

Analyse scalimétrique de la truite de mer (*Salmo trutta* L.) : formation des anneaux et critères d'identification chez les individus sédentaires et migrants d'une même population acclimatée aux îles Kerguelen (TAAF)

Edward Beall et Patrick Davaine

Laboratoire d'Ecologie des Poissons, INRA, Station d'Hydrobiologie,
Saint-Pée-sur-Nivelle, BP 3, 64310 Ascain (France).

Reçu le 23 juillet 1987, accepté le 23 septembre 1987.

Scale analysis of sea trout (Salmo trutta L.) : scale ring formation and identification criteria in migrant and non-migrant individuals from one population acclimatized in the Kerguelen Islands (TAAF).

Beall E., P. Davaine. *Aquat. Living Resour.*, 1988, 1, 3-16.

Abstract

A scale analysis of trout acclimatized in the Kerguelen Islands (subantarctic domain) demonstrated the annual periodicity of scale annulus formation. Different methods (length frequency analysis, recapture of known age fish, chronology of ring formation on scale margin) all gave converging results. After a long winter stop in growth, the annulus appears in October-November on the scale margin when growth starts again. Unbiased identification criteria of the annulus are the same for sea trout and non-migrant trout. They indicate a check in growth rather than a change of rhythm evidenced by a growth slow down. Low winter temperatures (less than 3°C during 5 months) and low production of endogenous invertebrate fauna explain the growth check. Despite small seasonal variations of environmental factors (mean summer temperatures less than 10°C in freshwater and 7°C in the sea), a large growth variability is noted among individuals. It is concluded that scales can be used for demographic studies, with the condition that determinations be validated at all ages.

Keywords : *Salmo trutta*, sea trout, subantarctic, scale reading, age criteria.

Résumé

Une analyse des écailles de truites acclimatées aux îles Kerguelen, archipel du domaine subantarctique, a permis de démontrer la périodicité annuelle des anneaux par différentes méthodes donnant des résultats convergents (analyse des fréquences de longueur, marquage-recapture, chronologie de l'apparition des anneaux sur la marge des écailles). Après un long arrêt de croissance hivernal, l'anneau apparaît sur la marge de l'écaille en octobre-novembre, lors de la reprise de croissance. Les critères objectifs d'identification de l'anneau sont identiques pour les truites de mer et pour les truites non migratrices; ils mettent en évidence un arrêt complet de croissance plutôt qu'un changement de rythme correspondant à un ralentissement de cette dernière. Les basses températures hivernales (5 mois à moins de 3°C) alliées à une faible disponibilité de faune endogène expliquent l'arrêt de croissance. Malgré les faibles variations saisonnières des facteurs environnementaux (températures moyennes estivales ne dépassant pas 10°C en eau douce et 7°C en mer), on constate une grande variabilité de la croissance scalaire entre individus. En conclusion, les écailles peuvent être utilisées pour les études démographiques, sous réserve de validation des déterminations à tous les âges.

Mots-clés : *Salmo trutta*, truite de mer, subantarctique, scalimétrie, critères d'âge.

INTRODUCTION

La détermination de l'âge est indispensable dans les études de dynamique des populations animales. Parmi les nombreuses techniques existant en biologie des pêches, la scalimétrie est la plus utilisée pour les Salmonidés (Johnston, 1905; Dahl, 1910; Menzies, 1920; Nall, 1930; Jarvi et Menzies, 1936; etc.) car elle présente des avantages décisifs, liés à la nécessité de garder le poisson vivant : les écailles sont plus faciles à prélever, conserver, préparer et examiner que d'autres structures osseuses.

La valeur des résultats dépend étroitement de la validation correcte de la méthode d'étude des écailles (Beamish et McFarlane, 1983). En scalimétrie, la détermination de l'âge se fait à partir de l'examen de structures scalaires dont la définition et l'interprétation reposent sur une part de subjectivité plus ou moins importante. Les efforts de rationalisation et de standardisation consentis actuellement (Troade et Prouzet, 1986) tendent à supprimer cette part de subjectivité qui reste encore un obstacle majeur à l'automatisation des lectures d'âge. Dans cette optique, deux problèmes importants doivent être considérés :

- la définition objective, non ambiguë, des structures périodiques dont l'examen permet de déterminer l'âge;

- la validation de la périodicité annuelle de ces structures et leur pertinence relative en tant que critère de détermination de l'âge.

D'une façon générale, une très grande variabilité des structures scalaires est notée chez les Salmonidés en fonction du milieu ou de la population considérée (Graham, 1929; Nall, 1930; Jarvi et Menzies, 1936; Mosher, 1968). En particulier, la truite commune, *Salmo trutta* L., peut présenter dans une même population différentes formes allant de l'individu sédentaire au poisson migrateur, possédant chacune des caractéristiques scalaires bien différenciées. Une telle population, ayant une origine connue, existe aux îles Kerguelen (Davaine et Beall, 1982), terres situées légèrement au sud de la convergence antarctique. Cette situation géographique très particulière confère aux populations des truites acclimatées un statut unique et original, qui les différencie des populations introduites dans des environnements comparables (îles Falkland, Terre de Feu) et justifie leur étude détaillée.

La présence d'anneaux ressemblant à des marques périodiques a été constatée sur les écailles de ces truites. Le but du présent travail est de vérifier la formation régulière des structures annulaires sur les écailles des différentes formes de poissons capturés, d'en déterminer la périodicité et d'en établir les critères d'identification les plus fiables qui serviront de références pour les déterminations d'âge et les calculs de croissance. A l'occasion de l'établissement de cet étalonnage, nous décrivons une méthodologie générale utilisable chez les salmonidés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le milieu

Les îles Kerguelen, district des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF), sont situées à la limite de l'océan Indien Sud et de l'océan Austral entre 48°27' et 50° de latitude S et 68°27' et 70°35' de longitude E (fig. 1), légèrement au sud du front polaire ou convergence antarctique (Jacques et Treguer, 1986). Bien que baignées par les eaux antarctiques, les îles Kerguelen, de par leur latitude relativement peu élevée, appartiennent biogéographiquement au domaine subantarctique (Stonehouse, 1982). Les eaux froides (fig. 2) influencent profondément le climat caractérisé par des saisons peu marquées, des étés froids 6 à 8°C et des hivers peu rigoureux (0 à 2°C). Les précipitations sont régulières et assez abondantes (790 mm par an). De nombreuses petites rivières sillonnent les quelque 6 000 km² de l'île principale. Les débits sont très variables avec des étiages prononcés en été, mais aussi en hiver en raison du gel. Dans la rivière Norvégienne, petit fleuve de la Péninsule Courbet (fig. 1), la température moyenne de l'eau reste inférieure à 2°C pendant 3 mois de l'année et ne dépasse 7°C que pendant la période estivale (fig. 2).

Les populations

Les eaux douces des îles Kerguelen ne contiennent aucune espèce de poisson indigène. Les truites faisant l'objet de l'étude ont été échantillonnées dans trois cours d'eau : les rivières Norvégienne, des Albatros et du Château (fig. 1). Seule cette dernière rivière a été empoisonnée en 1962 avec une vingtaine de sujets d'élevage de 4 ans. En conséquence, la colonisation des autres rivières n'a pu se faire que par la mer. Les populations présentent une grande homogénéité entre rivières, due à une origine commune et à des échanges fréquents (Thomas *et al.*, 1981), mais dans chaque rivière, deux groupes de truites peuvent être distingués sur la base de caractéristiques externes, morphométriques et comportementales :

- truites de « rivière », considérées comme non-migratrices car elles possèdent une robe (faciès) brune tachetée de points noirs et rouges, une taille dépassant rarement 40 cm, et des écailles offrant à première vue une croissance régulière et faible; ces poissons sont recapturés, à quelques exceptions près, dans leur rivière d'origine;

- truites de « mer » ou migratrices, avec une robe argentée, argentée-rosée ou rosée, sans points rouges, des écailles à croissance hétérogène et une taille souvent importante; le comportement migratoire est mis en évidence par les recaptures de truites marquées ailleurs que dans leur rivière d'origine.

