limburg, 1995 ; Proctor, 1998).

Cette différence de densité est mise en doute par l'égalité des relations poids / taille des otolithes que nous avons constatée entre les deux baies, sur l'échelle des valeurs étudiées. L'explication des différences entre les modèles régissant le poids et la longueur des otolithes viendrait de l'hétérogénéité de l'échantillonnage (seulement 89 pièces pesées contre 176 pièces mesurées).

1.2) Comparaison sexuelle

La comparaison de la relation poids / taille des pièces osseuses entre les individus sexués et les immatures renvoie au même modèle. Ceci sous-entend une absence de dimorphisme sexuel.

Lorsque l'on se réfère à la taille des otolithes, en fonction de la longueur des poissons, il apparaît des différences entre les individus sexués et les individus

indéterminés. En effet, les indéterminés ont des pièces calcifiées qui grandissent plus vite dans l'axe antéro-postérieur que celles des sexués.

Quand on étudie la relation entre le poids des otolithes et la longueur des poissons, on observe la présence de trois modèles différents : un pour les mâles, un pour les femelles et un pour les indéterminés. Les pièces calcifiées des femelles deviennent plus lourdes que celles des mâles pour une même longueur d'individu, dans les classes de taille supérieures. Les individus indéterminés viennent s'intercaler entre les deux modèles précédents.

Cette absence de cohésion peut être due à une imprécision des modèles intégrant le poids des otolithes, imprécision provenant du faible nombre d'otolithes pesés (24 seulement pour les mâles) et qui se traduit par la faiblesse des coefficients de détermination (particulièrement pour les sexués).

1.3) L'analyse statistique

L'emploi de l'analyse de covariance a révélé certaines absurdités. Il n'est pas question ici de remettre en cause la validité de ces calculs, mais d'essayer de comprendre l'origine des aberrations. Tous les tests statistiques mis en place sont calibrés pour ne pas accepter une marge d'erreur supérieure à 5 % ; cette valeur correspondant à la limite de validité acceptable pour un modèle biologique. Le fait de porter cette marge à 10 % risque de rendre hasardeuses les interprétations. La réponse à ce problème ne peut être apportée que par la multiplication du nombre des échantillons pour les classes de tailles extrêmes, ceci afin de s'assurer de la représentativité de nos modèles à leurs extrémités. L'optimisation des comparaisons statistiques demanderait d'utiliser un nombre conséquent d'échantillons pour définir chaque critère (mâles, femelles, indéterminés, Sainte Marie, Grande Rade).

2) Analyse des microstructures

2.1) Cohérence de la lecture

Une considération était à prendre en compte préalablement pour que les comptages soient cohérents. Il fallait que l'utilisation d'otolithes droits ou gauches, selon la disponibilité des échantillons, ne fausse pas les résultats. La comparaison des modèles a montré que le côté du poisson d'où provient la pièce calcifiée est sans importance, dans les classes de tailles majoritaires. Leur utilisation successive peut donc être envisagée sans que l'étude en soit perturbée.

Les microstructures lues le long de la structure des otolithes sont nombreuses, mais à quelle échelle de temps correspondent elles ? Si chaque microstrie est censée représenter une marque journalière, les individus étudiés

seraient âgés de 84 à 217 jours. Il s'agirait donc d'un lot dont le plus vieux poisson aurait un peu plus de sept mois d'existence : des animaux qui sont particulièrement jeunes. Les manipulations de brûlage et de coloration confirment qu'aucun des animaux n'a vécu plus d'un an. Il paraît peu probable que ces animaux vivant en zone côtière ne soient pas influencés par les changements climatiques. Or, à Nouméa, les saisons sont nettement marquées ; on peut donc penser que des macrostructures saisonnières apparaîtraient si les poissons avaient vécu plus d'une année. D'ailleurs, Moralès-Nin (1988) a découvert de telles marques sur les otolithes de *Lethrinus nebulosus* en Nouvelle-Calédonie. A partir de ces considérations, il n'est pas irréaliste de penser que l'absence de succession d'une bande claire et d'une bande sombre est liée au fait que nos animaux ont moins d'un an d'existence. Nous considérerons donc pour cette étude que chacune des microstries relevées correspond à une marque journalière. La présence de microstructures représentatives du cycle nyctéméral a déjà été mise en évidence chez *Siganus sutor* (Ntiba et Jaccarini, 1988) au Kenya.

2.2) Pertinence de l'utilisation du modèle de Von Bertalanffy

L'équation de Von Bertalanffy est généralement considérée comme le modèle biologique le mieux adapté pour décrire la croissance des poissons (Chen *et al.*, 1992). L'animal, dans les premiers moments de sa vie, grandit lentement. Puis il connaît une période de croissance plus rapide. Cet accroissement se réduit peu à peu et le poisson finit par atteindre une longueur maximale.

Il convient de rappeler que les paramètres employés n'ont aucune signification biologique. Ils ne sont utilisés que dans un souci de modélisation. Aucun *Siganus doliatus* ne peut atteindre la taille de 585 mm, comme le laisserait supposer le L_{∞} déduit à partir des otolithes gauches, ou stopper sa croissance à 205 mm, L_{∞} des otolithes droits (Tableau 1).

2.3) Modèles de croissance

La croissance observée sur nos échantillons est particulièrement forte. Les poissons vont gagner 0.8 mm par jour en moyenne. Si nous établissons un parallèle avec l'être humain, l'ensemble des individus que nous avons pu capturer sont en pleine "adolescence". La partie dégressive de leur augmentation de taille ne sera nettement marquée qu'au-delà des 200 mm. Ce qui offre au *Siganus doliatus* un type de croissance original : le seuil correspondant à la taille maximale atteinte ne se formerait que tardivement. Ces poissons ne dépassant pas 240 mm (Rice, sd), ils profiteraient de leur première année d'existence, et particulièrement de la saison favorable (de novembre à avril), pour croître de manière extrêmement rapide. Ce fort potentiel de croissance se rencontre chez de nombreux autres siganidés (Hasse, Madraisau et McVey, 1977; Bwathondi, 1982[1]) capable d'atteindre 80 % de leur

taille adulte en six mois. Ceci fait de la famille des Siganidés des poissons intéressants pour l'aquaculture (Putro *et al.*, 1985)

L'étude des variations de l'accroissement de la taille en fonction du sexe n'apporte pas de précisions supplémentaires. Au sein des sexués, à longueur identique, les mâles ont un âge similaire à celui des femelles. Les immatures, regroupés sur les classes de taille de faibles valeurs, sont soumis au même modèle de développement.

La légère différence, observable graphiquement, entre le modèle de Sainte-Marie et celui de la Grande Rade, provient de la plus forte représentation des immatures au sein de la seconde baie (34 individus contre 17 pour la première zone). La plus grande proportion de juvéniles entraîne des valeurs de taille plus faible dans les classes d'âge inférieures et une croissance plus forte, lors de la modélisation.

3) Cohérence des observations avec les aspects biologiques

3.1) Limites de l'échantillonnage

Les limites inférieures et supérieures d'échantillonnage correspondent au changement de milieu de vie des animaux. En dessous de 70 mm, les poissons sont éloignés de la zone de pêche. Nous savons qu'ils sont regroupés par banc et qu'ils ne commencent à s'appareiller (Rice, sd) qu'à partir de cette taille. Ce phénomène se mettrait en place pour des individus vieux de 80 jours. La limite supérieure, 200 mm soit plus de 200 jours d'existence, correspond au départ des individus de la zone de marnage pour des eaux plus profondes (Rice, sd). Ils vont y rechercher une alimentation benthique. Ce mouvement va les éloigner de la zone de prélèvement, ils seront donc moins nombreux dans les captures.

3.2) Interprétation de la discontinuité structural

La présence d'une marque particulière rencontrée chez tous les individus au bout de 15 à 24 jours d'existence appelle à la curiosité. Ces trois anneaux de croissance extrêmement rapprochés, observés au microscope électronique, doivent avoir une signification en termes biologiques. Les comparaisons effectuées avec la biologie d'autres Siganidés, *S. oranim* (Akatsu, El-Zhar et Al-Aradi, 1984) ou *S. vermiculatus* (Gundermann, Popper et Lichatowich, 1983) tendraient à rapprocher cette marque de celle observée lors du passage de la phase larvaire à l'état de juvénile. Les larves des poissons récifaux sont généralement pélagiques et se nourrissent de plancton. Elles vont subir une série de transformations dont sort un alevin au régime alimentaire modifié. Le stress engendré par une telle

métamorphose va perturber la croissance de l'animal pendant quelques jours. Cette marque serait donc le témoignage de la migration qu'effectuent les jeunes *Siganus doliatus* du necton vers les zones où ils trouvent les algues dont ils se nourriront.

