

Détermination de l'âge et de la croissance de *Buccinum undatum* L. (Gasteropoda : Prosobranchia) à l'aide des isotopes stables de la coquille et de l'ornementation operculaire

Analyse isotopique
Buccin
Structures annuelles
Croissance
Inférence statistique
Isotopic analysis
Whelk
Annual increments
Growth
Statistical inference

Leonardo Santarelli*, Philippe Gros
Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), Centre de
Brest, B.P. n° 337, 29273 Brest Cedex.
* Adresse actuelle : ICML-UNAM, Apartado postal 70-305, 04510 Mexico D.F.,
Mexique.

Reçu le 17/5/84, révisé le 30/11/84, accepté le 4/12/84.

RÉSUMÉ

Dans cet article est proposée une méthode simple de détermination de l'âge individuel du gastéropode *Buccinum undatum*, fondée sur le dénombrement des stries operculaires. La validation de cette méthode procède de la combinaison de plusieurs approches indépendantes. Une première étape consiste à vérifier, par l'analyse des isotopes stables de l'oxygène dans l'aragonite de la coquille, que les variations du rapport $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ offrent un enregistrement des variations thermiques saisonnières du milieu. En s'appuyant ensuite sur une correspondance géométrique permettant d'identifier les zones élaborées simultanément sur la coquille et sur l'opercule, il est montré que la périodicité moyenne de formation de la strie operculaire vaut un an. Des informations complémentaires issues d'observations réalisées sur les lieux de pêche ainsi que d'études biométriques, établissent enfin que le critère d'âge est « marqué » pendant la période la plus chaude de l'année, entre juin et octobre.

Ces résultats fournissent une technique précise et efficace d'analyse de la structure démographique des captures commerciales. Ils sont appliqués à l'estimation des paramètres du modèle de croissance de von Bertalanffy, auxquels est attribué un domaine de confiance construit selon la théorie des moindres carrés non linéaires.

Oceanol. Acta, 1985, 8, 2, 221-229.

ABSTRACT

Age and growth of the whelk *Buccinum undatum* L. (Gastropoda: Prosobranchia) using stable isotopes of the shell and operculum striae.

This paper presents a simple method of individual age determination of the gastropod *Buccinum undatum*, based on the counting of operculum striae. The validation of this method is achieved by the use of several unrelated approaches. As a first step, oxygen stable isotopic analysis is used to check shell records of seasonal temperature fluctuations. We then establish a geometric correspondence between simultaneously elaborated parts of the shell and the operculum, and show that the mean periodicity of operculum striae formation is annual. With the help of complementary data collected on the fishing grounds, and also of a biometrical study, it is further shown that the age criterion is marked during the warmer months of the year, between June and October.

These results provide a powerful tool for analysing demographic structures of whelk's commercial catches. As a practical use, we estimate the parameters of the von Bertalanffy growth model, with special emphasis on constructing a confidence region according to the theory of nonlinear least squares.

Oceanol. Acta, 1985, 8, 2, 221-229.

INTRODUCTION

Buccinum undatum (L.) est un gastéropode prosobranché dont l'exploitation des populations peut constituer une activité de pêche, comme en France sur la côte ouest du Cotentin (Manche occidentale). La nécessité de gérer cette ressource a conduit à étudier plus spécialement le stock exploité par la flottille du port de Granville, pour en préciser certaines caractéristiques; nous traiterons ici de la relation taille-âge, qui est géométriquement décrite par la courbe de croissance. La connaissance de cette relation constitue en effet l'un des préalables à l'élaboration des modèles dits « structuraux » (Laurec, Le Guen, 1981).

Chez de nombreux animaux existent des pièces anatomiques dures dont la structure se modifie à intervalles de temps réguliers: les otolithes des poissons des mers tempérées, par exemple, qui montrent l'alternance de dépôts translucides (hivernaux) et opaques (estivaux); la coquille de plusieurs bivalves présente de même des stries de ralentissement de croissance. Dans ces exemples, la connaissance de l'intervalle de temps qui sépare deux modifications consécutives discernables de la structure permet d'accéder directement à l'âge de l'animal.

L'ornementation de la coquille du buccin *B. undatum* ne peut malheureusement pas être interprétée de cette manière. En revanche, des stries apparaissent sur l'opercule constitué de couches adventives (Vovelle, Grasset, 1980). Vérifier qu'il s'en forme chaque année le même nombre résoudrait de manière simple le problème de la relation taille-âge chez cette espèce. A cette fin, l'âge a été déterminé par l'analyse des variations du rapport $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ dans le carbonate de la coquille. Cette technique a déjà été appliquée à plusieurs mollusques qui sont l'objet d'une exploitation commerciale: par exemple les gastéropodes du genre *Strombus* des Bermudes (Wefer, Killingley, 1980) ou encore les bivalves *Spisula solidissima* (Jones *et al.*, 1983) et *Placopecten magellanicus* (Krantz *et al.*, 1984) de la côte atlantique nord-américaine.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les exemplaires analysés proviennent des captures commerciales des caseyeurs du golfe normano-breton (fig. 1). La démarche suivie pour montrer que le nombre de stries operculaires constitue une mesure de l'âge absolu de ces individus est résumée par la figure 2. La base de temps est fournie par les variations saisonnières de la température θ de l'eau de mer, considérées en première approximation comme sinusoïdales et de période $T = 1$ an. Cette simplification conduit à une précision jugée suffisante pour répondre à la question posée, qui est celle de l'appartenance d'un individu à une classe d'âge annuelle. La relation causale R1 est connue: les changements de température du milieu modifient le rapport $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ du CaCO_3 précipité au niveau de la zone d'accroissement de la coquille (Urey, 1947). Les variations de ce rapport sont en opposition de phase avec celles de θ . Cette propriété est utilisée

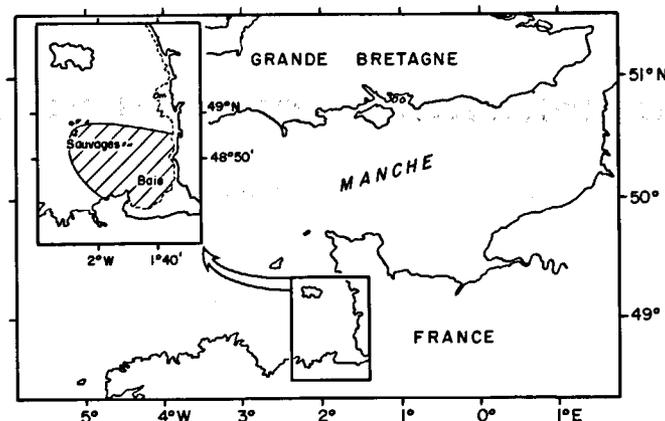


Figure 1

Secteur de pêche du buccin (zone hachurée) dans le golfe normano-breton, Manche occidentale.