L'échantillonnage a été effectué par différentes méthodes tout au long de l'année : pêche au lancer ou à l'électricité dans les trois cours d'eau, piégeage près de l'embouchure de la rivière Norvégienne (Beall, 1979; Thomas *et al.*, 1981). Les données concernant

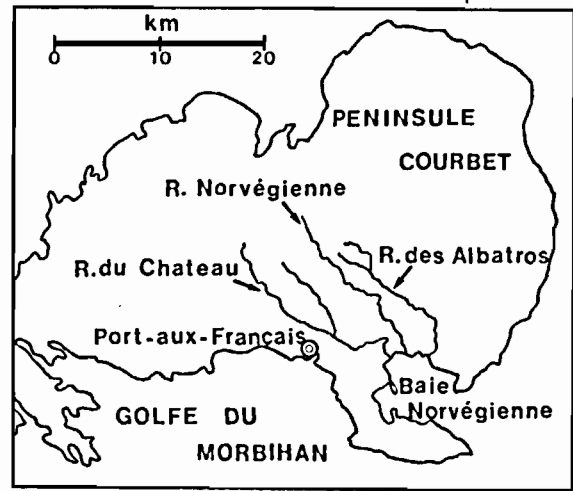
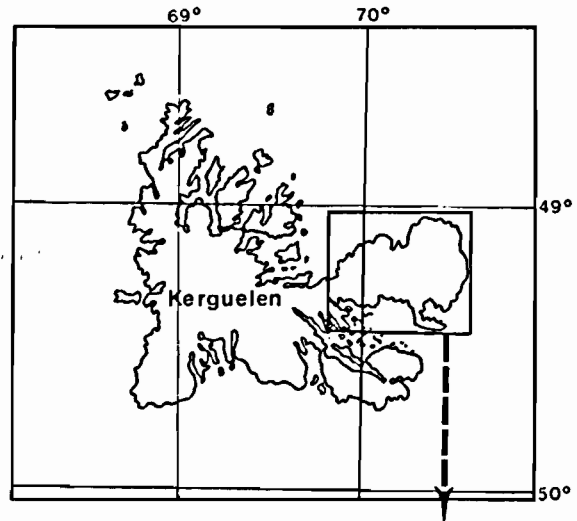
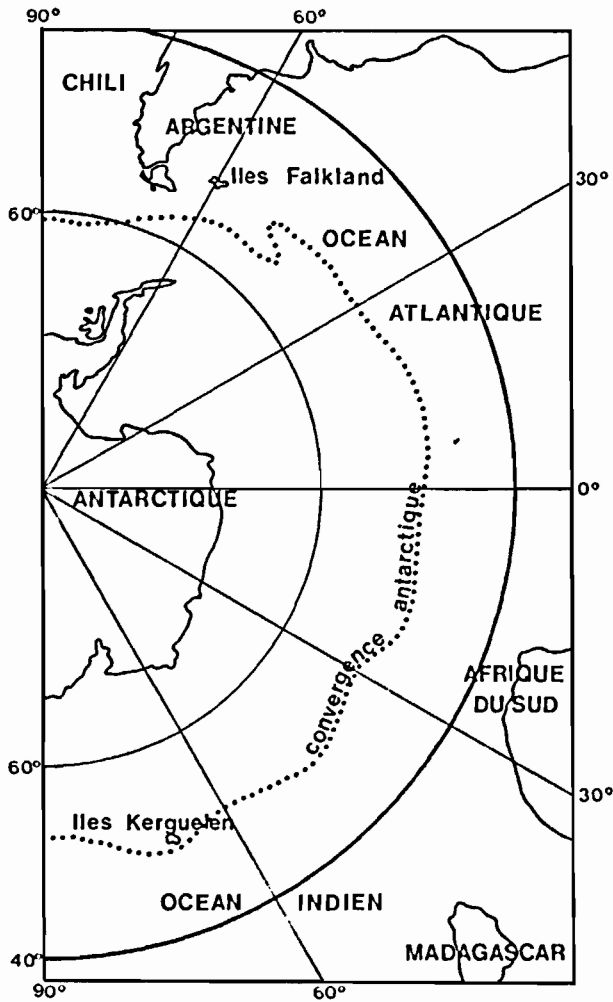


Figure 1. — Situation de Kerguelen dans l'océan Indien Sud, carte de l'île et des rivières étudiées.
 Situation of Kerguelen in the Southern Indian Ocean, map of the island and of the streams considered in this study.

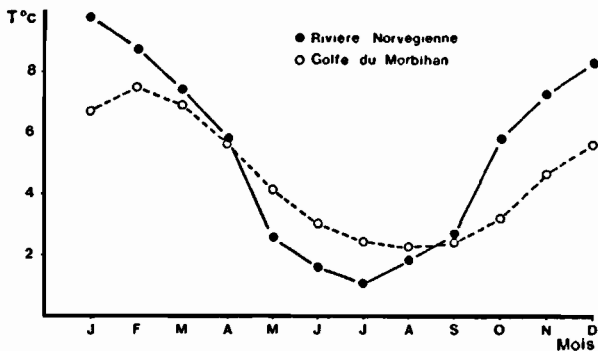


Figure 2. — Températures moyennes mensuelles de l'eau dans le golfe du Morbihan devant Port-aux-Français (1972 à 1974, 1976, calculées d'après Delepine et al., 1982) et dans la rivière Norvégienne (1973 et 1978).

Mean monthly water temperatures in the Golfe du Morbihan near Port-aux-Français (1972-1974, 1976, from Delepine et al., 1982) and in the Norvegienne river (1973 and 1978).

les circonstances de la capture (date, lieu, mode de pêche, météorologie), et les caractéristiques du poisson (longueur à la fourche, poids, robe, présence d'une marque — agrafe métallique, étiquette dorsale Carlin ou ablation de nageoire, sexe et maturité des

gonades) sont enregistrées, et de 10 à 50 écailles sont prélevées entre la ligne latérale et la nageoire dorsale.

Analyse scalimétrique

Dans le cadre de cette étude, l'analyse scalimétrique a porté sur un échantillon de 1944 truites de « mer » contrôlées dans les trois rivières de la baie Norvégienne, principalement pendant les périodes hivernales (1970 à 1980), et sur différents sous-ensembles des quelques milliers de truites de « rivière » capturées tout au long de l'année dans la rivière Norvégienne de 1971 à 1979.

Après prélèvement, les écailles sont envoyées au laboratoire en métropole où elles sont montées, lues et mesurées. Pour chaque poisson, 4 à 6 écailles ne comportant pas de défaut sont sélectionnées parmi les plus régulières de l'échantillon disponible. Après nettoyage dans de la soude à 10%, elles sont montées entre lame et lamelle dans une goutte d'eau glycinée puis stockées dans des boîtes de préparation. Elles sont analysées sur l'écran d'un projecteur de profil (Projectina ou Orama 500) aux grossissements de 30, 50 ou 100. Un âge est alors donné à chaque poisson

(système européen simplifié de notation des âges; Koo, 1962) en fonction du nombre d'annuli identifiés sur les écailles. Un annulus, ou anneau annuel, est défini comme toute zone, marque ou bande formée annuellement (Chugunova, 1959) qui correspond à un arrêt ou ralentissement de croissance.

Afin de mettre en évidence et déterminer la périodicité de la formation des structures annulaires observées sur les écailles, plusieurs méthodes, directes ou indirectes, ont été employées : analyse des fréquences de taille, marquage-recapture, chronologie de l'apparition de l'anneau sur la marge des écailles (d'après Van Oosten, 1928; Hile, 1941; Vibert et Lagler, 1961; De Bont, 1967; Daget et Le Guen, 1975).

Les marques périodiques (annuli, appelés plus simplement anneaux) sont identifiées selon des critères qui dépendent de variations dans la configuration des circuli, microstructures élémentaires ornementant la surface externe du champ antérieur de l'écaille (Cooper, 1951; De Bont, 1967). Ces variations peuvent être causées par la présence d'une ligne discontinue ou d'un resserrement entre deux zones de croissance homogène, le recouvrement des derniers circuli de la croissance antérieure par les premiers circuli de la nouvelle croissance, la fusion ou l'érosion de circuli (Hile, 1941; Beckman, 1942; Cooper, 1951; Koo, 1962; Mosher, 1968; Tesch, 1968; Daget et Le Guen, 1975). Ces critères ont été évalués en examinant leur fréquence sur des écailles de truites marquées et recapturées au moins un an plus tard et uniquement pour les anneaux repérés avec certitude dans la zone correspondant à l'intervalle entre les captures. D'autres critères d'identification de l'anneau ont également été

considérés. Celui-ci doit être facilement identifiable (netteté) sur tout l'échantillon d'écailles du poisson (répétitivité), et il doit être visible sur tout le champ antérieur (continuité) de l'écaille (Vibert et Lagler, 1961; Regier, 1962; Linfield, 1974; Daget et Le Guen, 1975). La netteté de l'anneau est appréciée par une note arbitraire sur une échelle variant de 0 (anneau indiscernable) à 3 (anneau parfaitement identifiable). La répétitivité est indiquée par la fréquence des observations d'un anneau à la même place relative sur l'échantillon d'écailles d'un même poisson. La continuité est évaluée par le pourcentage du champ antérieur de l'écaille occupé par l'anneau. La normalité des distributions et les différences de fréquence entre critères ont été testées par le test du χ^2 .

RÉSULTATS

Des structures annulaires sont bien visibles sur les écailles présentées à la figure 3. Les anneaux indiqués montrent un ou plusieurs des critères retenus : discontinuité (fig. 3a), recouvrement (fig. 3b), resserrement (fig. 3c), érosion (fig. 3d) ou fusion de circuli (fig. 3e), entre des zones de circuli faiblement (fig. 4a = truite de rivière) ou fortement (fig. 4b = truite de mer) espacés. Une étude préliminaire suggère que la disposition régulière de ces anneaux correspond à une périodicité saisonnière, aussi bien pour les phases de croissance en eau douce qu'en mer.