3.3) Maturité sexuelle

Les individus sexués apparaissent au bout de 130 jours d'existence (120 cm). Cet âge marque le début de la différenciation sexuelle chez le *Siganus doliatus*. Au-delà de la limite des 180 jours les individus dont le sexe est indéterminé ne sont plus présents dans la population. Tous les poissons dépassant les 160 cm ont donc une gonade différenciée en phase de maturation des gamètes. Le rétrocalcul des dates de naissance montre que la période de reproduction pourrait s'étaler de septembre à février. Cet intervalle de temps commence lorsque se termine la saison fraîche et occupe une bonne partie de la saison chaude.

Le sexe ratio s'établit à 1:1 comme chez *S. sutor* (Ntiba, sd ; De Souza, 1988).

Conclusion

La condition préalable à notre étude était une simultanéité de la croissance des otolithes et des poissons. Cette condition se voit totalement remplie suite à l'analyse des mesures macroscopiques et ouvre les portes aux manipulations suivantes. Si seuls les *Siganus doliatus* ont été étudiés, le cas de *Lutjanus fulviflamma* n'est pas inintéressant. Il représente une autre espèce avec ses spécificités. Son apport en matière de réflexion personnelle sur l'appréhension des techniques de préparation des otolithes fut important.

Les différentes manipulations auxquelles nous nous sommes livrés ont permis de mettre en évidence des microstructures que nous avons assimilées à des marques journalières. Pour en percer les mystères, il nous aura fallu superposer plusieurs approches (microscopie optique et électronique, mesures macroscopiques et comptages des microstructures). Seul le traitement simultané de plusieurs paramètres nous a permis d'appréhender les mécanismes de l'évolution des otolithes dans leur globalité. Contrairement à ce que l'on pouvait imaginer, la zone d'origine des animaux ne constitue pas un paramètre déterminant. Les pollutions, qu'elles soient d'origine urbaine ou industrielle n'ont pas d'influence essentielle sur la croissance des poissons.

Régulièrement, une nouvelle couche de calcium est déposée au sein de l'otolithe. Une couche dans laquelle le poisson va entreposer les éléments de son histoire quotidienne. C'est ainsi que le passage de l'état larvaire à celui de juvénile s'inscrit dans les microstries. Le témoignage de ce traumatisme démontre clairement la capacité de l'otolithe à rendre compte des grands bouleversements de la vie de l'individu, tout comme le ferait un journal intime.

Il nous appartient de recentrer les prétentions de cette analyse en nous penchant sur ses propres limites. Comme son titre l'indique, l'étude qui vient d'être réalisée n'est qu'une approche de la croissance de nos deux espèces. Il ne faut pas perdre de vue que les modèles présentés ne sont valables que sur l'étendue des classes de taille abordées. En aucun cas nous n'aurons la prétention de décrire la croissance des poissons et de leurs otolithes de manière absolue. Notre étude se borne à ne pas dépasser les valeurs mesurées autrement que par des hypothèses. L'otolithométrie permet d'approcher un panel important de la biologie des espèces. Mais cette science ne rend pas omniscient; elle permet de poser un point de vue interprétatif (subjectif ?) qui sera confirmé ou infirmé par des recherches ultérieures.

Comme dans les autres disciplines de la sclérochronologie, une analyse isolée ne peut en aucun cas tenir lieu de référence absolue. Elle doit pouvoir être reproduite par d'autres séries de mesures et de comptages. Il va falloir maintenant apporter une validation à nos résultats. Il s'agit de la certification des informations sur la chronologie de la formation des marques de croissance.

Cette dernière peut revêtir diverses formes. Il sera possible de répéter des observations liées à l'apparition d'une marque particulière. Il faudra alors envisager une collecte régulière en fonction de l'indice recherché. De cette manière; il serait possible de confirmer la traduction à apporter au check de transformation des larves; ceci en comparant la présence-absence de cette marque entre des larves et des juvéniles nouvellement transformés. L'utilisation d'un marqueur (Hall, 1991 ; Muth et Bestgen, 1991 ; Secor *et al.*, 1991) s'intégrant dans la composition de l'otolithe est une autre possibilité. Il suffira alors de mesurer le temps écoulé entre son injection et le sacrifice de l'animal; puis de le comparer au nombre de structures néo-formées.

Un second type de validation (bien qu'il ne soit pas considéré comme tel au sens strict du terme) est la comparaison faite avec une future recherche portant sur les mêmes animaux. Il conviendra alors de confronter les valeurs, les méthodes et les justifications apportées par les différents lecteurs. Cette méthode ne requiert que la disponibilité des ouvrages traitant du sujet commun et leur possible consultation. Elle n'entraîne qu'un coût en temps passé à la recherche bibliographique. Une autre technique consiste à changer de pièce osseuse et à chercher des marques de croissance au sein des vertèbres, des écailles, des épines dorsales ou des os plats. Cette dernière est envisageable en ce qui concerne les Siganidés. Elle nécessite la mise en place d'un nouveau protocole de préparation et d'observation. Elle devient coûteuse en temps et en crédits. Ces deux méthodes permettent de concrétiser la cohérence des interprétations faites à partir des différentes structures. Mais elles ne sont pas considérées comme apportant une détermination absolue de la validité d'une recherche.

En ce qui nous concerne, la question de la validation reste entière. Mais elle devrait connaître prochainement une réponse puisque l'IRD a décidé de poursuivre cette étude en y adjoignant des comparaisons génétiques entre les différentes populations de *Siganus doliatus* du Pacifique Est.

Bibliographie

- Akatsu S., El-Zhar C. et Al-Aradi J., 1984.** Egg and larval development of *Siganus oranim*. Kuwait Bull. Mar. Sci., 5 : 1-10.
- Brother E.B., 1990.** Otolith marking. American fisheries society symposium, 7 : 183-202.
- Bwathondi P.O.J., 1982.** The aquaculture of rabbitfish *Siganus canalicullatus* and problems of cage culture in Tanzania. Univ. Sci. J. Dar es salaam., vol 8 : 43-53.
- Campana S.E., 1999.** Chemistry and composition of fish otoliths : pathways, mechanisms and applications. Marine ecology progress series, 188 : 263-297.
- Campana S.E. et Neilson J.D., 1985.** Microstructure of fish otoliths. Canadian journal of fisheries and aquatic sciences, 42 : 1014-1032.
- Chauvelon P., 1990.** Lecture assisté par ordinateur en otolithométrie : application à l'étude de l'âge de *Lutjanus sebae* aux Seychelles. DEA, université Aix-Marseille II, 42p.
- Chen Y., Jackson D.A. et Harvey H.H., 1992.** A comparaison of Von Bertalanffy and polynomial functions in modelling fish growth data. Canadian journal of fisheries and aquatic sciences, 49 : 1228-1235.
- Cottard L., 2000.** La sclérochronologie des poissons : état des lieux. Synthèse bibliographique de DESS. CIRAD-EMVT, Montpellier : 36P.
- De Souza T.F., 1988.** Reproduction, length-weight relationship and condition factor in *Siganus sutor* from the Kenya waters of the western Indian Ocean. Kenya J. sci. tech., vol 9 : 89-101.
- Gauldie R.W., 1990.** Phase difference between check ring locations in the orange roughly otolith (*Hoplosterus atlanticus*). Canadian journal of fisheries and aquatic sciences, 47 : 760-765.
- Gundermann N., Popper D.M. et Lichatowich T., 1983.** Biology and life cycle of *Siganus vermiculatus*. Pac. Sci, vol 37 : 165-173.
- Hall D.L., 1991.** Age validation and aging methods for strunted brook trout. Transaction of the American fishery society, 120 : 644-649.
- Hasse J.J., Madraisau B.B. et McVey J.P., 1977.** Some aspects of the life of *Siganus canalicullatus* in Palau. Micronesica, vol 13 : 297-312.