Fishing grounds of the whelk (hatched area) in the "Normano-Breton" Gulf, Western Channel.

par les paléocéologues (relation déductive R2) pour le calcul de paléotempératures (Epstein *et al.*, 1953; Rye, Sommer, 1980).

L'approche employée dans le présent travail est la suivante: après contrôle de l'existence de R1, est établie une relation d'équivalence R3 entre la signature isotopique et la signature operculaire. Cet étalonnage conduit à une règle de lecture de l'âge des buccins (relation R4).

A cette fin, trois individus (tab. 1) ont été analysés par des microforages contigus à la suture spirale; deux d'entre eux sont représentés sur la figure 3 par le symbole *, le microforage P', situé au contact du péristome, étant le dernier de la série.

En chacun de ces points de prélèvement réalisés avec des fraises de 0,8 ou de 1,3 mm, environ 0,5 mg de la

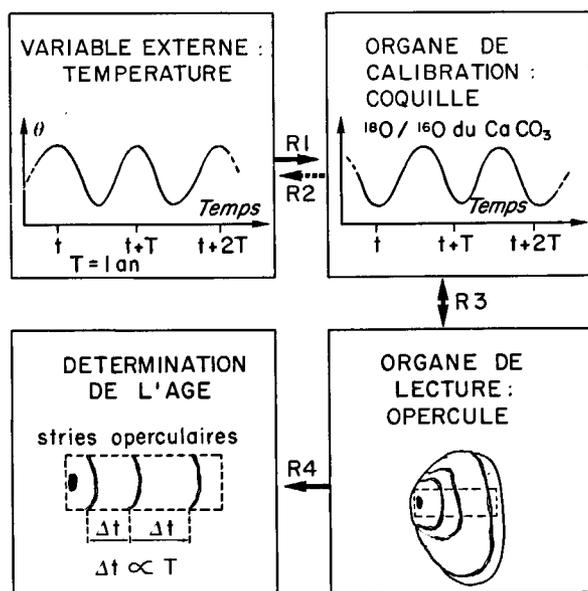


Figure 2

Relations entre les différentes sources d'information utilisées pour déterminer l'âge individuel des buccins.

Scheme for the age determination procedure. The relationships R1, R2, R3 and R4 are defined in the text.

Tableau 1

Description de quelques caractéristiques des trois spécimens analysés.
Some characteristics of the three specimens analysed.

Specimen n°	Date de capture	Hauteur (mm)	Q_n/D_{n-1}	Nombre de microforages	Nombre de stries operculaires
1	jan. 82	30	1,68	9	2
2	oct. 82	58	2,21	23	5
3	jun. 83	61	2,16	36	5

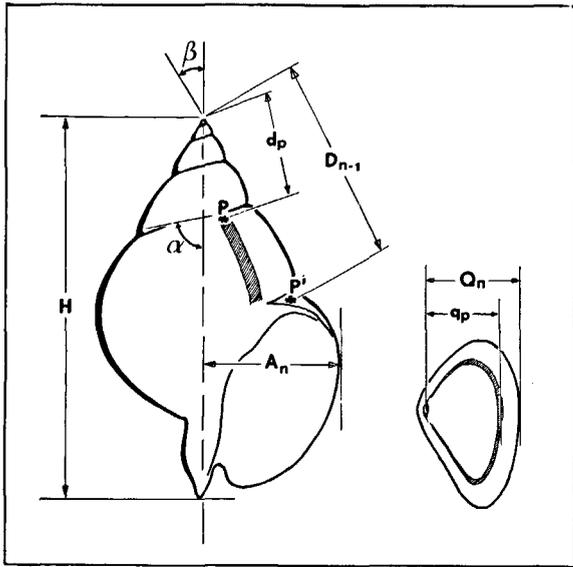


Figure 3

Vue latérale de la coquille du buccin et définition des dimensions utilisées dans le texte. La coquille est inscrite dans un cône de demi-angle au sommet β ; α est l'angle supposé constant formé en tout point de la suture par la génératrice et la tangente à la spirale. L'indice n désigne le nombre de tours. P, P' : points de microforage.

Diagrammatic representation of a *Buccinum undatum* shell in lateral view showing the features mentioned in the text. β , semi-apical angle of shell. α is the constant angle between radius vector and the spiral. The subscript n denotes the number of whorls. P and P' are examples of drill holes for obtaining isotopic samples.

couche intermédiaire est recueilli. Sur la composante minérale, formée d'aragonite pure (vérification par diffraction aux rayons X), le rapport isotopique $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ est mesuré au spectromètre de masse (micromass VG type 903). Le complexe aragonite-matrice organique est maintenu sous vide à la température de 370°C pendant 1 heure. Le reliquat minéral est oxydé sous vide, à 50°C , par addition d'acide phosphorique à 100%. La précision de la mesure a été évaluée par analyse de 21 répliqués d'un même gaz : l'écart-type observé vaut $0,08\text{‰}$.

Les valeurs obtenues sont fonction de la température θ . Pour les espèces chez lesquelles le CaCO_3 précipite à l'équilibre isotopique, une bonne approximation de la relation est fournie par l'équation de Jones *et al.* (1983) :

$$\theta^\circ\text{C} = 19,88 - 4,00(\delta^{18}\text{O}_a - \delta^{18}\text{O}_w) + 0,08(\delta^{18}\text{O}_a - \delta^{18}\text{O}_w)^2,$$

avec :

$$\delta^{18}\text{O} \text{ ‰}$$

$$= \left(\frac{^{18}\text{O}/^{16}\text{O} \text{ de l'échantillon}}{^{18}\text{O}/^{16}\text{O} \text{ du standard PDB}} - 1 \right) * 10^3,$$

et où la notation $\delta^{18}\text{O}_w$ désigne le rapport isotopique de l'eau de mer dans laquelle a précipité l'aragonite. Le rapport isotopique de l'aragonite elle-même est désigné par $\delta^{18}\text{O}_a$. En fait, seul $\delta^{18}\text{O}_a$ est connu, et $\delta^{18}\text{O}_w$ est supposé constant. Cette restriction est ici sans incidence car l'objectif n'est pas de reconstituer les variations de θ , qui sont connues.