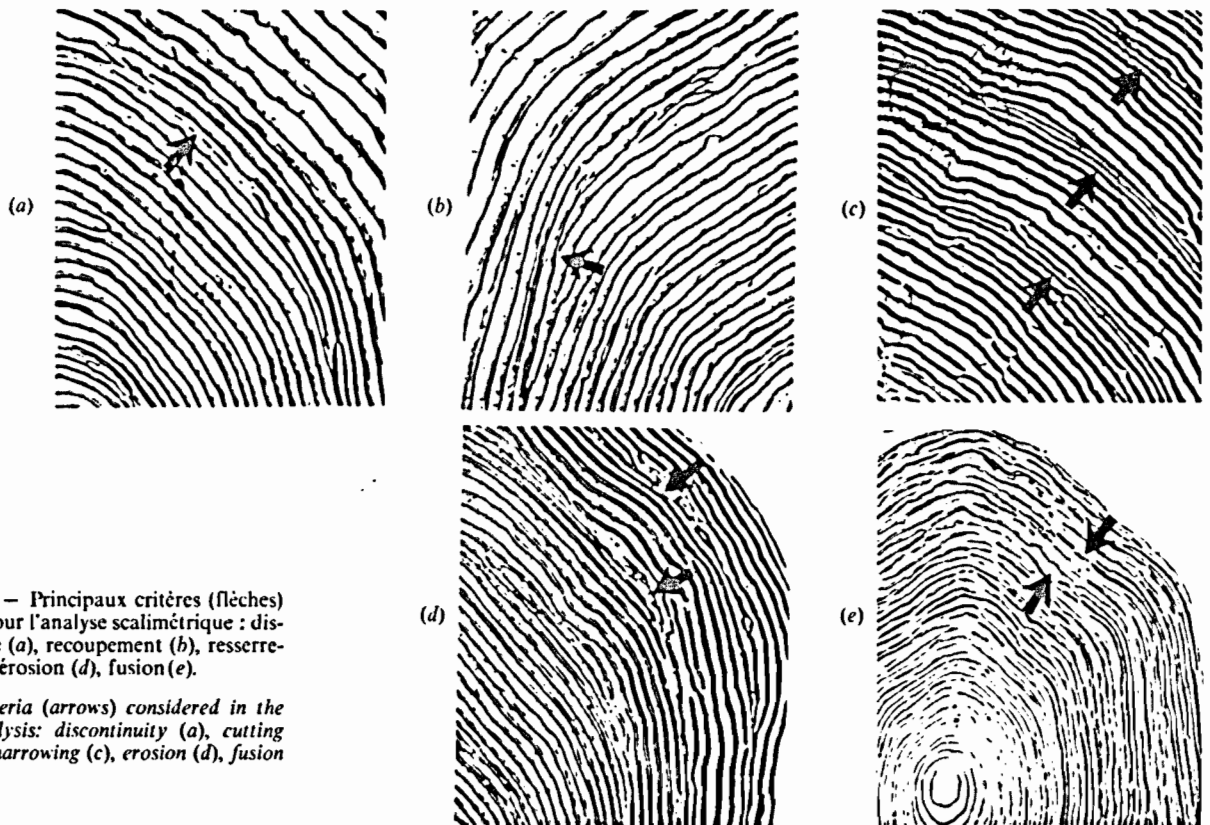


Figure 3. — Principaux critères (flèches) retenus pour l'analyse scalimétrique : discontinuité (a), recouvrement (b), resserrement (c), érosion (d), fusion (e).

Main criteria (arrows) considered in the scale analysis: discontinuity (a), cutting over (b), narrowing (c), erosion (d), fusion (e).

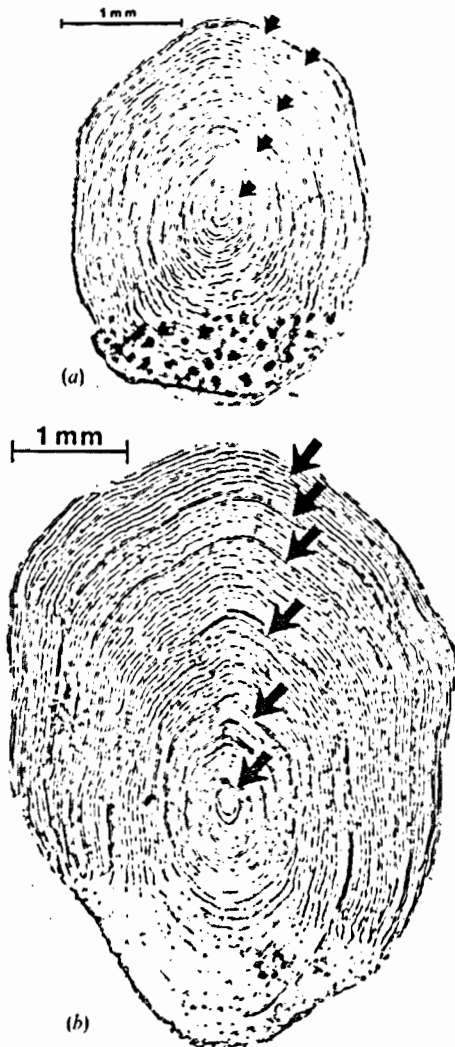


Figure 4. — Écailles de truites : forme de rivière (a) et forme migratrice (b). Noter le changement de croissance chez b. Les anneaux sont indiqués par des flèches.

Trout scales: river form (a) and migratory form (b). Note growth change in b. Rings are shown by arrows.

Périodicité

Fréquence des longueurs

Des effectifs importants de truites sont capturés lors des inventaires d'été (décembre-mars) dans la rivière Norvégienne. Selon la méthode de Petersen (1895), les distributions des longueurs présentent des modes successifs (fig. 5a) qui peuvent être assimilés à des groupes d'âge. Au cours de l'inventaire de l'été 1977, des truites de très petite taille correspondant au premier mode de la distribution ont été capturées. Elles ne présentent pas d'anneaux (fig. 5b) et sont donc vraisemblablement des alevins de l'année, la période de fraie pour la truite à Kerguelen se situant en juillet-août (Thomas *et al.*, 1981). Le groupe d'âge suivant présente un anneau et correspond au deuxième mode. Le groupe 2 se superpose encore assez bien au troisième mode. Ceci indique qu'il existe

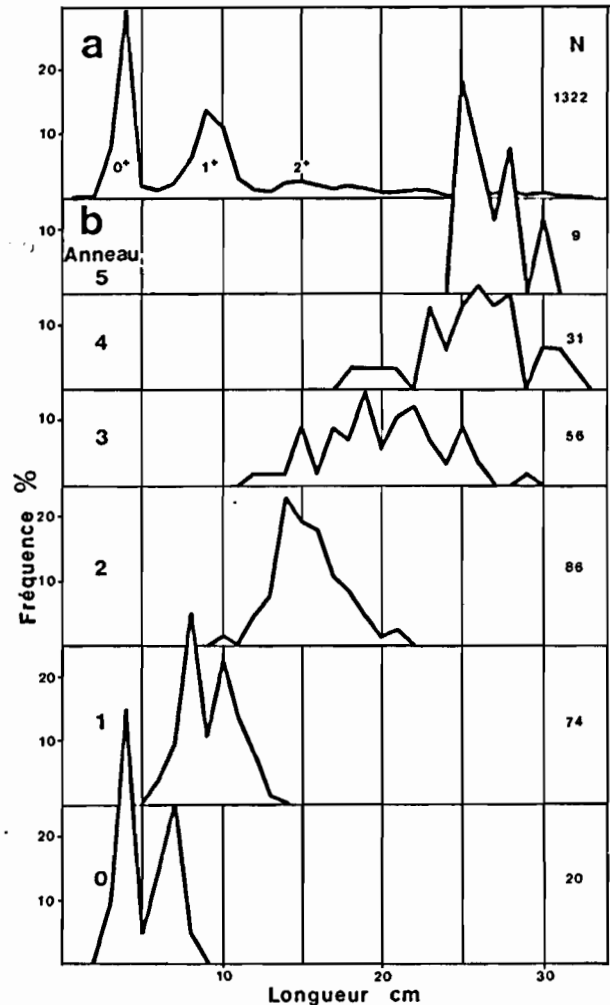


Figure 5. — Distribution des tailles des poissons capturés lors d'un inventaire de population dans la rivière Norvégienne, février 1977 (a) et répartition selon le nombre d'anneaux lus sur les écailles d'un échantillon de truites (b); N=effectifs.

Length frequency distribution of fish captured during a population inventory in the Norvégienne river in February 1977 (a), and breakdown according to the number of rings read on the scales of a sample of trout (b); N=sample size.

une corrélation entre le nombre d'anneaux et la croissance. Par la suite, les modes deviennent difficilement identifiables en raison de différences importantes de croissance individuelle. Cependant, les deux premiers groupes d'âge présentent deux pics distincts indiquant peut-être des erreurs de détermination, une périodicité non annuelle ou une mauvaise représentativité de l'échantillon, ce qui ne permet pas à ce stade d'établir la périodicité.