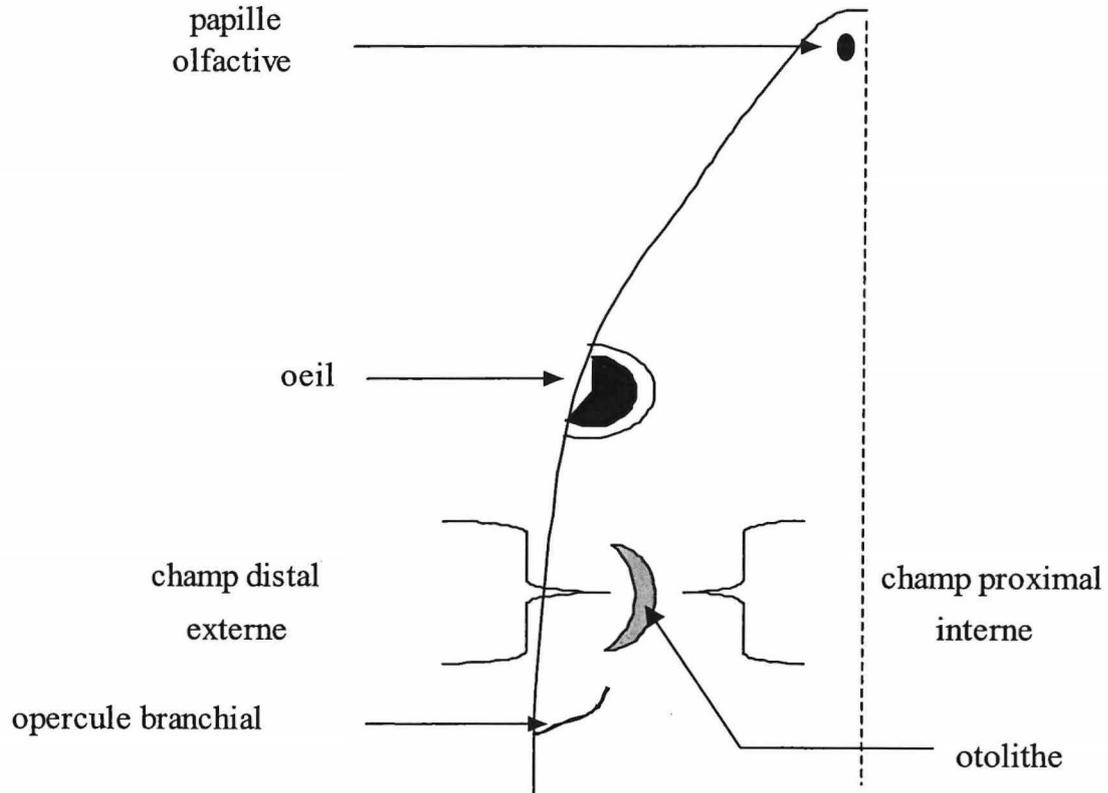
- Horn P.L., 1993.** Growth, age structure and productivity of ling, *Genypterus blacodes* (Ophidiidae), in New Zealand waters. New Zealand journal of marine freshwater research, 27 : 385-397.
- Kalish J.M., 1991.** Determination of otolith chemistry : seasonal variation in the composition of blood plasma, endolymph and otoliths of bearded rock cod *Pseudophycis barbatus*. Marine ecology progress series, 74 : 137-159.
- Limburg K.E., 1995.** Otolith strontium traces environmental history of subyearling american shad *Alosa sapidissima*. Marine ecology progress series, 119 : 25-35.
- Loubens G., 1978.** Biologie de quelques espèces de poissons du lagon néo-calédonien. Cahiers de l'ORSTOM, série océanographie, vol. 16, n°3-4 : 263-283
- McPherson G.R. et Squire L., 1992.** Age and growth of tree dominant *Lutjanus* species of the Great Barrier Reef inter-reef fisheries. Asian fisheries sciences, 5 : 25-36.
- Morales-nin B., 1988.** Caution in the use of daily increments for ageing tropical fishes. Fishbyte, 6 : 5-6
- Morales-nin B., 1989.** Growth détermination of tropical fish by means interpretation and length frequency analysis. Aquat. Living Ressour., 4 : 241-253.
- Morales-nin B., 1991.** Determinacion del crecimiento de peces oseos en base a la microestructura de los otolitos. FAO Documento técnico de pesca, 322, Roma, FAO, 58P.
- Muth R.T. et Bestgen K.R., 1991.** Effects of sunlight on tetracycline marks in otoliths of Colorado squawfish larvae. Transaction of the American fisheries society, 120 : 666-668
- Newman S.J., Cappel M. et Williams D. McB., 2000.** Age, growth, mortality rates and corresponding yield estimates using otoliths of the tropical red snappers, *Lutjanus erythropterus*, *L. malabaricus* and *L. sebae*, from the central Great Barrier Reef. Fisheries research, 48 : 1-14.
- Ntiba M.J., sd.** The reproductive biology of *Siganus sutor* off the Kenya coast : gonad maturation and spawning times. Report from workshop on marine sciences in East Africa : 1p.
- Ntiba M.J. et Jaccarini V., 1988.** Age and growth parameters of *Siganus sutor* in Kenyan marine inshore water, derived from numbers of otolith microbands and fish lengths. J. fish Biol., vol 33 : 465-470.

- Panfili J., 1993.** Estimation de l'âge individuel des poissons : méthodologie et application à des populations naturelles tropicales et tempérées. Thèse de biologie, université de Montpellier II, 420p.
- Panfili J. et Ximénés M.C., 1992.** Measurements on ground or sectioned otoliths : possibilities of bias. *Journal of fish biology*, 75 : 745-754.
- Prince E.D., Lee D.W., Zweifel J.R. et Brothers E.B., 1991.** Estimation age and growth of young Atlantic blue marlin *Makaraira nigricans* from otolith microstructure. *Fishery bulletin*, 89 : 441-459.
- Proctor C.H. et Tresher R.E., 1998.** Effects of specimen handling and otolith preparation on concentration of elements in fish otoliths. *Marine biology*, 131 : 681-694.
- Pulliainen E. et Korhonen K., 1993.** Saggital otolith growth patterns in regular and irregular spawning burbot, *Lota lota*, in northttern Finland. *Environmental biology of fish*, Netherlands, 40 : 149-157.
- Putro S., Saleh M et Utomo B.S.B., 1985.** Storage life of 12 rabbitfish (*Siganus sp.*) during icing. *FAO fish report*, 317 : 54-61.
- Richter H. et Mc Dermott J.G., 1990.** The staining of fish otoliths for age determination. *Journal of fish biology*, 36 : 773-779.
- Rivaton J. et Bourret P., 1999.** Les otolithes des poissons de l'Indo-Pacifique. Document scientifique et technique de l'IRD, II : 378p.
- Secor D.H., White M.G. et Dean J.M., 1991.** Immersion marking of larval and juvenile hatchery-produced striped bass with oxytetracycline. *Transaction of the American fisheries society*, 120 : 261-266.
- Szedlmayer S.T., 1998.** Comparison of growth rate and formation of otolith increment in age-0 red snapper. *Journal of fish biology*; 1 : 58-65.
- Troadec H., 1988.** Rapport de mission du 27/10/88 au centre de recherches forestières de Nancy (INRA) : 7p
- Wright P.J., Rowe D. et Thorpe J.E., 1991.** Daily growth increments in the otoliths of atlantic salmon parr, *Salmo salar*, and the influence of environmental factors on their periodicity. *Journal of fish biology*, 39 : 103-113.

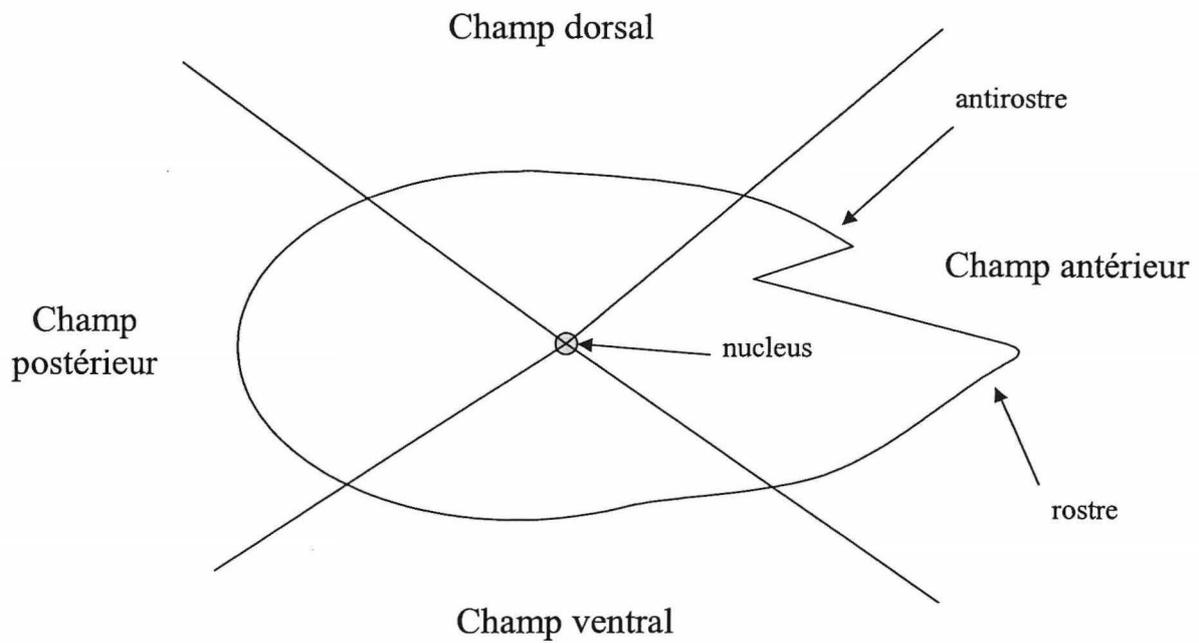
Site internet

Rice J., sd. www.jrice.html. Les poissons tropicaux.