Au point de microforage P (fig. 3) est extrait un matériel de même âge que la bande hachurée représentée sur la coquille, soit par exemple formé dans l'intervalle de temps $(t, t + dt)$. Étant donné que le bord de l'ouverture de la coquille et la marge externe de l'opercule sont élaborés simultanément, il existe donc sur ce dernier une zone d'accrétion annulaire elle aussi formée entre t et $t + dt$, et représentée par des hachures à la figure 3. Le problème est de pouvoir mettre en correspondance ces deux zones. Pour cela, considérons le microforage P', effectué dans la partie la plus récente de la coquille, c'est-à-dire celle qui est contemporaine de la marge de l'opercule. P' est situé à la distance D_{n-1} de l'apex; l'indice n désigne le nombre de spires, et la largeur du péristome est notée A_n (fig. 3). Ekaratne et Crisp (1983) ont montré qu'entre D_{n-1} et A_n existe une relation simple de proportionnalité, qui ne dépend que des angles α et β :

$$A_n/D_{n-1} = \text{Cte} \\ = (\exp(2\pi \cotg \alpha \sin \beta)) \sin \beta.$$

Ces deux angles pourraient constituer des caractéristiques de la population. Il suffit ici de considérer qu'ils demeurent constants chez chacun des individus étudiés, à l'exclusion des tout-premiers stades de leur vie. Dans la pratique, cette limitation reste sans conséquence, car il n'a pas été possible de réaliser des microforages exploitables à une distance de moins de 5 mm de l'apex.

Par conséquent, sachant que le rayon Q_n de l'opercule (fig. 3) est proportionnel à A_n , il vient :

$$Q_n/D_{n-1} = \text{Cte}.$$

Puisque la valeur du rapport est indépendante de n , cette relation est vérifiée quelle que soit la distance dp (>5 mm) de l'apex au microforage P. Ainsi, au moment où ce dernier était situé au contact du péristome, le rayon de l'opercule valait :

$$qp = (Q_n = D_{n-1}) dp$$

et la formation de la zone operculaire hachurée (fig. 3), de rayon qp , est contemporaine de la précipitation de l'aragonite extraite en P. Réciproquement, si la zone hachurée représente un anneau de ralentissement de

croissance, on accède de la même manière au microforage le plus proche du bord de l'ouverture de la coquille formé pendant cette période.

RÉSULTATS

La présentation des résultats suivra la logique exposée en préambule, et rappelée par la figure 2 : il sera vérifié dans une première étape que le profil isotopique de la coquille constitue un enregistrement des variations thermiques saisonnières du milieu. Ce contrôle préalable permet d'accéder à la seconde étape, celle de l'étalonnage des stries operculaires considérées comme un critère d'âge. La règle d'interprétation obtenue sera ensuite appliquée, dans une dernière étape, à l'estimation des paramètres de la courbe de croissance.

Périodicité annuelle des oscillations du $\delta^{18}\text{O}_a$ de la coquille

Les résultats apparaissent à la figure 4, qui montre les variations du $\delta^{18}\text{O}_a$ chez les 3 exemplaires analysés. Sur les exemplaires les plus âgés (n° 2 et 3) sont observées des oscillations assez régulières auxquelles se superpose un faible bruit. L'amplitude moyenne de ces oscillations vaut 1,7 ‰; l'amplitude thermique théorique qui

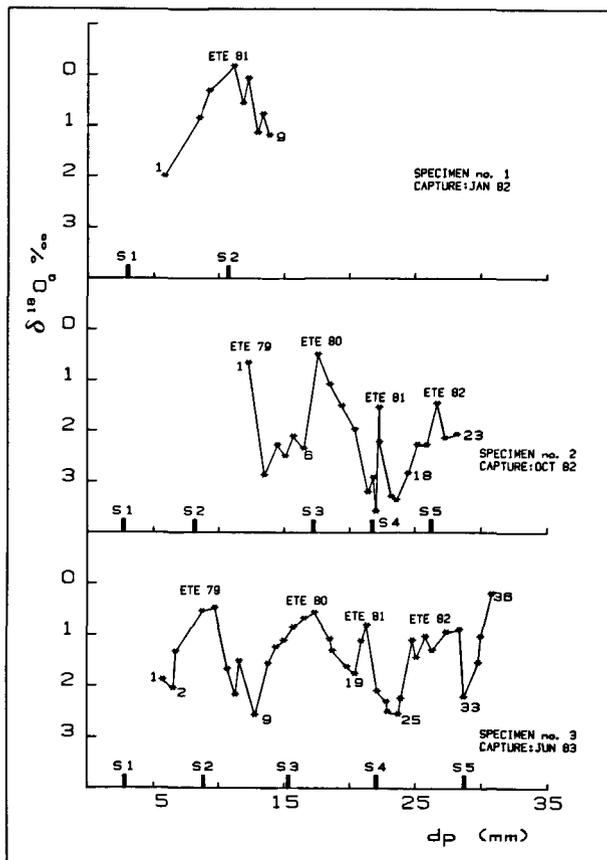


Figure 4
Variations du rapport $\delta^{18}\text{O}_a$ en fonction de la distance dp entre le point de mesure et l'apex de la coquille. Les symboles S1, S2, ... de l'échelle des abscisses indiquent les valeurs prises par dp au moment de la formation d'une strie operculaire.

Oxygen isotopic profile $\delta^{18}\text{O}_a$ as a function of the distance dp from shell apex to the sampling point P. The correspondence between dp and operculum annual growth striae S1, S2, ... is indicated on the abscissa scale.

lui correspond est d'environ 7°C [l'incidence du terme quadratique de l'équation de Jones *et al.* (1983), étant négligeable].