Pour l'ensemble de l'échantillon de truites de mer capturées de 1970 à 1980, la représentation des distributions des longueurs en fonction du nombre d'anneaux observés sur les écailles pendant la phase de croissance marine montre que la croissance moyenne est monotone (fig. 6b). Les principaux modes de longueur augmentent avec l'âge et coïncident avec les premiers pics de la distribution de l'ensemble des captures pour les 3 premiers groupes d'âge (fig. 6a). Cette correspondance, malgré la forte variabilité des

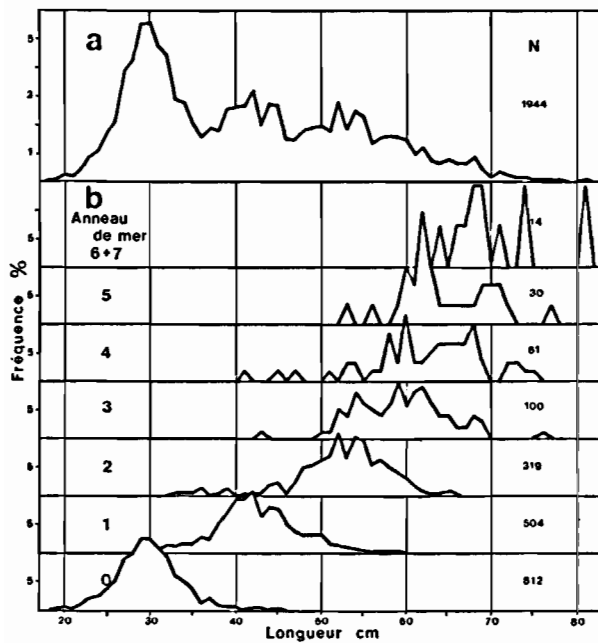


Figure 6. — Distribution des tailles de l'ensemble des truites de mer capturées de 1970 à 1980 (a) et répartition selon le nombre d'anneaux comptés pour la période marine (b); N=effectifs.

Length frequency distribution of all the sea trout caught from 1970 to 1980 (a) and breakdown according to the number of rings counted during the sea life period (b); N=sample size.

tailles et la plurimodalité observées dans chaque groupe d'âge tend à indiquer que la méthode d'attribution des âges est globalement correcte.

La probabilité que les pics représentent bien des groupes d'âge a été testée en suivant la progression de la taille modale dans des échantillons successifs de truites de mer capturées de 1977 à 1980 pendant la période hivernale (avril-octobre) en eau douce, lorsque la croissance est ralentie ou arrêtée (fig. 7). On retrouve d'une année sur l'autre les modes d'une même « classe d'âge » décalés régulièrement vers la droite et augmentés d'un anneau. La périodicité de l'apparition des anneaux semble donc annuelle. Toutefois, le recouvrement et l'étalement très importants des groupes d'âge sont confirmés, y compris chez les plus jeunes poissons. Ils peuvent être liés à la présence de plusieurs groupes d'âge de smolts ou à la possibilité que certaines truites d'un groupe d'âge donné forment un anneau sur les écailles à des périodes différentes de l'hiver. Ceci rend difficile l'interprétation des structures de taille et nécessite la détermination par d'autres méthodes de la périodicité et du moment de formation des anneaux.

Marquage

L'examen d'écailles de truites marquées et recapturées après des intervalles de temps connus montre qu'en moyenne il se forme un anneau par an (tabl. 1). Ainsi, une truite marquée en mars 1972 a été recapturée en septembre 1976, 4 ans et 6 mois plus tard (fig. 8). Dans l'intervalle correspondant au temps

écoulé, quatre anneaux sont nettement visibles. Sur l'écaille de la première capture (fig. 8a), il n'y a pas d'anneau périphérique, mais celui-ci est nettement apparent sur l'écaille de la deuxième capture à la place correspondant à la marge de l'écaille lors de la première capture (fig. 8b). Il s'est donc formé après le mois de mars (fin d'été austral). Sur l'écaille de la deuxième capture, en fin d'hiver, il n'y a toujours pas d'anneau périphérique. Les anneaux seraient donc formés après l'hiver.

Structure marginale de l'écaille

L'évolution mensuelle des distributions des nombres de circuli après le dernier anneau visible sur la portion marginale des écailles est représentée à la figure 9 sous forme d'histogrammes de fréquences relatives pour des échantillons de truites de rivière collectés tout au long de l'année de 1972 à 1978. Des tests de χ^2 indiquent que seuls les échantillons de juin ($p < 0,025$) et novembre ($p < 0,025$) diffèrent de la distribution normale. Pour le mois de juin, l'effectif de l'échantillon est faible et les deux modes ne sont pas très écartés. En novembre, la distribution est nettement bimodale et l'un des modes, voisin de 0, indique l'apparition d'un nouvel anneau à cette époque. La figure 10 montre que le nombre moyen de circuli est le plus bas en novembre et décembre, et le plus élevé entre mars et octobre; en juin, cette moyenne est proche de celle des mois précédents et suivants. Ces observations suggèrent que la bimodalité observée figure 9 pourrait être due à une forte variabilité de croissance entre classes ou groupes d'âge.

Les nombres de circuli après 1, 2 ou 3 anneaux sont représentés mensuellement à la figure 11 pour les deux classes d'âge les plus représentatives en effectifs.

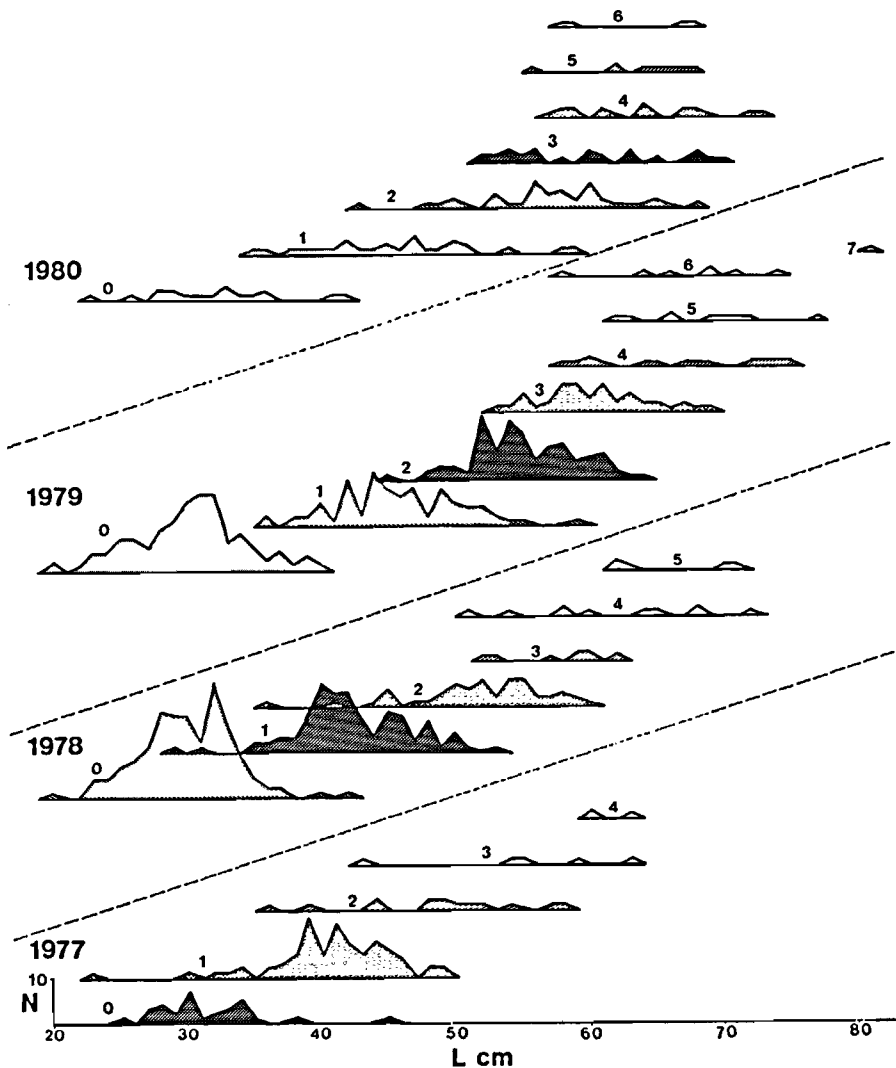
Tableau 1 — Nombre d'anneaux identifiés dans l'intervalle (années) entre deux captures, pour des truites de mer possédant des écailles lisibles (non régénérées) à la première et à la deuxième capture.

Number of rings identified during the period (years) between two captures, for sea trout having readable (non regenerated) scales at the first and second capture.

Nombre d'anneaux lus	Années entre les captures					Total
	1	2	3	4	5	
0	4					4
1	30	2				32
2	3	16	1			20
3			3	1		4
4				3		3
5					2	2
Total	37	18	4	4	2	65
Moyenne	0,97	1,89	2,75	3,75	5	

Figure 7. — Répartition des tailles de truites de mer capturées de 1977 à 1980 dans les rivières du Château et Norvégienne, selon le nombre d'anneaux lus sur les écailles pendant la phase de croissance marine. Les distributions portant les mêmes symboles d'une année de capture à l'autre correspondent à des truites de la même classe de recrutement marin. Les distributions en blanc correspondent à des échantillons trop petits pour être distingués séparément.

Length frequency distributions of sea trout caught from 1977 to 1980 in the Château and Norvégienne rivers, according to the number of rings read on scales during the marine growth phase. Distributions with the same symbol from one catch year to the next correspond to the same class of marine recruitment. Small samples are indicated by open distributions.



L'évolution mensuelle est identique pour les deux cohortes. L'apparition de l'anneau à partir d'octobre, mais surtout en novembre, est confirmée. Le nombre de circuli se stabilise pendant la période hivernale entre mai et octobre. Il existe cependant une variabilité annuelle importante entre cohortes quant au nombre de circuli à un âge donné : au cours du deuxième hiver, il se stabilise à 17 circuli pour la classe 71 et à seulement 12 ou 13 pour la classe 70.