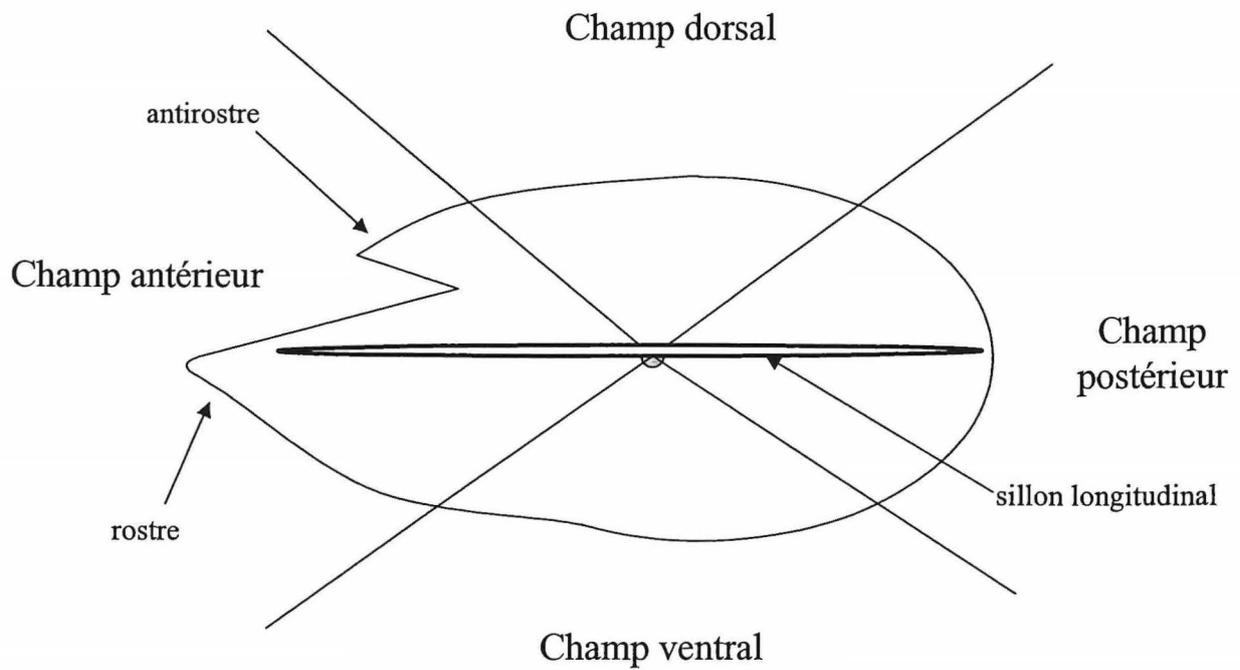
Annexes



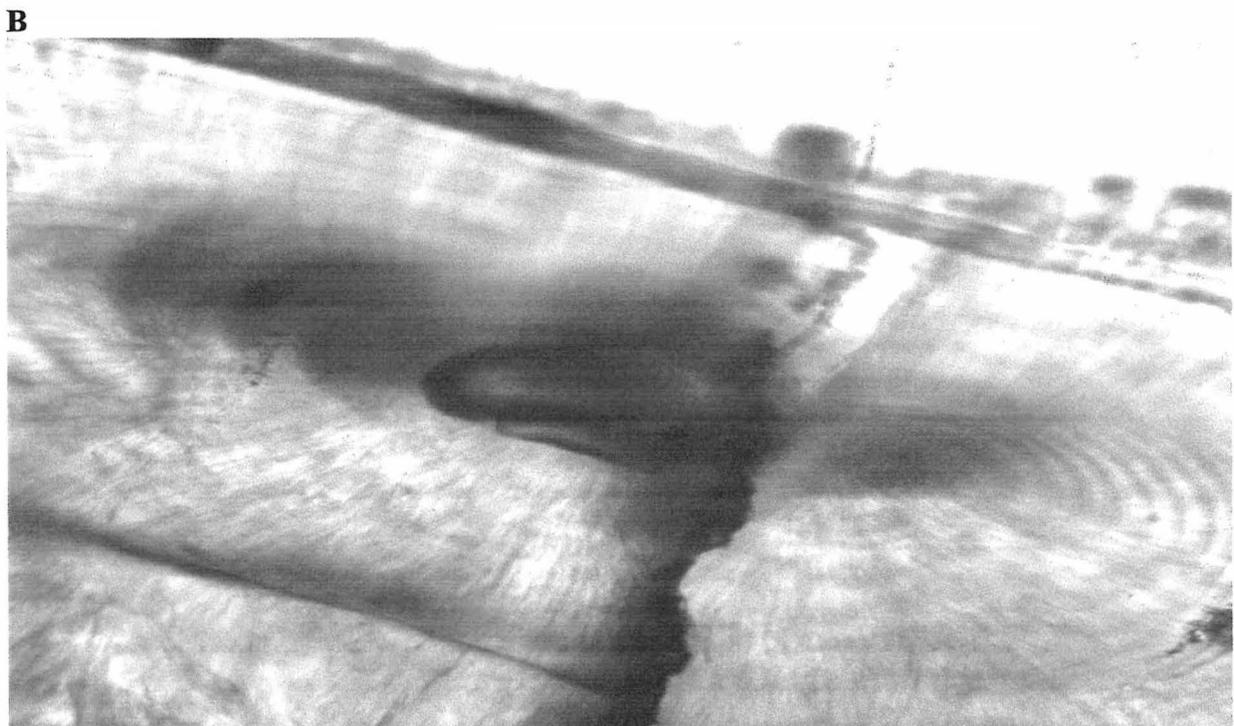
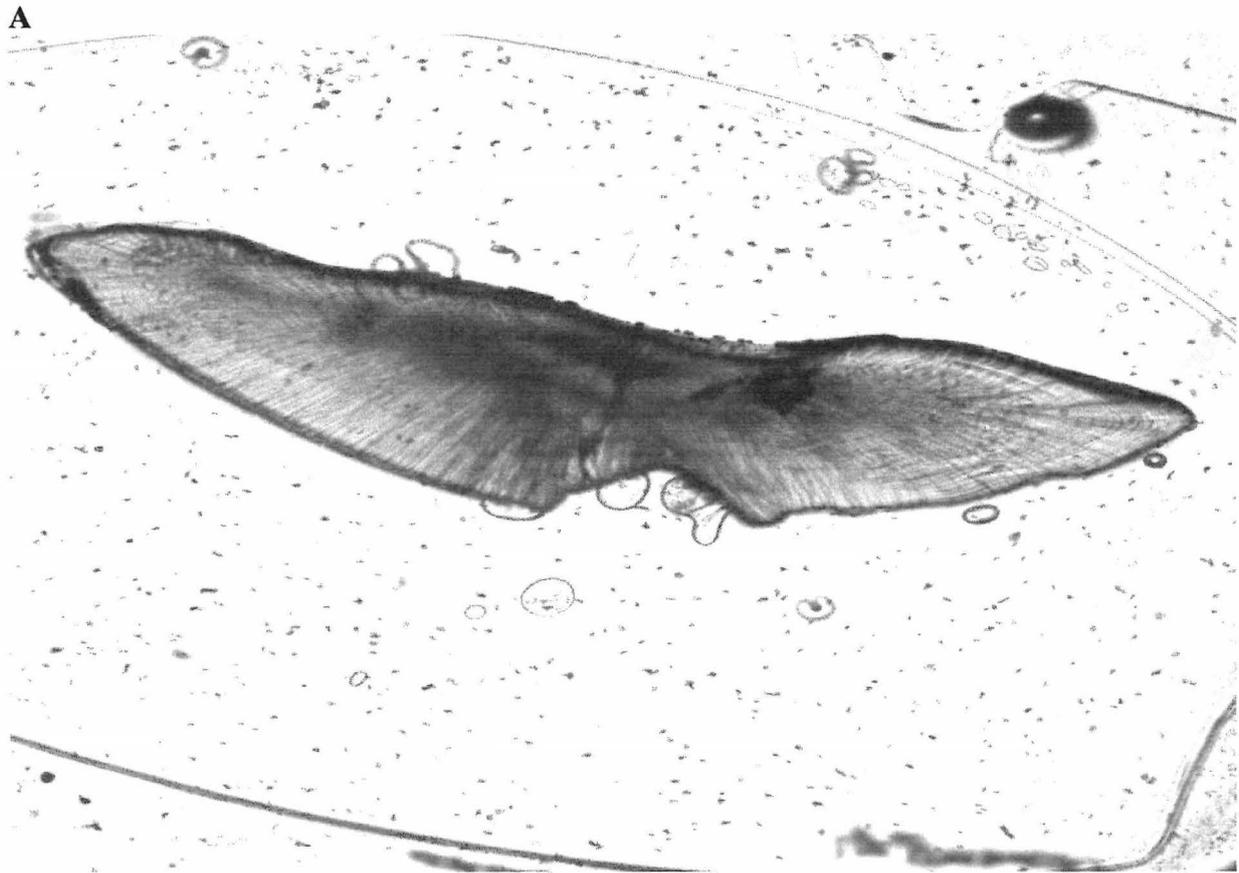
Annexe 1 : Représentation schématique de l'emplacement de l'otolithe au sein de la boîte crânienne.