Les températures journalières de l'eau des lieux de pêche prospectés ont été calculées par le modèle d'Agoumi *et al.* (1983) pour la période 1962-1979. Suivant un cycle annuel régulier, elles culminent en août-septembre (17,7°C) pour redescendre à leur valeur minimale en février (6,8°C) et elles présentent sur 18 ans une amplitude annuelle moyenne de 10,9°C. La différence avec l'amplitude thermique prévue par l'équation de Jones *et al.* (1983) est attribuable à plusieurs causes :

— la fréquence quotidienne des données de température permet de localiser exactement les extrêmes; en revanche, il n'est pas assuré que l'on récolte l'aragonite précipitée exactement dans les mêmes conditions. Au surplus, le diamètre du microforage est bien supérieur à l'accroissement journalier. A l'évidence, ces deux facteurs contribuent à réduire l'amplitude thermique calculée;

— l'enregistrement de la température du milieu dans le carbonate de la coquille ne peut être effectif qu'en période de croissance. Or, des arguments seront présentés plus loin en faveur d'un ralentissement estival de cette croissance: la coquille ne conserverait donc qu'une trace très atténuée du maximum thermique, non décelable à l'analyse. Un phénomène analogue a été observé chez *Strombus gigas* et *S. costatus* par Wefer et Killingley (1980).

Étant admis que ces divers facteurs expliquent la sous-estimation de l'amplitude thermique calculée, l'opposition de phase entre les variations saisonnières de la température du milieu et les oscillations du $\delta^{18}\text{O}_a$ de la coquille du buccin est donc démontrée. En conséquence, les oscillations observables à la figure 4 sont de périodicité annuelle.

Une preuve supplémentaire est apportée par les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_a$ aux points 9, 23 et 36 des exemplaires 1, 2 et 3 respectivement (fig. 4). Le carbonate récolté en ces points a précipité immédiatement avant la capture de l'animal. Sur l'exemplaire n° 1, capturé en janvier, la valeur de $\delta^{18}\text{O}_a$ au point 9 est précédée d'une séquence croissante; le point 23 de l'exemplaire n° 2 occupe dans la série des microforages une position intermédiaire; enfin, le point 36 de l'exemplaire n° 3, capturé en juin, correspond à un minimum.

Lecture de l'âge à l'aide des stries operculaires

A la figure 4 sont également indiquées, sur l'échelle des abscisses, les valeurs prises par la distance entre l'apex et le péristome au moment de la formation des stries operculaires S_i . L'examen de cette figure révèle, pour les trois exemplaires analysés, qu'à chaque oscillation annuelle mesurée du $\delta^{18}\text{O}_a$ ne correspond qu'une et une seule strie operculaire. Ce résultat établit le mode annuel de formation de cette structure, qui constitue donc un critère d'âge aisément utilisable.

Pour améliorer la précision de la lecture de l'âge, il est nécessaire de savoir, d'une part, si les individus de la population étudiée « marquent » chaque année leur strie de manière relativement synchrone, et d'autre part,

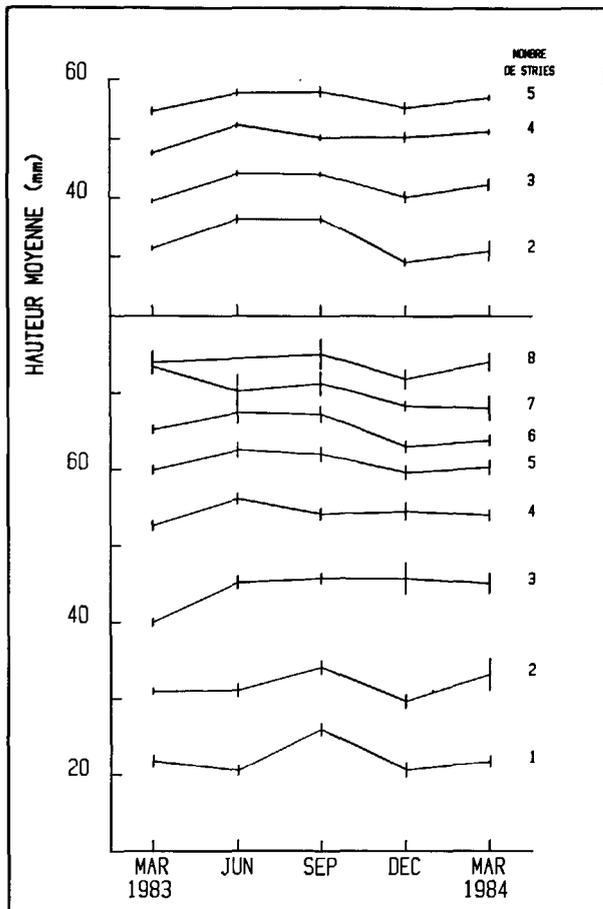


Figure 5

Évolution trimestrielle de la hauteur moyenne (± 1 erreur standard) de la coquille des buccins possédant le même nombre de stries operculaires. Le graphe supérieur a été obtenu à partir de 1423 individus pêchés dans le secteur « sauvages » (fig. 1), et le graphe inférieur à partir de 987 individus du secteur « baie ».

Quarterly variations of the mean shell height (± 1 standard error) of whelks showing the same number of operculum striae. Results obtained with 1423 individuals harvested in the "sauvages" area (upper graph), and with 987 individuals from the "baie" area (lower graph).

de connaître le moment de l'année auquel cet événement se produit. La figure 4 montre que la formation de la strie S2 de l'exemplaire n° 1 est postérieure à l'augmentation et antérieure à la diminution de la température de l'eau de mer : le ralentissement de croissance aurait donc eu lieu au cours de l'été. La même interprétation vaut pour la strie S5 de l'exemplaire n° 2, pour les stries S2 et, dans une moindre mesure, S3 et S4 de l'exemplaire n° 3. Néanmoins, la figure 4 montre également qu'à tout minimum saisonnier de $\delta^{18}\text{O}_a$ ne coïncide pas systématiquement une strie operculaire, ce qui suggère que cette dernière ne se formerait pas toujours au même moment de l'année. Afin de résoudre cette question d'une éventuelle variabilité temporelle, les captures provenant de deux zones de pêche identifiées à la figure 1 (secteur « baie » et secteur « sauvages ») ont été échantillonnées une fois par trimestre. Sur chaque individu les stries operculaires ont été dénombrées et la hauteur de la coquille a été mesurée. Les résultats, obtenus à partir de 1423 buccins du secteur « baie » et 987 du secteur « sauvages », sont présentés à la figure 5.