Une deuxième source de variabilité provient de différences liées à l'âge. Pour un échantillon de truites de mer capturées à différentes périodes de l'année entre 1970 et 1980 et séparées en 2 groupes selon l'âge de smolt (2.+, 2.1+ et 3.+, 3.1+), une stabilisation du nombre de circuli est observée à partir d'avril ou mai (fig. 12) à une valeur moyenne qui tend à diminuer avec le temps passé en mer. Comme chez les truites de rivière et malgré la faiblesse des effectifs capturés entre novembre et février, période pendant laquelle les truites sont en mer, le nouvel

anneau semble se former en octobre-novembre. L'apparition de l'anneau à cette date explique en partie l'étalement vers la gauche des distributions des groupes d'âge 1 et 2 (fig. 6).

Critères d'identification des anneaux

Les fréquences des principaux critères utilisés dans les déterminations d'âge sont présentées aux tableaux 2 et 3 pour des truites marquées et recapturées une ou deux fois dans les rivières de la baie Norvégienne. Seuls sont répertoriés les annuli formés dans l'intervalle entre les captures. Chez les truites de rivière comme chez les truites de mer, la grande majorité des écailles présentent les anneaux attendus (93,9 et 92,5% respectivement; différence non significative entre les deux formes). Les anneaux sont présents sur plus de 95% des écailles jusqu'à 5 ans pour les truites

de rivière et jusqu'à la quatrième année post-migratoire pour les truites de mer. Ces anneaux sont moins nettement visibles sur les écailles de truites sédentaires que sur celles de truites migratrices. Dans les deux cas, ils occupent plus de 75% du champ antérieur des écailles. En règle générale, répétitivité, netteté et

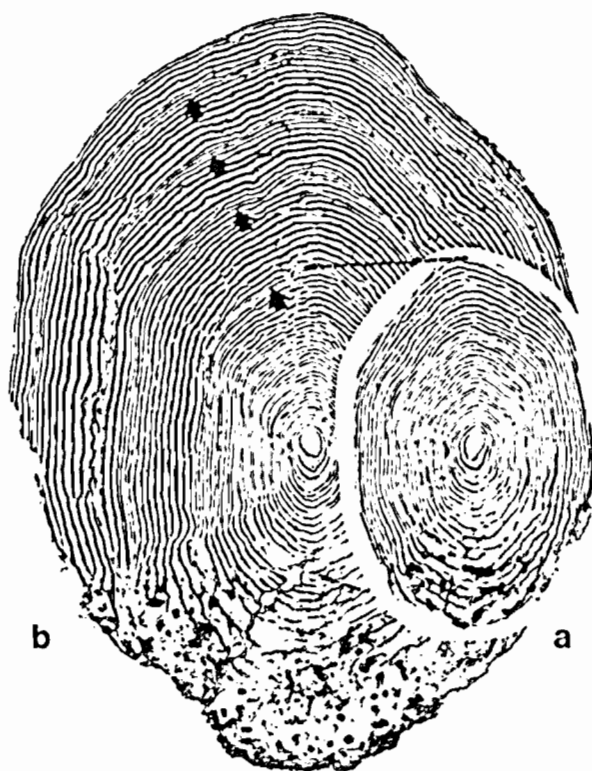


Figure 8. — Écailles d'une truite de mer marquée en mars 1972 (a) et recapturée en septembre 1976 (b).

Scales of a sea trout marked in March 1972 (a) and recaptured in September 1976 (b).

continuité diminuent sensiblement à partir de la cinquième année de croissance en eau douce ou en mer.

Le critère d'identification le plus constant est la présence d'une discontinuité (fig. 3a) qui est moins affectée par l'âge que les autres critères. Le recouplement (fig. 3b) est caractéristique de deux anneaux sur trois, mais diminue sensiblement avec l'âge. Le resserrement n'est constaté que sur le tiers des anneaux, surtout chez les poissons jeunes. Les deux formes de truites présentent les mêmes caractéristiques quant à la fréquence de ces critères et à leur répartition en fonction de l'âge.

Les critères d'érosion et de fusion présentent par contre de nettes différences de fréquence entre les truites sédentaires et les truites migratrices. La fusion est visible sur 36% des anneaux de truites sédentaires, avec un maximum à 5 ans, mais seulement sur 18% des truites de mer ($p < 0,005$, test de χ^2). A l'inverse,

le critère d'érosion est bien plus fréquent chez les truites de mer ($p < 0,005$). Elle augmente avec l'âge jusqu'aux troisième et quatrième anneaux post-migratoires.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Caractéristiques scalaires

Les structures annulaires observées sur les écailles des truites acclimatées à Kerguelen correspondent bien à des marques périodiques annuelles. Trois méthodes différentes donnent des résultats convergents et complémentaires pour les différents formes de truites considérées. La méthode de Petersen permet d'identifier les modes dans une distribution des longueurs en relation avec la répartition par groupes d'âge, mais n'est valide que pour les deux ou trois premiers groupes à partir de la naissance ou du recrutement dans le milieu marin. La recapture de poissons marqués après un intervalle de temps connu indique bien la formation d'un anneau par an. Clutter et Whitesel (1956) considèrent cette concordance comme la preuve absolue, mais la méthode ne donne pas de précision sur la période d'apparition de l'annulus. Depuis Hoffbauer (1898), on sait que la croissance de l'écaille, le nombre de stries (circuli) et l'espacement entre celles-ci varient en fonction de la croissance corporelle. L'étude de la structure marginale de l'écaille, portant les circuli en cours de formation, permet d'établir avec certitude le moment de la formation de l'anneau et sa périodicité (Van Oosten, 1928; De Bont, 1967; Linfield, 1974). Malgré la faiblesse de certains échantillons mensuels, l'évolution du nombre de circuli après le dernier anneau chez les jeunes truites de rivière ou de mer de Kerguelen indique un arrêt pratiquement total de la croissance de l'écaille pendant une longue période, entre avril et octobre. Le nouvel anneau n'apparaît qu'après la reprise de croissance en octobre-novembre. Cet annulus, bien formé et net (tabl. 2 et 3) est identifié par deux critères principaux, la discontinuité d'un circulus (80% des cas) et le recouplement de 2 à 4 circuli (63 à 70% des observations).

Le mécanisme de formation des circuli permet d'expliquer les caractéristiques de l'annulus. D'après Wallin (1957), le circulus commence à se former à partir d'un point unique sur le bord antérieur du plus grand rayon de l'écaille, dans la zone ostéoïde à peu de distance de la marge (Olson et Watabe, 1980; Sire, 1980). Il se développe graduellement le long de la périphérie, de façon plus ou moins continue et, à n'importe quel moment de l'année, on peut trouver plusieurs circuli en cours de formation qui se terminent en différents endroits marginaux de l'écaille (Beckman, 1942; fig. 13). De nouveaux circuli apparaissent sur la partie antérieure avant que les précédents ne se terminent sur les parties postérieures ou latérales (Sire, 1980). Lorsque la croissance s'arrête, les circuli du bord de l'écaille ne sont pas terminés,

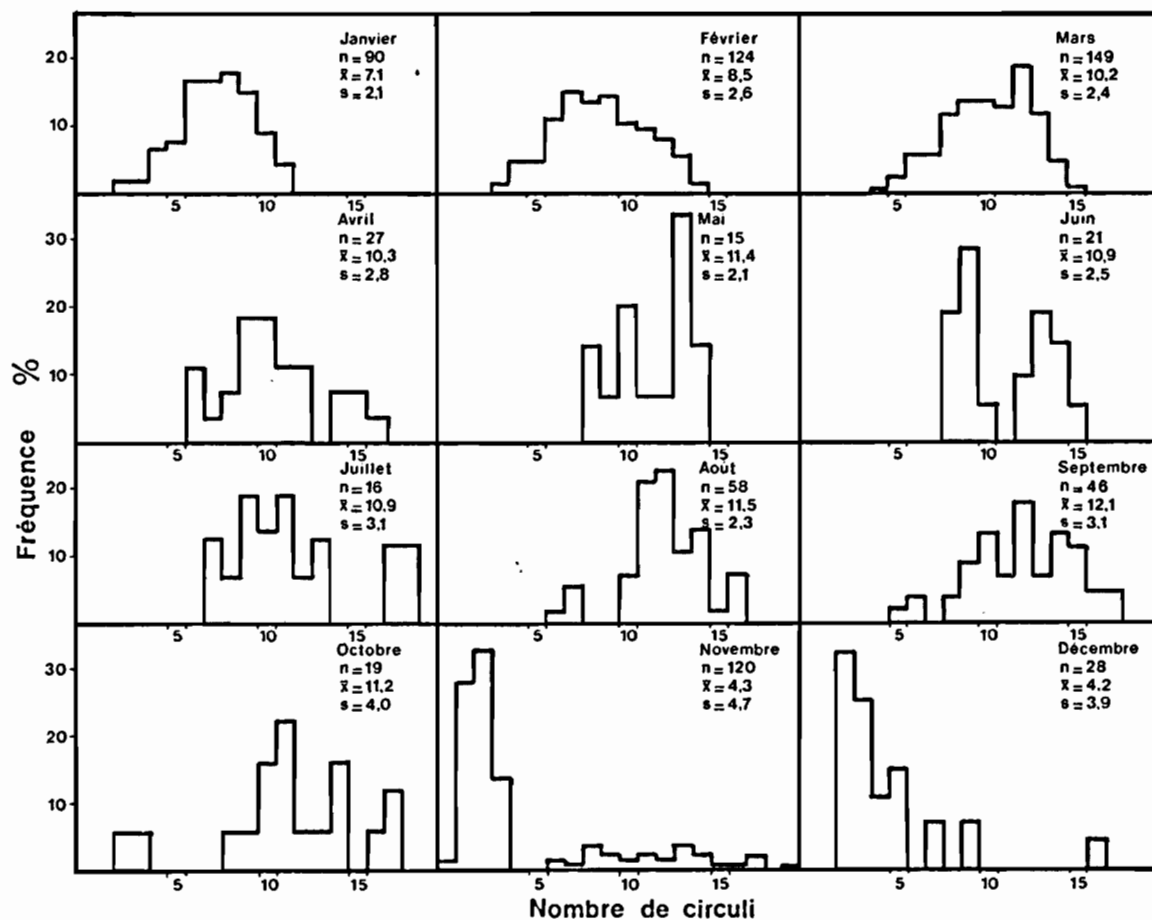


Figure 9. — Évolution mensuelle de la croissance de l'écaïlle (nombre de circuli après le dernier anneau) sur un échantillon de truites de rivière de différents âges (1 à 4 anneaux) capturées dans la rivière Norvégienne entre 1972 et 1978; n=effectif, \bar{x} =moyenne de l'échantillon, s=écart-type.