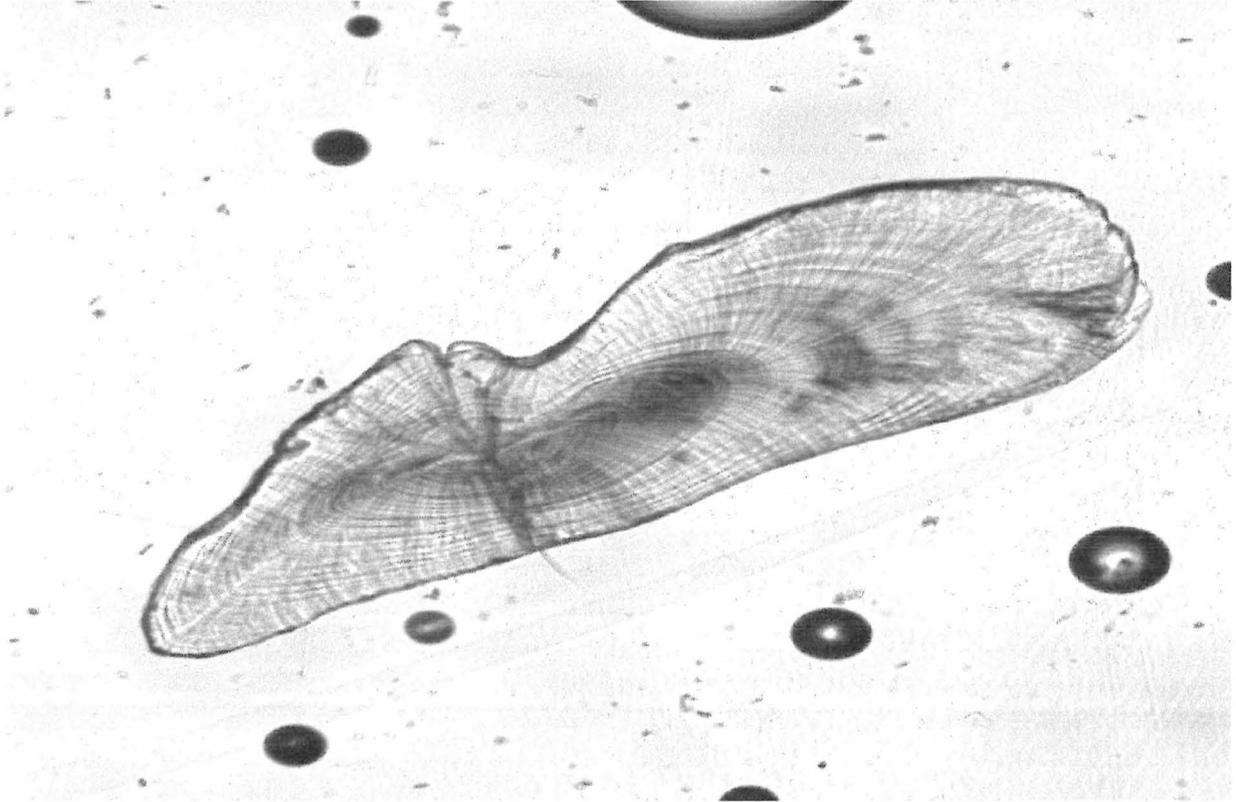
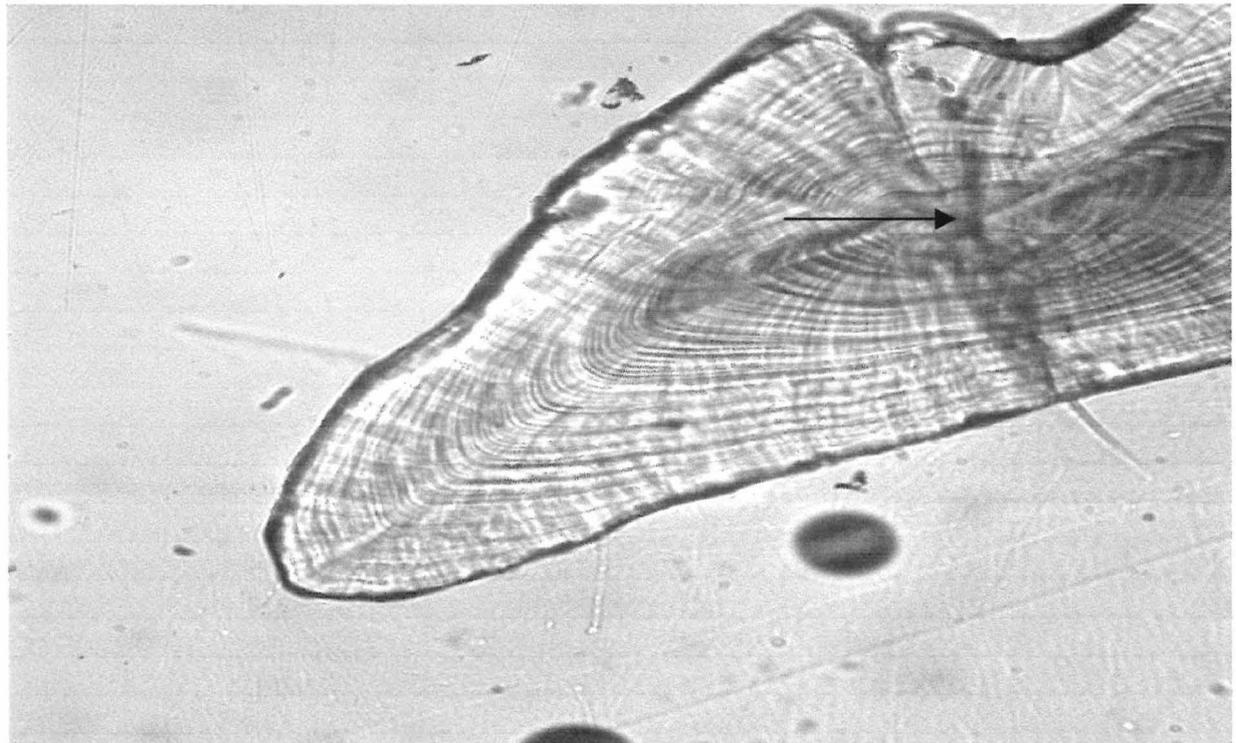
Annexe 2 : Schéma d'un otolithe théorique vu en face externe.