Supposons que tout individu de la population étudiée « marque » sa strie à n'importe quel moment de

l'année; plus exactement, que la distribution temporelle de cet événement est uniforme sur l'intervalle (t , $t + 1$ an). Dans ce cas, la hauteur moyenne de la coquille des individus possédant le même nombre de stries operculaires serait constante. Cette première hypothèse n'est pas compatible avec les résultats présentés à la figure 5.

A l'inverse, supposons que tous les buccins forment leur strie en même temps : la hauteur moyenne de la coquille des animaux possédant n stries augmenterait régulièrement, jusqu'à ce qu'ils « marquent » la $n + 1$ -ième. A cet instant, la hauteur moyenne du groupe à n stries chuterait, car ce groupe serait alors constitué des animaux qui possédaient auparavant $n - 1$ stries. Ensuite, la hauteur de la coquille augmenterait à nouveau. La variation annuelle des hauteurs moyennes intra-groupe (fig. 5) n'obéit pas strictement à cette seconde hypothèse. Cependant, une tendance générale se dégage de l'examen de la figure 5 : c'est au cours du dernier trimestre (septembre-décembre) que se produit la diminution la plus nette de la hauteur moyenne des buccins possédant le même nombre de stries. Les écarts à cette tendance sont d'interprétation délicate, car ils sont imputables non seulement à la variabilité temporelle d'apparition de la strie, mais aussi aux différences entre les classes d'âge (différence d'abondance par exemple).

Il sera donc finalement admis que la strie operculaire est l'indice d'un ralentissement de croissance qui se produit entre juin et octobre. D'autres arguments confortent cette hypothèse :

- la chute des p.u.e. (captures par casier et par jour) en juillet-août, phénomène bien connu que les pêcheurs appellent « la coupure ». Les buccins ne sont à nouveau massivement attirés par l'appât qu'au début de l'hiver;
- Hancock (1967) observe les mêmes variations sur les côtes sud et est de l'Angleterre où les buccins manifestent une activité extrêmement réduite en été.

Appliquée à l'exemplaire sur lequel a été réalisée la plus longue séquence de microforages, la méthode de détermination de l'âge établie par les résultats ci-dessus procède comme suit : l'exemplaire n° 3 possède 5 stries operculaires. La partie la plus récente de la coquille (point 36, fig. 4) a enregistré une faible valeur de $\delta^{18}\text{O}_a$, l'animal ayant été capturé en juin. A cette date, il n'avait pas encore « marqué » de sixième strie. Le profil isotopique obtenu en partant du point 36, et en remontant la suture spirale, montre cinq maxima saisonniers du rapport $\delta^{18}\text{O}_a$: dans les zones situées au voisinage des points 33, 25, 19, 9 et 2. Ces zones se sont donc respectivement formées pendant les hivers 1982-1983, 1981-1982,... et 1978-1979. Il n'a pas été possible de réaliser de microforages dans la partie sommitale de la coquille (au point 1, $dp = 5,7$ mm). Les informations suivantes permettent néanmoins de déterminer la date de naissance de l'exemplaire n° 3 :

- Au mois de février ont été récoltées des capsules contenant des embryons de buccin, qui après quelques jours sont nés au laboratoire. La distance dp moyenne mesurée à l'éclosion vaut 1,2 mm. Dans le golfe normanno-breton, cette éclosion a lieu en février-mars, comme

l'attestent les nombreuses capsules vides rejetées à la côte à cette époque; dans le même temps disparaissent les pontes attachées aux casiers.

— La strie operculaire S1 (fig. 4), à laquelle correspond une distance dp de 2 à 3 mm, est antérieure à l'hiver 1978-1979 (microforages 1 et 2, dp de l'ordre de 5 à 6 mm). Par conséquent, la saison la plus vraisemblable de la formation de S1 est l'été 1978.

L'exemplaire n° 3 est donc né au début de l'année 1978, et était âgé d'un peu plus de 5 ans au moment de sa capture. Suivant le même raisonnement, un âge de 2 ans est attribué à l'exemplaire n° 1, et à l'exemplaire n° 2 un âge compris entre 4 et 5 ans.

Application à l'estimation des paramètres de croissance

Un échantillon de 1688 buccins a été extrait des captures commerciales réalisées en mars 1983. L'âge de chaque individu a été déterminé par examen de l'opercule : un exemplaire ayant n stries est âgé de n années. La hauteur H de la coquille (égale à la distance entre le sommet de la spire et l'extrémité du canal siphonal, cf. fig. 3) de chaque individu a été mesurée; les estimations de la moyenne et de l'écart-type de cette caractéristique dans chacune des 9 classes d'âge apparaissent au tableau 2. A l'ensemble de ces données est ajusté le modèle de von Bertalanffy :

$$E(H_{ij}) = f(t_i) = H_\infty (1 - \exp(-K(t_i - t_0)))$$

où H_{ij} est la hauteur du j -ième individu ($j = 1, 2, \dots, n_i$) de la classe d'âge t_i ($i = 1, 2, \dots, k$) d'effectif n_i . L'estimation des paramètres inconnus (H_∞, K, t_0) de ce modèle à partir des couples observables (H_{ij}, t_i) nécessite la définition d'un critère d'optimalité. Le plus classique est le critère des moindres carrés (Kimura, 1980) :

$$S(H_\infty, K, t_0) = \sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^{n_i} (H_{ij} - f(t_i))^2 \tag{1}$$

dont la minimisation définit les estimateurs \hat{H}_∞, \hat{K} et \hat{t}_0 :

$$S(\hat{H}_\infty, \hat{K}, \hat{t}_0) = \min_{i,j} \{ S(H_\infty, K, t_0) \}$$

Dans le contexte linéaire, la meilleure technique pour identifier le modèle :

$$H_{ij} = f(t_i) + \epsilon_j$$

est précisément la technique des moindres carrés, à la condition que soient vérifiées certaines hypothèses (dites de Gauss-Markov) concernant la distribution des résidus ϵ_j ; à savoir :

$$E(\epsilon_j) = 0 \quad \text{et} \quad E(\epsilon_j \epsilon_h) = \sigma^2 \delta_{jh}$$

où δ_{jh} est le delta de Kronecker. Selon ces hypothèses, les résidus ϵ_j constituent k variables aléatoires d'espérance nulle, de même variance σ^2 , et non corrélées entre elles. Au plan pratique, il faut par conséquent s'assurer de l'absence d'hétéroscédasticité et d'autocorrélation. Concernant le premier phénomène, le tableau 2 montre que l'amplitude de la dispersion des hauteurs est relativement stable, et compatible avec l'hypothèse d'une variance résiduelle constante. Quant à l'absence d'autocorrélation, elle est assez largement garantie par le protocole d'échantillonnage, ainsi que par le fait qu'aucun rétrocalcul n'a été effectué sur l'un quelconque des buccins de l'échantillon.