Monthly scale growth (number of circuli after last annulus) on a sample of river trout with from 1 to 4 rings, captured in the Norvégienne river from 1972 to 1978; n=sample size, \bar{x} =sample mean, s=standard deviation.

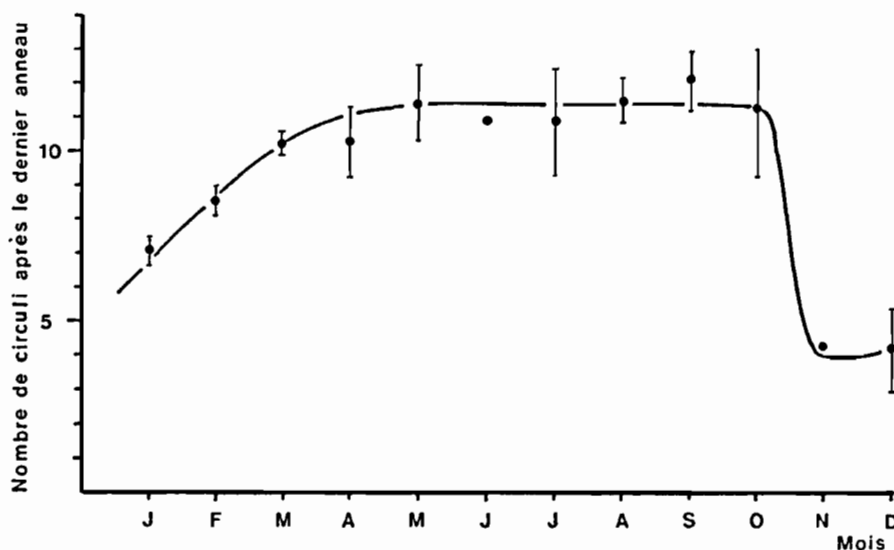


Figure 10. — Cycle saisonnier de formation de l'anneau sur un échantillon d'écaïlles de truites de rivière de différents âges (1 à 4 anneaux) capturées dans la rivière Norvégienne entre 1972 et 1978. Le trait vertical sur chaque point représente les limites de confiance à 95% de la moyenne, sauf lorsque les données de l'échantillon ne sont pas normalement distribuées; courbe tracée à l'œil.

Seasonal cycle of ring formation on a sample of scales from trout with different ages (1-4 rings) captured in the Norvégienne river from 1972 to 1978. Vertical bar on each point indicates 95% confidence limits of the mean, except when sample data are not normally distributed; curve drawn by eye.

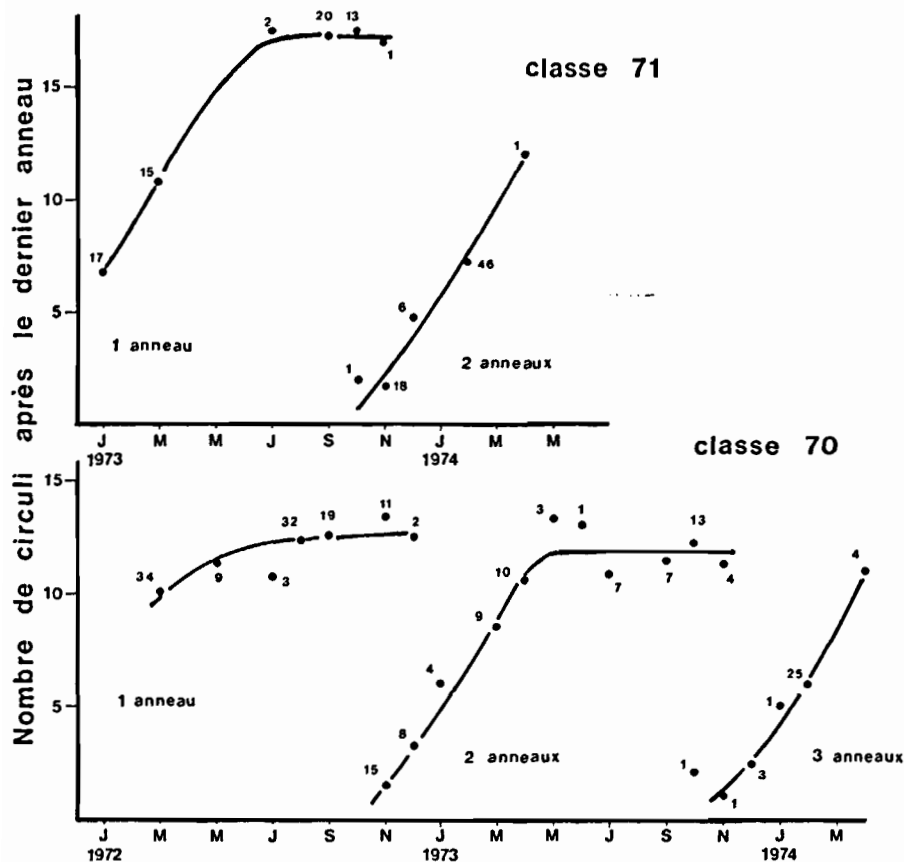


Figure 11. — Période de formation de l'anneau pour les classes d'âge 1970 et 1971, d'après des échantillons d'écaillés présentant de 1 à 3 anneaux. Les truites ont été capturées entre mars 1972 et avril 1974. Les effectifs sont indiqués à côté de chaque point. Courbes tracées à l'œil.

Ring formation period for the 1970 and 1971 age classes, from scale samples showing from 1 to 3 rings. Trout were captured between March 1972 and April 1974. Sample size indicated near each point. Curves drawn by eye.

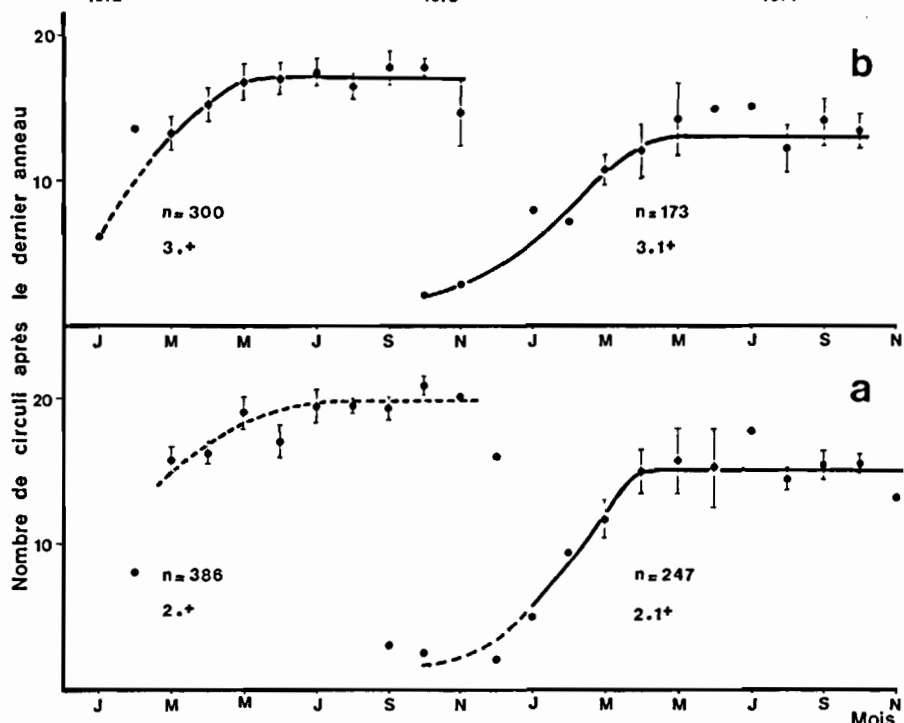


Figure 12. — Évolution mensuelle des nombres de circuli après le dernier anneau visible pour des truites présentant un passage en mer (âge de smolt) après le deuxième (a) ou le troisième (b) anneau. Les traits verticaux indiquent les limites de confiance à 95% des moyennes (effectifs >10). Courbes tracées à l'œil. Age: 3.1+, truite ayant passé 3 années révolues en eau douce, une année révolue et une deuxième année incomplète en mer.