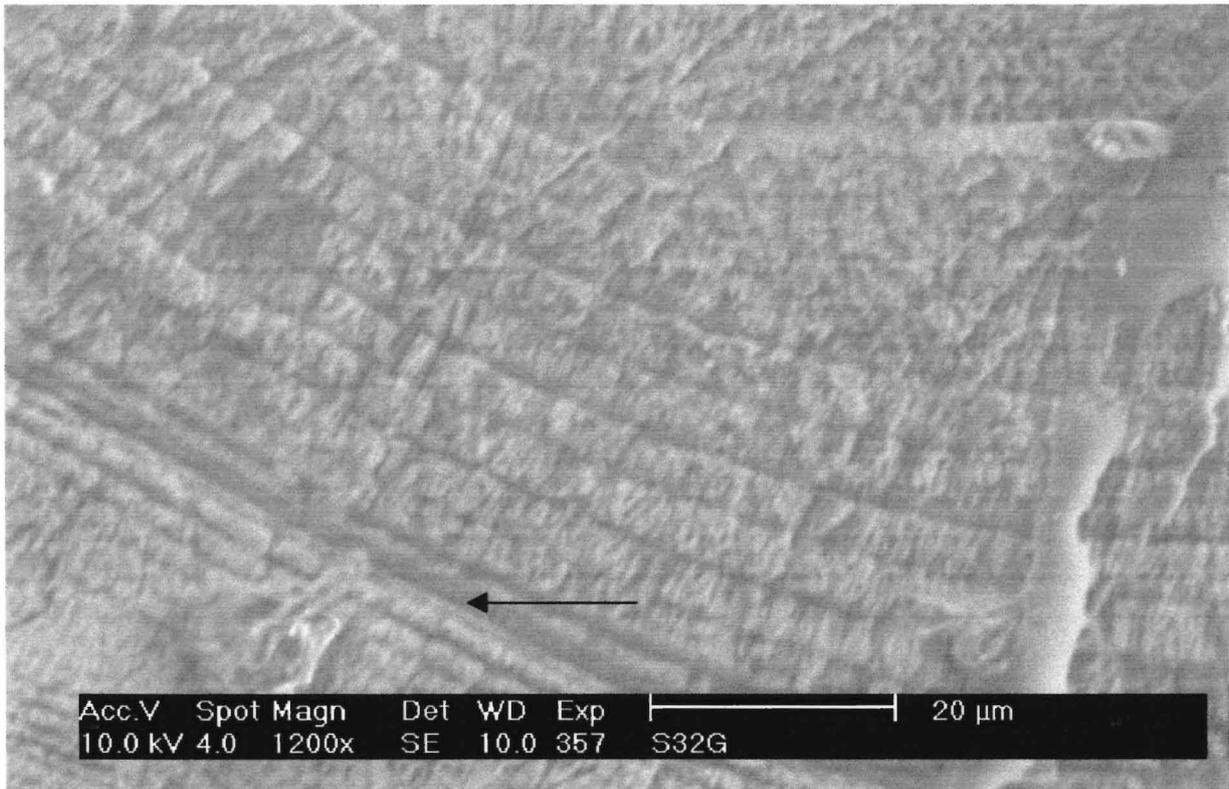
Annexe 3 : Schéma d'un otolithe théorique vu en face interne



Annexe 21 : Photographies de l'otolithe de *Lutjanus fulviflamma*, **A** : forme générale (x25); **B** : détail de la zone centrale polynuclée (x100). Les deux images sont orientées face externe vers le haut

A**B**

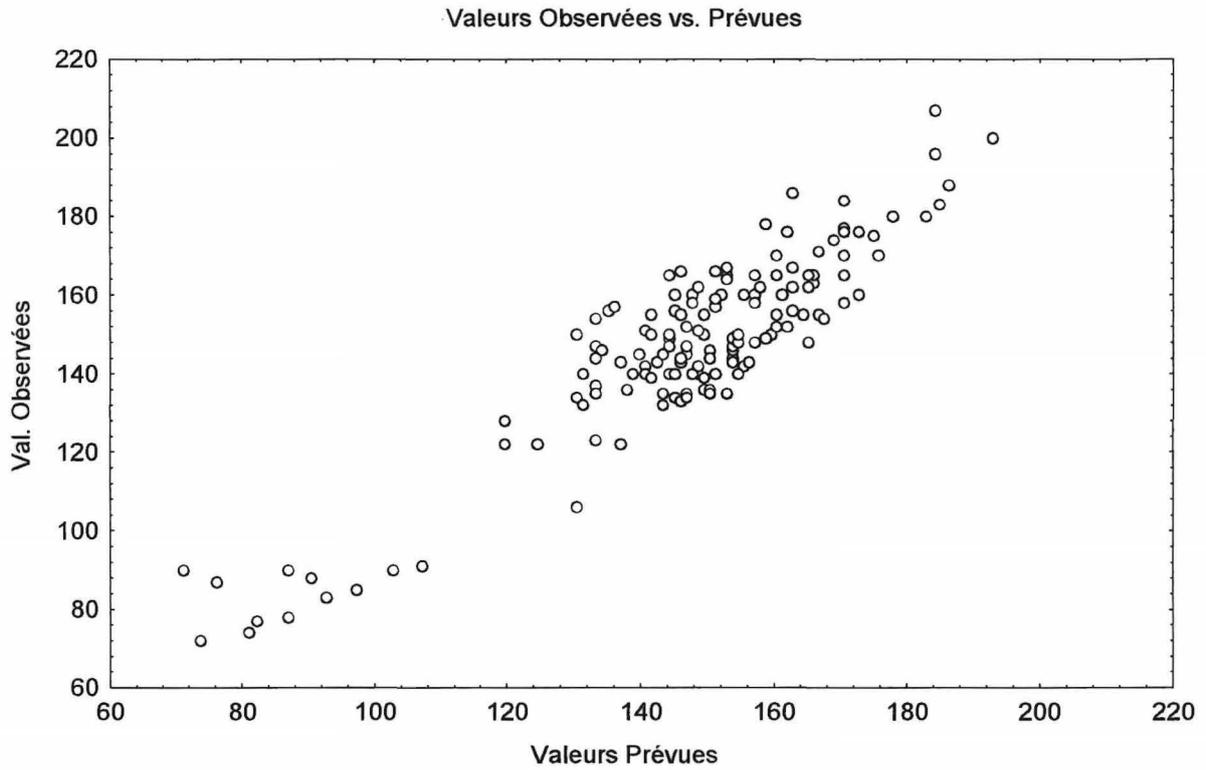
Annexe 22 : Photographies d'un otolithe droit de *Siganus doliatus*, **A** : forme générale (x100); **B** : détail du champ ventral (x 200). Les deux images sont orientées face interne vers le haut et champ ventral sur la gauche. Le nucleus est bien visible ; il forme une tâche sombre au centre de la pièce.



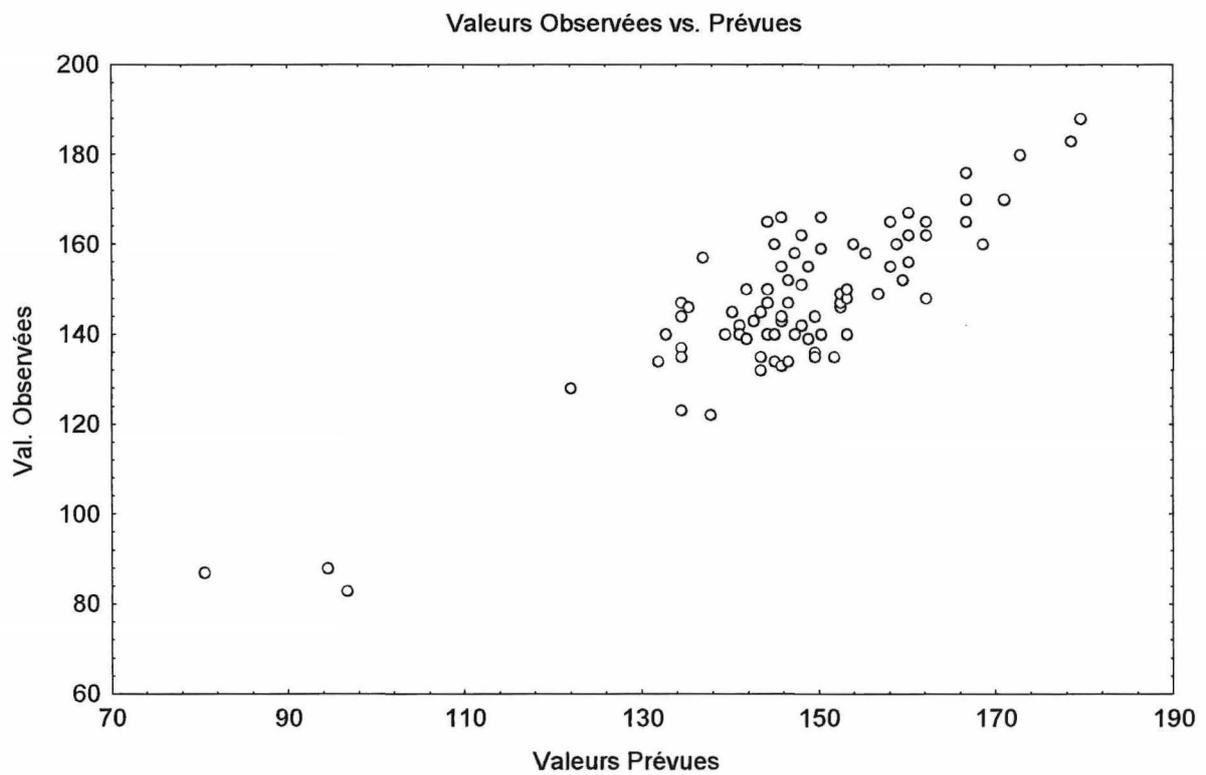
Annexe 23 : Photographie du détail du check central en microscopie électronique (x 1 200).