Les hypothèses de Gauss-Markov ne spécifient pas la forme de la loi des erreurs. Cependant, pour pouvoir faire des inférences sur les paramètres du modèle, la définition complète de la loi des termes aléatoires de celui-ci est nécessaire. Il sera donc supposé que la distribution des ϵ_j est normale (l'absence de corrélation entre résidus implique alors leur indépendance).

Dans ce cadre, la minimisation du critère des moindres carrés équivaut à la maximisation de la vraisemblance. Il s'ensuit que les estimateurs \hat{H}_∞, \hat{K} et \hat{t}_0 possèdent les qualités suivantes : ils sont convergents en probabilité et asymptotiquement normaux et de variance minimale.

Les estimations présentées plus loin sont optimales au sens du critère suivant :

$$S(H_\infty, K, t_0) = \sum_{i=1}^k n_i (\bar{H}_i - f(t_i))^2 \tag{2}$$

où \bar{H}_i est la hauteur moyenne des n_i individus d'âge t_i ; (1) et (2) fournissent des estimations identiques pour les paramètres, et très semblables pour les éléments de la matrice V des covariances entre paramètres (Kimura, 1980). En effet, si les hypothèses énoncées plus haut sont respectées, le remplacement des hauteurs individuelles par leurs moyennes n'entraîne pas de perte d'information appréciable; (2) est donc préféré à (1) car il réduit le temps de calcul. Le second critère présente en outre l'avantage supplémentaire d'être moins sensible que le premier à un éventuel écart à la normalité de la loi des résidus : le théorème de la limite centrale garantit que cet écart sera plus faible pour les \bar{H}_i que pour les ϵ_j . Cela conduira à préférer l'algorithme de Tomlinson et Abramson (1961) à celui d'Allen (1966).

Tableau 2

Structure démographique et distribution de la hauteur H de la coquille dans un échantillon des captures commerciales de buccin en mars 1983. *Abundance, average shell height and standard deviation for whelks of various ages harvested in the "Normano-Breton" Gulf during March 1983.*

Age (années)	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Hauteur moyenne (mm)	22,1	31,2	40,0	50,0	57,1	63,7	68,7	73,1	78,7
Écart type (mm)	3,2	4,2	5,2	5,1	5,1	4,8	6,1	5,0	3,4
Effectif	57	327	419	355	227	162	97	34	10

Enfin, si l'on note θ le vecteur colonne $(H_\infty, K, t_0)'$, l'estimation approchée \hat{V} de la matrice V est donnée par :

$$\hat{V} \approx \hat{\sigma}^2 \left[\sum_{i=1}^k n_i (\partial f_i / \partial \theta) (\partial f_i / \partial \theta)' \right]^{-1}$$

expression dans laquelle le symbole ' désigne la transposition, où le vecteur colonne $\partial f_i / \partial \theta$ est évalué à l'optimum, et où :

$$\hat{\sigma}^2 = S(\hat{H}_\infty, \hat{K}, \hat{t}_0) / (k - 3).$$

La justification détaillée de cette approximation est présentée dans Bard (1974, chap. VII).

Le minimum de la fonction-objectif S a été atteint à l'aide d'un algorithme analytique dans lequel la direction de descente est égale à la direction de plus forte pente corrigée, à chaque itération, par une matrice d'une suite récurrente qui converge vers l'inverse du Hessien (Fletcher, 1980). Les résultats obtenus sont les suivants :

$$\begin{aligned} \hat{H}_\infty &= 112,49 \text{ mm } [85,48; 139,51]; \\ \hat{K} &= 0,125/\text{an } [0,071; 0,180]; \\ \hat{t}_0 &= -0,597 \text{ année } [-1,062; -0,132]. \end{aligned}$$

A l'estimation de chaque paramètre est attaché un intervalle de confiance à 95%, de demi-amplitude $t\sqrt{\hat{v}}$; \hat{v} est l'un des termes diagonaux de \hat{V} , et t la valeur critique de la distribution de Student à $k-3$ d.d.l. pour $\alpha = 0.025$.

Toutefois, ces intervalles sont conditionnels, car chacun ne vaut que pour les deux autres paramètres fixés à leur valeur optimale. Il est donc préférable de déterminer, dans l'espace paramétrique, la surface d'équation :

$$S(H_\infty, K, t_0) = S(\hat{H}_\infty, \hat{K}, \hat{t}_0) \\ (1 + (3/(k-3)) F_{[\alpha; 3, k-3]})$$

qui définit le contour exact de la région de confiance jointe des paramètres, au seuil approximatif de $100(1-\alpha)\%$ (Draper, Smith, 1966, chapitre 10). La figure 6 représente l'intersection de cette région avec le plan d'équation $t_0 = \hat{t}_0$. Elle montre que la plage des variations admissibles du couple (H_∞, K) à t_0 fixé est de forme étirée (« banana shaped », selon Draper et Smith). La direction d'allongement maximal correspond en fait à une combinaison linéaire de H_∞ et K faiblement déterminée; cette mauvaise détermination provient de la corrélation élevée qui lie les deux paramètres ($r < -0,9$). Au contraire, la combinaison linéaire qui définit la direction perpendiculaire à celle de plus grand allongement est fortement déterminée, ainsi que l'atteste l'étroitesse de la zone hachurée à la figure 6. Autrement dit, lorsque deux des paramètres sont fixés, les variations acceptables pour le troisième sont bien plus faibles que celles indiquées par les intervalles de confiance précédemment calculés. En revanche, l'analyse montre aussi qu'il est possible d'atteindre, dans la direction de moindre détermination, des couples admissibles relativement éloignés de l'optimum.