Monthly evolution of numbers of circuli after last ring for trout showing smolt migration after the second (a) or third (b) ring. Vertical bars show 95% confidence limits of the means (sample size >10). Curves drawn by eye. Age: 3.1+, trout which has spent 3 full years in fresh water, and one full year and one second incomplete year in the sea.

mais la calcification continue sur les parties de circuli déjà formés (Wallin, 1957; Sire, 1980). A la reprise de croissance, le premier circulus se développe symétriquement par rapport au grand axe (Hellowell, 1974) et entoure l'écaillé en recoupant les circuli incomplets de la croissance précédente. La figure 13 montre bien sur l'écaillé d'une jeune truite de mer capturée en août la symétrie par rapport au grand axe des 4 derniers

circuli incomplets. Le caractère discontinu du dernier circulus en cours de formation lors de l'arrêt de croissance apparaît également.

Le long arrêt de la croissance scalaire explique aussi la faible importance du critère resserrement, qui n'affecte que 30% des anneaux et n'implique qu'un petit nombre de circuli (fig. 3c). Ce critère est pourtant couramment utilisé dans les études concernant les

Tableau 2 — Caractéristiques des anneaux déterminés avec certitude sur les écailles d'un échantillon de 75 truites de rivière marquées et recapturées lors des inventaires de 1977, 1978 et 1979 dans la rivière Norvégienne (plusieurs anneaux par truite ont pu être examinés en raison de captures multiples ou d'intervalles entre les captures supérieurs à 1 an; plusieurs écailles ont été lues par anneau).

Characteristics of rings identified with certainty on scales of a sample of 75 river trout tagged and recaptured during population inventories in 1977, 1978 and 1979 in the Norwegian river (several rings per trout may have been examined because of multiple captures or time intervals between captures greater than one year; several scales were read for each ring).

Caractéristiques	Anneaux						Ensemble
	2	3	4	5	6	7-9	
(a) de l'anneau							
● répétitivité (%)	100	100	98,2	95,2	70	28,6	93,9
● netteté	2,19	2,14	2,01	1,44	0,88	0,18	1,83
● continuité (%)	86,0	84,6	83,9	67,8	43,5	3,6	75,9
(b) des circoli							
● discontinuité (%)	81,2	83,1	89,4	84,1	67,5	28,6	81,4
● recoupement (%)	85,5	78,9	67,3	55,6	32,5	0	66,9
● resserrement (%)	49,3	31,0	30,1	15,9	7,5	0	28,3
● fusion (%)	10,1	43,0	40,7	52,4	27,5	0	35,8
● érosion (%)	0	2,1	11,5	20,6	20,0	21,4	9,1
Anneaux examinés	17	35	30	17	13	5	117
Nombre d'écailles	69	142	113	63	40	14	441

Tableau 3 — Caractéristiques des anneaux post-migratoires déterminés avec certitude sur les écailles de 63 truites de mer marquées et recapturées dans les rivières de la baie Norvégienne, 1971 à 1980 (plusieurs anneaux par truite ont pu être examinés en raison de captures multiples ou d'intervalles entre les captures supérieurs à 1 an; plusieurs écailles ont été lues par anneau).

Characteristics of post-migration rings identified with certainty on scales of a sample of 63 sea trout tagged and recaptured in the rivers of the Norwegian bay, 1971-1980 (several rings per trout may have been examined because of multiple captures or time intervals between captures greater than one year; several scales were read for each ring).

Caractéristiques	Anneaux						Ensemble
	1	2	3	4	5	6-7	
(a) de l'anneau							
● répétitivité (%)	98,9	99,2	93,3	96,1	77,1	45,8	92,5
● netteté	2,71	2,61	2,41	1,87	0,90	0,35	2,22
● continuité (%)	92,1	91,5	85,9	70,8	31,1	19,6	78,7
(b) des circoli							
● discontinuité (%)	87,6	82,5	81,9	68,6	65,7	41,7	78,1
● recoupement (%)	75,3	85,8	59,0	51,0	17,1	12,5	63,0
● resserrement (%)	43,8	40,0	35,2	19,6	8,6	0	32,3
● fusion (%)	3,4	17,5	23,8	31,4	25,7	12,5	18,2
● érosion (%)	4,5	26,7	79,0	68,6	4,0	4,2	39,9
Anneaux examinés	19	25	21	12	7	6	90
Nombre d'écailles	89	120	105	51	35	24	424

populations des régions tempérées (Hoffbauer, 1898; Chugunova, 1959; Tesch, 1968), particulièrement les populations anadromes (Dahl, 1910; Menzies, 1920; Nall, 1930; Richard, 1980). Or, les truites de mer à Kerguelen possèdent des anneaux aussi étroits que les truites qui restent en rivière. Cet annulus étroit (fig. 3c) et la présence de tous les groupes d'âge dans les captures pendant la période hivernale (fig. 6 et 7) indiquent que les truites de mer reviennent systématiquement en eau douce pour hiverner. Les individus immatures adoptent ce comportement alors que la reproduction n'a lieu qu'après 2 ou 3 saisons passées en mer (Beall, 1979; Thomas *et al.*, 1981). L'hivernage systématique en rivière est typique des populations de Salmonidés en limite septentrionale de leur aire de répartition: truites de mer du nord de la Norvège (Hansen, communication personnelle) et omble arctique, *Salvelinus alpinus* (Mathisen et Berg, 1968).

Influence du milieu sur la croissance et la formation des circoli

La durée de l'arrêt de croissance des truites à Kerguelen correspond à la période hivernale des basses températures. Dans la rivière Norvégienne, la température moyenne mensuelle (fig. 2) varie entre 1 et 2°C pendant les 3 mois les plus froids, reste inférieure à 3°C pendant 5 mois et à 6°C pendant 7 mois (avril à octobre). Chez les poecilothermes, la température contrôle la vitesse de croissance par son action sur la vitesse des processus métaboliques et sur l'activité générale. Wingfield (1940) déduit expérimentalement qu'en dessous d'une température critique de 6°C il n'y a pas de croissance pour la truite commune, même avec de la nourriture à satiété. Au-dessus du seuil critique, la température n'est plus le facteur limitant (Weatherley, 1976) et la croissance est contrôlée par la quantité de nourriture disponible (Wingfield, 1940).

Fahy (1980) détermine un seuil de 5,6 à 6°C pour la saison de croissance de la truite de mer juvénile en Irlande. Elliott (1981) a défini l'intervalle optimum pour la croissance de la truite commune entre 7 et 17°C, la croissance sur ration maximale ayant lieu entre 4 et 19°C. Pour des rations variables, la température optimale pour la croissance décroît progressivement de 13°C avec une ration maximum à environ 4°C pour une ration juste au-dessus de la ration de maintenance (Elliott, 1975). En dessous de 4°C, l'apport énergétique nécessaire pour la croissance serait insuffisant en raison d'une combinaison de différents facteurs : activité alimentaire réduite, pertes énergétiques élevées dans les produits non utilisés et inhibition possible du métabolisme en dessous de cette température (Elliott, 1981). Les truites refusent de se nourrir entre 0,5 et 2°C.

Dans le cas des populations de truites acclimatées à Kerguelen, l'abondance de nourriture semble être un facteur limitant en raison d'une faible diversité spécifique et de la petite taille des proies disponibles en eau douce (Wojtenka et Vansteenbergh, 1982). En outre, le spectre alimentaire s'étend à des groupes rarement exploités dans les rivières européennes (Acariens, Nématodes) et les truites sélectionnent fortement les proies de taille adéquate dans la dérive. Or, de fortes différences existent entre les densités de faune en été et en hiver. Pendant la saison froide, la densité d'invertébrés dans le benthos et la dérive est réduite (Wojtenka et Vansteenbergh, 1982).

Ainsi, une température inférieure à 4°C pendant 5-6 mois de l'année, combinée à une réduction de la quantité de nourriture endogène disponible contribue à provoquer l'arrêt hivernal de croissance. Lorsque la température arrive à 5-6°C en octobre, la croissance reprend et un nouvel anneau apparaît sur les écailles des différentes formes de truite.

Malgré les faibles variations saisonnières des facteurs environnementaux, de la température en particulier, une grande variabilité de la croissance est mise en évidence par l'étalement et la plurimodalité des distributions de taille (fig. 5, 6, 7).

Des différences très importantes de croissance scaulaire ou corporelle sont évidentes selon le milieu, l'âge ou la cohorte. Le milieu joue un rôle primordial : les truites de mer présentent une croissance annuelle moyenne double de celle des poissons sédentaires (fig. 5 et 6). Nous avons déjà vu que la croissance se ralentit avec l'âge, ce phénomène étant plus marqué et intervenant plus tôt chez les truites sédentaires. Enfin, des différences de croissance apparaissent entre cohortes (fig. 11), en liaison avec des variations annuelles des facteurs climatologiques et du recrutement (Thomas *et al.*, 1981). L'examen des écailles et plus particulièrement de l'espacement entre circuli permet de séparer facilement la phase eau douce de la phase marine, les truites migratrices exhibant pendant cette dernière une meilleure croissance traduite par des circuli plus espacés (fig. 4b). Ceci permet de corriger le statut de certaines truites classées initialement en fonction de leur faciès; la robe ne peut donc être



Figure 13. — Écaille de jeune truite de mer capturée en août 1971 montrant la disposition des circuli en cours de formation lors de l'arrêt de croissance hivernal.