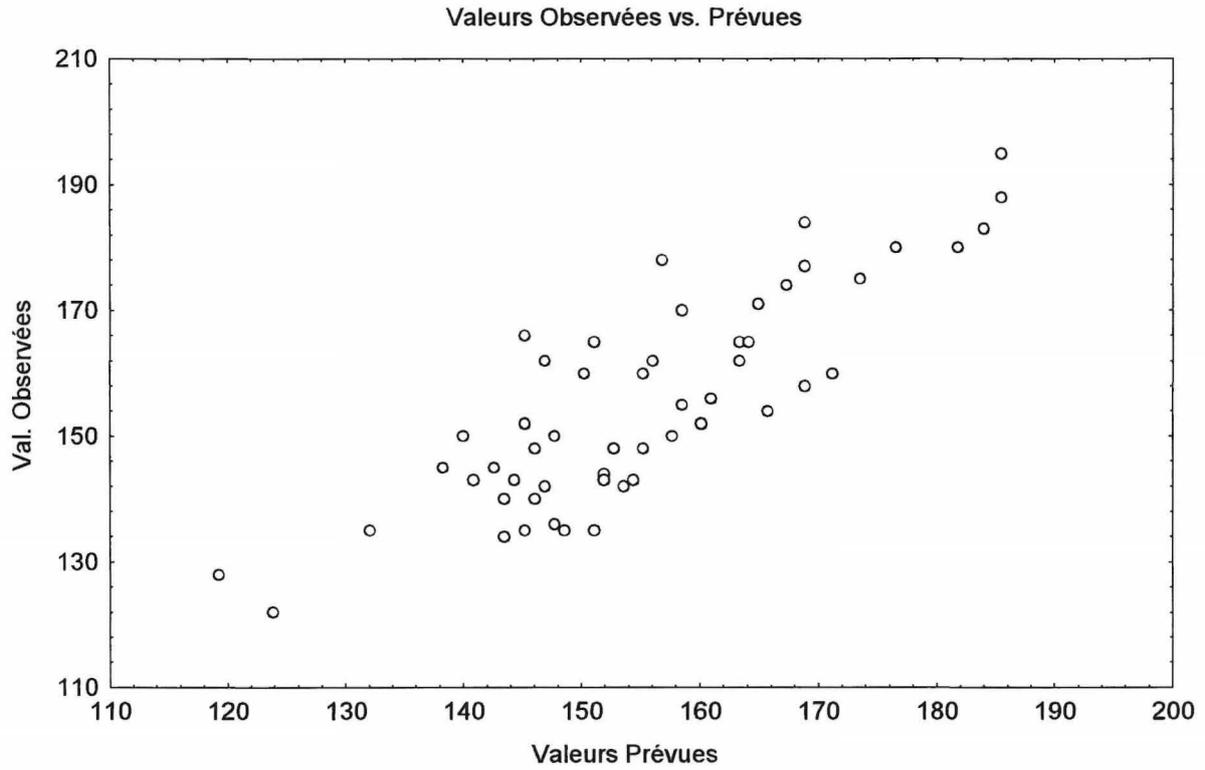
Annexe 24 : Photographie de la section d'un otolithe droit de *Sigamus doliatus*, après coloration au bleu de toluidine (x52). Le colorant n'a pas mis en évidence de macrostructure mais le check central est visible. L'image est orientée face interne vers le haut et champ ventral à gauche.



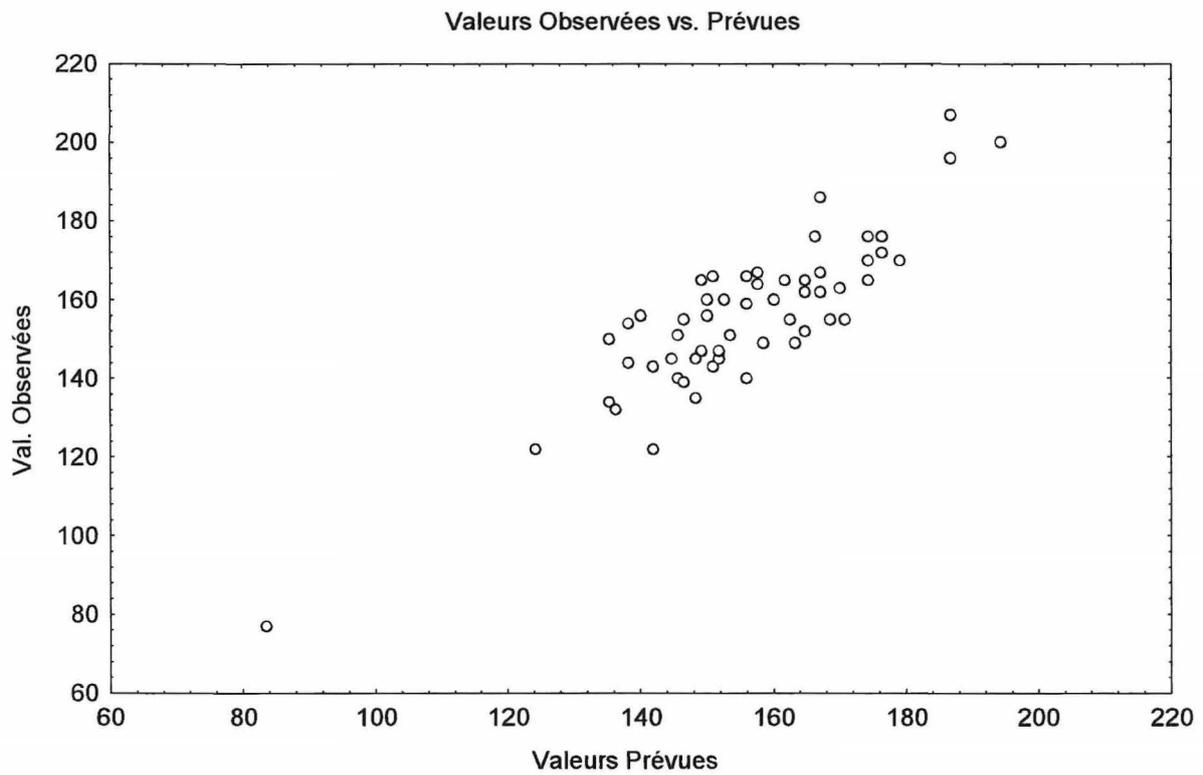
A. Valeurs prévues et valeurs observées pour la longueur des poissons de Sainte Marie