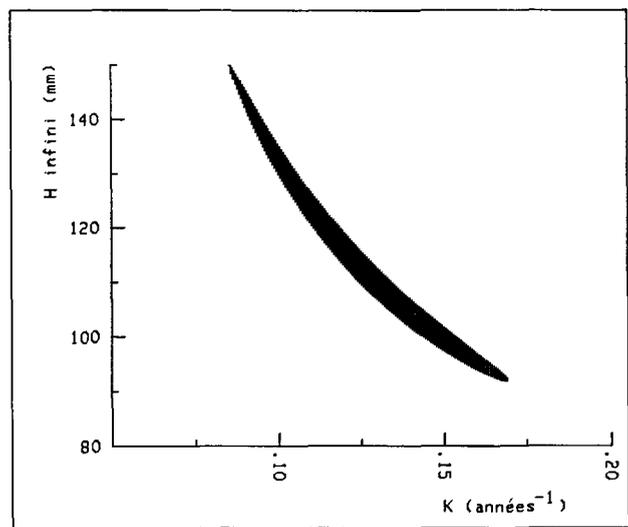


Figure 6

Domaine de confiance attaché à l'estimation des paramètres K et H_∞ du modèle de von Bertalanffy : contour exact au seuil approximatif de 95%, conditionnel pour t_0 fixé à sa valeur optimale.

Cross section of confidence region around least squares estimates of the parameters (H_∞, K) , generated by conditioning on t_0 (see text). The region is exact, the confidence level is approximately 95%.

CONCLUSION

Barker (1964) fut l'un des premiers auteurs à proposer une classification hiérarchique des structures périodiques observables dans la coquille des bivalves marins : depuis les « couches du premier ordre », dont la formation obéit à un cycle annuel, jusqu'à celles du 5^e ordre, qui sont en phase avec les mouvements biquotidiens de la marée. Bien que le déterminisme en demeure pratiquement inconnu, la correspondance biunivoque entre les rythmes de l'environnement et les divers types d'agencement des microcouches de la coquille apparaît aujourd'hui solidement établie (cf. Kennish, 1980).

Compte tenu de la longévité parfois considérable atteinte par certains mollusques (Thompson *et al.*, 1980, estiment que celle du bivalve *Arctica islandica* dépasse le siècle), et aussi pour des raisons pratiques (e.g. la nécessité de connaître les structures démographiques des stocks exploités), les « patrons » élaborés suivant une périodicité de 340 à 380 jours ont été le plus largement utilisés. Ce sont également ceux qui ont été employés dans le présent travail.

De ce point de vue, les études dévolues aux gastéropodes demeurent assez rares, à cause de la géométrie plus compliquée de leur coquille, et surtout parce que cette dernière ne montre généralement pas d'ornementation macroscopique à laquelle il soit possible d'attribuer une signification annuelle. Il existe toutefois des exceptions, comme celle des marques de la coquille de *Monodonta lineata* (Williamson, Kendall, 1981). Mais le plus souvent, la méthode employée pour établir la clef taille-âge est l'analyse de la distribution des fréquences de taille, éventuellement validée par des expériences de capture-marquage-recapture (Haskin, 1954). Ainsi, parmi les travaux consacrés aux gastéropodes marins, peuvent être cités les quelques exemples suivants : Hancock (1963) : *Buccinum undatum*; Yamaguchi (1977) :

Cerithium nodulosum; Rao et Sarma (1979) : *Clypeomorus clypeomorus*; Hughes (1980) : *Littorina nigrolineata*; Richard et Salvat (1980) : *Tectarius grandinatus*.

En revanche, l'ornementation de l'opercule peut présenter un aspect comparable à celui des valves des pélecypodes, et incite à rechercher un critère d'âge au niveau de cet organe. En ce sens, Kubo et Kondo (1953) ont proposé de déterminer l'âge de *Babylonia japonica* à l'aide des stries operculaires, sans avoir pu fournir la preuve de la périodicité de leur formation. A un niveau plus fin d'analyse une telle preuve a été récemment apportée par Sire et Bonnet (1984), qui ont mis en évidence par marquage vital les stries de croissance journalière de l'opercule calcifié du Prosobranch *Turbo setosus*.

L'interprétation des marques visibles sur les pièces exosquelettiques des mollusques doit donc s'appuyer sur plusieurs approches indépendantes (Yavnov, Ignat'ev, 1979). La méthode que nous avons retenue pour résoudre le problème du critère d'âge chez le buccin est celle définie par Jones (1983) comme la « sclérochronologie combinée à l'emploi des isotopes stables ». Elle nous a permis de valider une règle de lecture simple, étape préliminaire dont Beamish et McFarlane (1983) ont souligné l'importance.

Il est ainsi montré que le strie operculaire du buccin se forme pendant la période la plus chaude de l'année; elle exprime vraisemblablement un ralentissement estival de l'activité trophique, que manifesterait sous nos latitudes cette espèce carnassière d'affinités septentrionales. Ajoutons qu'une certaine variabilité temporelle d'apparition de la strie operculaire a été mise en évidence, mais que cette variabilité est beaucoup moins forte que

celle des stries des valves de *Spisula solidissima* (Jones *et al.*, 1983) ou de *Placopecten magellanicus* (Krantz *et al.*, 1984). Dans le cas du buccin, il ne se forme qu'une strie par an, et l'utilité pratique de cette structure pseudopériodique n'est aucunement affectée. Néanmoins, les travaux récents incitent à considérer qu'il est trop souvent attribué à la sclérochronologie un pouvoir de résolution excessif dans la détermination de l'âge individuel. La précision obtenue est toutefois parfaitement adaptée à l'objectif de la présente étude, dont les résultats doivent contribuer à optimiser la gestion d'une ressource dont l'exploitation va en s'amplifiant. En 1983, 3 600 tonnes de buccins ont été débarquées dans les ports de Granville et Blainville-sur-Mer. Ces apports ont représenté pratiquement la totalité de la production nationale, et leur valeur marchande fut d'environ 14,5 millions de francs.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier les personnes qui ont contribué à ce travail. MM. A. Laurec et A. Lucas, qui nous ont fait part de leurs critiques et suggestions. M^{me} C. Vergnaud-Grazzini et M. J.-F. Saliège du Laboratoire de Géologie Dynamique de l'Université de Paris VI, grâce à qui l'analyse isotopique des spécimens a pu être réalisée. M. A. Agoumi, de la Direction d'Études et Recherches d'EDF, qui nous a fourni les données de température de l'eau de mer. L'illustration est due à M^{me} S. Gros. Ce travail a été réalisé avec l'aide financière de l'UNAM (Universidad Nacional Autónoma de México).