Scale of a young sea trout captured in August 1971. It shows the lay-out of circuli in the process of formation at the time of the winter growth stop.

considérée comme un critère rigoureux d'appartenance à une fraction déterminée de la population.

Une partie de la variabilité constatée dans les distributions des tailles pourrait être due à une attribution erronée des âges. Les différentes sources d'erreurs et leur influence sur les calculs démographiques sont en cours d'évaluation.

En conclusion, cette étude montre que les déterminations d'âge peuvent être effectuées avec un maximum d'objectivité à partir des écailles des truites de Kerguelen, sur la base de la formation annuelle des anneaux. Cependant, l'utilisation de la scalimétrie pour les études démographiques nécessite la validation des déterminations pour tous les âges, une condition rarement respectée en biologie des pêches (Beamish et McFarlane, 1983). L'examen de cette condition fera l'objet d'une publication ultérieure.

Remerciement

Nous tenons à remercier le Territoire des TAAF (Terres Australes et Antarctiques Françaises) qui nous a donné la possibilité d'entreprendre cette étude et en a assuré le soutien logistique et financier. Une grande partie des échantillons de truites et d'écaillés a été collectée par le personnel hivernant des différentes missions; M^{me} Guicheney et M. D. Bazin en ont assuré le dépouillement au laboratoire; M. J. C. Claraz a réalisé les photographies et M^{me} M. C. Cazenave la dactylographie.

RÉFÉRENCES

- Beall E., 1979. Analyse scalimétrique d'une population de truites de mer, *Salmo trutta* L., des Iles Kerguelen, TAAF : structure d'âge, croissance, reproduction. Thèse doctorat 3^e cycle, Université Paul Sabatier, Toulouse, 183 p.
- Beamish R. J., G. A. McFarlane, 1983. The forgotten requirement for age validation in Fisheries biology. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **112**, 735-743.
- Beckman W. C., 1942. Annulus formation on the scales of certain Michigan game fishes. *Pap. Mich. Ac. Sci. Arts Lett.*, **28**, 281-312.
- Chugunova N. I., 1959. Age and growth studies in fish. *Izvestiya Akademii Nauk SSSR*. Transl. from Russian: Israel Program for scientific Translations, 1963, Jerusalem, Israel, 132 p.
- Clutter R. I., L. E. Whitesel, 1956. Collection and interpretation of sockeye salmon scales. *Int. Pac. Salmon Fish. Comm. Bull.*, **9**, 1-159.
- Cooper E. L., 1951. Validation of the use of scales of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, for age determination. *Copeia*, **2**, 141-148.
- Daget J., J. C. Le Guen, 1975. Les critères d'âge chez les Poissons. In : "Problèmes d'Ecologie : la démographie des populations de Vertébrés", M. Lamotte, F. Bourlière Ed., Masson, Paris, 253-289.
- Dahl K., 1910. The age and growth of salmon and trout in Norway as shown by their scales. The Salmon and Trout Association, London, 151 p.
- Davaine P., E. Beall, 1982. Introduction de salmonidés dans les Terres australes et antarctiques françaises. *CNFRA*, **51**, 289-299.
- De Bont A. F., 1967. Some aspects of age and growth of fish in temperate and tropical waters. In : The biological basis of freshwater fish production, S. D. Gerking Ed., Blackwell, Oxford, 67-68.
- Delepine R., A. Legeley-Padovani, J. F. Murail, 1982. Quelques données écologiques obtenues à l'aide d'un centralisateur de mesures aux Iles Kerguelen. *CNFRA*, **51**, 43-54.
- Elliot J. M., 1975. The growth rate of brown trout, *Salmo trutta* L., fed on maximum rations. *J. Anim. Ecol.*, **44**, 805-821.
- Elliot J. M., 1981. Some aspects of thermal stress on freshwater teleosts. In : Stress and fish, A. D. Pickering Ed., Academic Press, London, 209-245.
- Fahy E., 1980. Growing season as a factor in sea trout production. *J. Fish. Biol.*, **17**, 541-546.
- Graham M., 1929. Studies of age determination in fish. Part II. A survey of the literature. *Min. Agric. and Fish., Fish. Invest., Ser. II*, **11**, 3, 50 p.
- Hellawell J. M., 1974. The problem of protracted check formation and the validity of the use of scales in age determination exemplified by two populations of dace *Leuciscus leuciscus* L. In : Ageing of fish, T. B. Bagenal Ed., Unwin Brothers, Ltd, Old Waking (Surrey), G.B., 173-180.
- Hile R., 1941. Age and growth of the rock bass, *Ambloplites rupestris* (Rafinesque) in Nebish Lake, Wisconsin. *Trans. Wis. Acad. Sci. Arts and Lett.*, **33**, 189-337.
- Hoffbauer C., 1898. Die Altersbestimmung des Karpofen an seiner Schuppe. *Allg. Fisch-Zeitg.*, **23**, 341-343.
- Jacques G., P. Treguer, 1986. Ecosystèmes pélagiques marins. Masson, Paris, 243 p.
- Jarvi T. H., W. J. M. Menzies, 1936. The interpretation of the zones on scales of salmon and sea trout and brown trout. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, **XCVIII**, 63 p.
- Johnston H. W., 1905. The scales of Tay salmon as indicative of age growth and spawning habit. *Rep. Fish. Bd Scot.*, **23**, 63-79.
- Koo T. S. Y., 1962. Age designation in salmon. In : Studies of Alaska Red salmon, T. S. Y. Koo Ed., Univ. Washington Press, Seattle, 41-48.
- Linfield R. S. J., 1974. The errors likely in ageing roach *Rutilus rutilus* (L.) with special reference to stunted populations. In : Ageing of Fish, T. B. Bagenal Ed., Unwin Brothers Ltd, Old Waking (Surrey), G.B. 167-172.
- Mathisen O. A., M. Berg, 1968. Growth rates of the char, *Salvelinus alpinus* L., in the Vardnes River, Troms, Northern Norway. *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm*, **48**, 179-186.
- Menzies W. J. M., 1920. Sea trout of the river Forth. *Salm. Fish.*, Edimb., 1919, **1**, 43 p.
- Mosher K. H., 1968. Photographic atlas of sockeye salmon scales. *Fish. Bull.*, **67**, 243-280.
- Nall G. H., 1930. The life of the sea trout. Seeley, Service and Co., London, 335 p.
- Olson O. P., N. Watabe, 1980. Studies on formation and resorption of fish scales. 4. Ultrastructure of developing scales in newly hatched fry of the sheephead minnow, *Cyprinodon variegatus* (Atheriniformes: Cyprinodontidae). *Cell Tissue Res.*, **211**, 303-316.
- Petersen J., 1895. Eine methode zur bestimmung des alters und wuchses der fische. *Mitteil. d. Deutsch. Seefischereivereins*, **11**, 226-235.
- Regier H. A., 1962. Validation of the scale method for estimating age and growth of bluegill. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **91**, 362-374.
- Richard A., 1980. Mise en place d'une étude de la truite de mer (*Salmo trutta* L., 1766) sur l'Orne, la Dives et la

- Touques (Calvados). Mémoire de fin d'études ENSA, 54 p.
- Sire J. Y., 1980. Développement, croissance et régénération des écailles d'*Hemichromis bimaculatus* (Gill, 1862) (Perciformes Cichlides). Thèse 3^e cycle, Paris-VI, 80 p.
- Stonehouse B., 1982. La zonation écologique sous les hautes latitudes australes. *CNFRA*, 51, 531-537.
- Tesch F. W., 1968. Age and growth. In: Methods for assessment of fish production in fresh waters, W. E. Ricker Ed., IBP Handbook n° 3, Blackwell Scientific Pub., Oxford, 93-123.
- Thomas T., P. Davaine, E. Beall, 1981. Dynamique de la migration et reproduction de la truite de mer, *Salmo trutta* L., dans la rivière Norvégienne, Iles Kerguelen, TAAF. *CNFRA*, 47, 5-42.
- Troadec H., P. Prouzet, 1986. Essai de détermination automatique de l'âge et de la croissance du saumon atlantique (*Salmo salar* L.) par analyse de l'image de leurs écailles. CIEM Anacat. Fish. Com., CM 1986/M 14, 19 p.
- Van Oosten J., 1928. Life history of the lake herring (*Leucichthys artedi* Le Sueur) of lake Huron as revealed by its scales, with a critique of the scale method. *Bull. Bur. Fish.*, 44, 265-428.
- Vibert R., K. F. Lagler, 1961. Pêches continentales. Biologie et aménagement. Dunod, Paris, 720 p.
- Wallin O., 1957. On the growth structure and developmental physiology of the scales of fishes. *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm*, 33, 385-447.
- Weatherley A. H., 1976. Factors affecting maximization of fish growth. *J. Fish. Res. Bd Canada*, 33, 1046-1058.
- Wingfield C. A., 1940. The effects of certain environmental factors on the growth of brown trout (*Salmo trutta* L.). *J. Exp. Biol.*, 17, 435-448.
- Wojtenka J., F. Vansteenbergh, 1982. Variations nyctémérales et saisonnières de la faune en place et en dérive, stratégie alimentaire de la truite *Salmo trutta* L. dans une petite rivière des Iles Kerguelen. *CNFRA*, 51, 413-423.