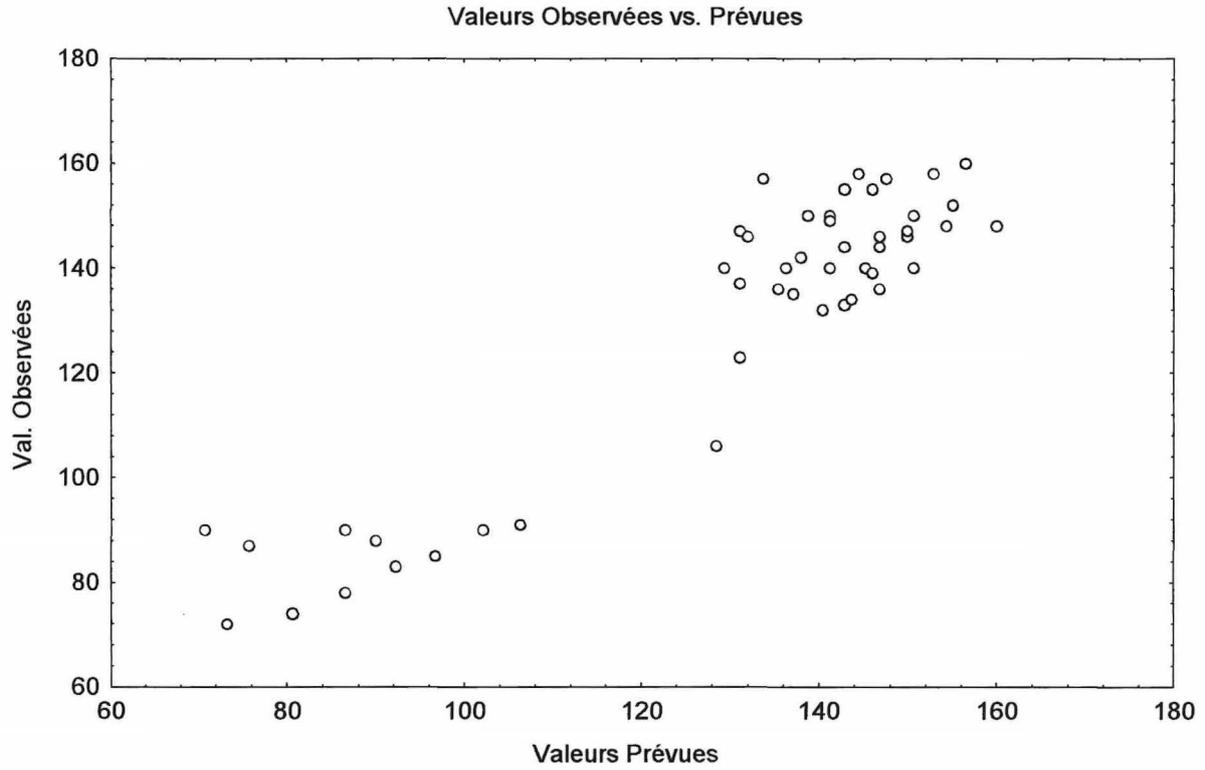
B. Valeurs prévues et valeurs observées pour la longueur des poissons de la Grande rade



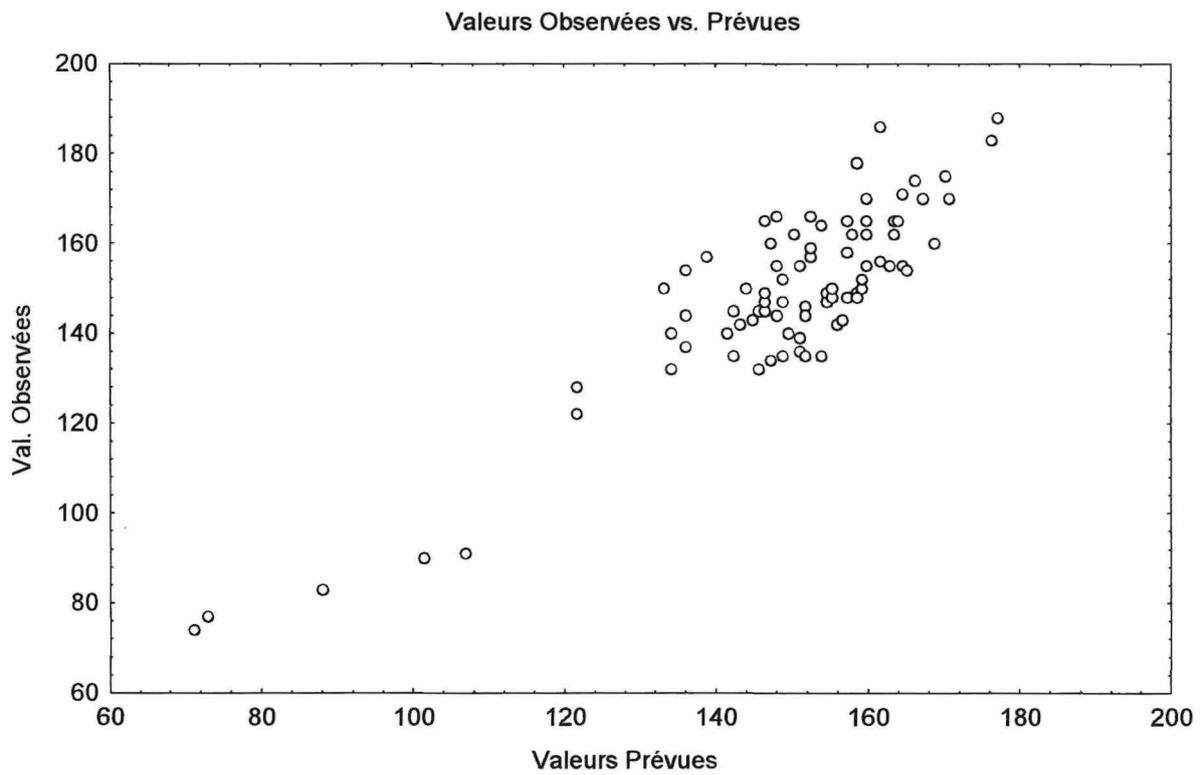
C. Valeurs prévues et valeurs observées pour la longueur des femelles



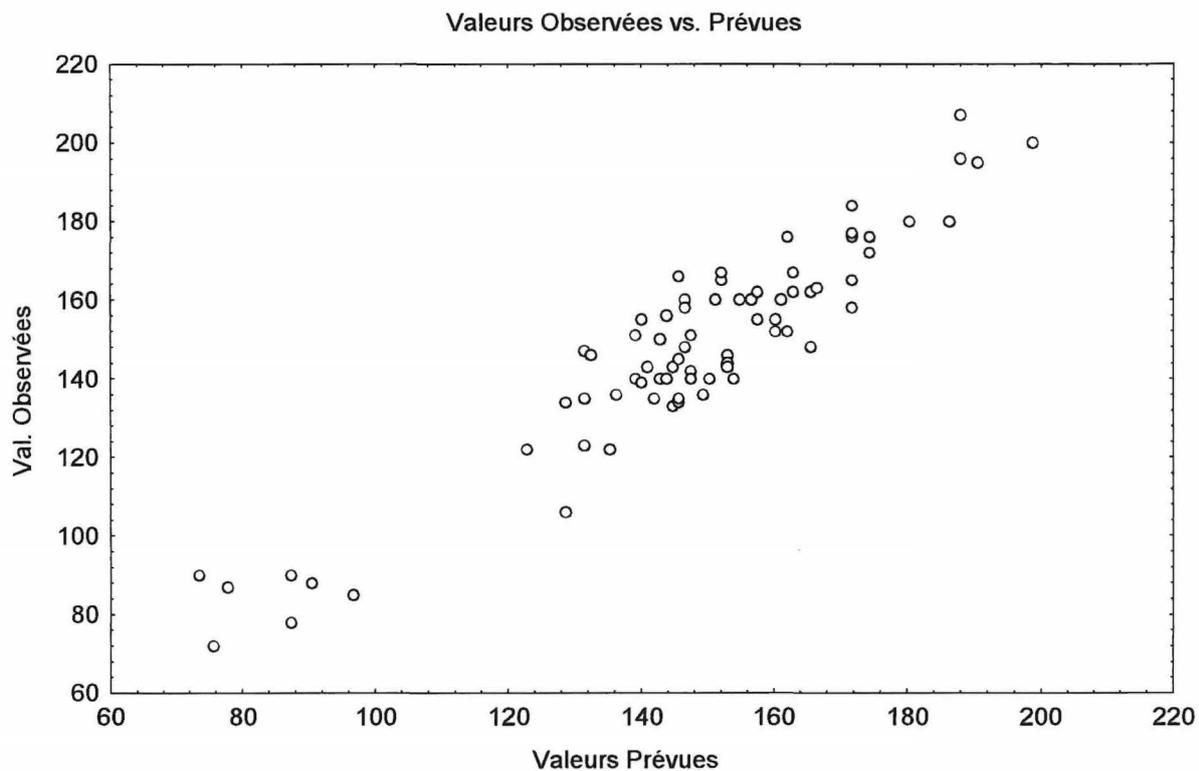
D. Valeurs prévues et valeurs observées pour la longueur des mâles



E. Valeurs prévues et valeurs observées pour la longueur des individus indéterminés



F. Valeurs prévues et valeurs observées pour la longueur des poissons à partir des otolithes droits



G Valeurs prévues et valeurs observées pour la longueur des poisson à partir des otolithes gauches

Fig. 25 A. à G. : Confrontation des valeurs observées avec les valeurs prévues par la modélisation de Von Bertalanffy en fonction des différents modèles paramétrés.