RÉFÉRENCES

- Agoumi A., Enderlé M. J., Gras R. A., 1983. Modélisation du régime thermique de la Manche, *Oceanol. Acta*, **6**, 4, 393-406.
- Allen K. R., 1966. A method of fitting growth curves of the von Bertalanffy type to observed data, *J. Fish. Res. Board Can.*, **23**, 163-179.
- Bard Y., 1974. *Nonlinear parameter estimation*, Academic Press, New York, San Francisco, London, 341 p.
- Barker R. M., 1964. Microtextural variation in pelecypod shells, *Malacologia*, **2**, 69-86.
- Beamish R. J., Mc Farlane G. A., 1983. The forgotten requirement for age validation in fisheries biology, *Trans. Am. Fish. Soc.*, **112**, 735-743.
- Draper N. R., Smith H., 1966. *Applied regression analysis*, J. Wiley and Sons, Inc., New York, London, Sydney, 407 p.
- Ekaratne S. U. K., Crisp D. J., 1983. A geometric analysis of growth in gastropod shells, with particular reference to turbrinate forms, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **63**, 4, 777-797.
- Epstein S., Buchsbaum R., Lowenstam H. A., Urey H. C., 1953. Revised carbonate-water isotopic temperature scale, *Bull. Geol. Soc. Am.*, **64**, 1315-1326.
- Fletcher R., 1980. *Practical methods of optimization. Vol. 1: Unconstrained optimization*, John Wiley and Sons Inc., Chichester, New York, Brisbane, Toronto, 120 p.
- Hancock D. A., 1963. Marking experiments with the commercial whelk (*Buccinum undatum*), *Int. Comm. for the Northwest Atlantic Fisheries. Special Publ. no. 4, North Atlantic Fish Marking Symposium*, 176-193.
- Hancock D. A., 1967. Whelks, M.A.F.F. Laboratory Leaflet (N.S.) no. 15, Fish. Lab. Burnham-on-Crouch, Essex, 1-14.
- Haskin H. H., 1954. Age determination in molluscs, *Trans. New York Acad. Sci.*, **16**, 300-304.
- Hughes R. N., 1980. Population dynamics, growth and reproductive rates of *Littorina nigrolineata* Gray from a moderately sheltered locality in North Wales, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **44**, 211-228.
- Jones D. S., 1983. Sclerochronology: reading the record of the molluscan shell, *Am. Sci.*, **71**, 384-391.
- Jones D. S., Williams D. F., Arthur M. A., 1983. Growth history and ecology of the Atlantic surf clam, *Spisula solidissima* (Dillwyn), as revealed by stable isotopes and annual shell increments, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **73**, 225-242.
- Kennish M. J., 1980. Shell microgrowth analysis. *Mercenaria mercenaria* as a type example for research in population dynamics, in: *Skeletal growth of aquatic organisms. Biological records of environmental changes*, edited by D. C. Rhoads and R. A. Lutz, Plenum Press, New York and London, 255-294.
- Kimura D. K., 1980. Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve, *Fish. Bull.*, **77**, 4, 765-776.
- Krantz D. E., Jones D. S., Williams D. F., 1984. Growth rates of the sea scallop, *Placopecten magellanicus*, determined from the $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ record in shell calcite, *Biol. Bull.*, **167**, 186-199.
- Kubo I., Kondo K., 1953. Age determination of the *Babylonia japonica* (Reeve) an edible marine gastropod, basing on the operculum, *J. Tokyo Univ. Fish.*, **39**, 199-207.
- Laurec A., Le Guen J.-C., 1981. Dynamique des populations marines exploitées. Tome I. Concepts et modèles, Rapp. Sci. Tech. CNEXO n° 45, 118 p.
- Rao L. M., Sarma D. V. R., 1979. Growth studies on *Clypeomorus clypeomorus* Jousseume (Gastropoda: Cerithiidae) from the Visakhapatnam coast, *Indian J. Mar. Sci.*, **8**, 12-15.
- Richard G., Salvat B., 1980. Abondance et croissance de *Tectarius grandinatus* en Polynésie française, *Haliotis*, **10**, 2, 179.
- Rye D. M., Sommer II M. A., 1980. Reconstructing paleotemperature and paleosalinity regimes with oxygen isotopes, in: *Skeletal growth of aquatic organisms. Biological records of environmental changes*, edited by D. C. Rhoads and R. A. Lutz, Plenum Press, New York and London, 169-202.
- Sire J. Y., Bonnet P., 1984. Croissance et structure de l'opercule calcifié du gastéropode polynésien *Turbo setosus* (Prosobranchia: Turbinidae): détermination de l'âge individuel, *Mar. Biol.*, **79**, 1, 75-87.
- Thompson I., Jones D. S., Dreibelbis D., 1980. Annual internal growth banding and life history of the ocean quahog *Arctica islandica* (Mollusca: Bivalvia), *Mar. Biol.*, **57**, 25-34.
- Tomlinson P. K., Abramson N. J., 1961. Fitting a von Bertalanffy growth curve by least squares. Including tables of polynomials, State of California, Dept. Fish. Game, Fish. Bull. No. 116, 3-69.
- Urey H. C., 1947. The thermodynamic properties of isotopic substances, *J. Chem. Soc. London* 1947, 562-581.
- Vovelle J., Grasset M., 1980. Étude cytologique et histochimique comparée de la formation de l'opercule chez les prosobranches, *Haliotis*, **10**, 2, 148.
- Wefer G., Killingley J. S., 1980. Growth histories of strombid snails from Bermuda recorded in their 0-18 and C-13 profiles, *Mar. Biol.*, **60**, 129-135.
- Williamson P., Kendall M. A., 1981. Population age structure and growth of the trochid *Monodonta lineata* determined from shell rings, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **61**, 1011-1026.
- Yamaguchi M., 1977. Shell growth and mortality rates in the coral reef gastropod *Cerithium nodulosum* in Pago Bay, Guam, Mariana Islands, *Mar. Biol.*, **44**, 249-263.
- Yavnov S. V., Ignat'ev A. V., 1979. Shell structure and growth temperature of mollusks, family Macluridae, *Soviet J. Mar. Biol.*, **5**, 5, 409-414.