

**ATELIER DE TRAVAIL SUR LES POISSONS A ROSTRE COMMISSION THONIERE DE
L'OCEAN INDIEN
ETUDE DE LA CROISSANCE DE L'ESPADON (*XIPHIAS GLADIUS*)**

Karine Vanpouille¹, François Poisson¹, Marc Taquet¹, André Ogor², Hervé Troadec²

⁽¹⁾ *Laboratoire Ressources Halieutiques de l'Ifremer, B.P. 60, rue Jean Bertho,
97822, Le Port Cedex, Ile de La Réunion (France)*

⁽²⁾ *Laboratoire de Sclérochronologie des Animaux Aquatiques, Ifremer-IRD,
BP 70, 29280 Plouzané (France)*

RÉSUMÉ

*L'étude sur l'estimation de l'âge chez l'espadon (*Xiphias gladius*) dans le sud-ouest de l'océan Indien a été basée sur l'observation des marques de croissance présentes sur les coupes de la 2^{me} épine de la nageoire anale. Dans le cadre de ce programme, réalisé en collaboration étroite avec la profession, 1665 pièces osseuses ont été collectées et traitées. Pour 689 femelles et 445 mâles, les annuli (ou marques de croissance) observés sur les coupes d'épine ont pu être dénombrés, au moyen d'une chaîne de traitement d'image numérique mettant en jeu le logiciel visilog-TNPC. L'ensemble du protocole a été affiné et mis en application en collaboration avec le laboratoire de sclérochronologie des animaux aquatiques (Lasaa, laboratoire mixte Ifremer/IRD). Pour les deux sexes, des relations d'allométrie de type puissance ont pu être établies entre la longueur maxillaire – fourche des poissons (LMF) et le rayon des pièces osseuses. Des premières courbes de croissance de type Von Bertalanffy ont pu être ajustées aux données, au moyen du logiciel Vonbit (Stamatopoulos et Caddy, 1999), en faisant l'hypothèse qu'une marque de croissance correspond à un an. Ces courbes montrent une croissance apparemment plus lente dans l'océan Indien. Le paramètre L_{∞} prend des valeurs allant de 207 à 254 cm pour les femelles et de 165 à 276 cm pour les mâles suivant les prétraitements effectués sur les données brutes. Les femelles atteignent vraisemblablement des tailles supérieures à celles de mâles, au même âge. Cependant, l'analyse des accroissements marginaux n'a pas encore permis de valider le rythme d'apparition des dépôts sur les pièces osseuses. Des opérations de marquages chimiques semblent donc nécessaires pour permettre la validation de l'âge chez l'espadon.*

1	INTRODUCTION.....	128
2	MATERIEL ET METHODES	128
2.1	MATERIEL BIOLOGIQUE.....	128
2.2	COLLECTE DES ECHANTILLONS	129
2.2.1	<i>Campagnes d'échantillonnage.....</i>	<i>129</i>
2.2.2	<i>Préparation des coupes.....</i>	<i>129</i>
2.3	OBSERVATION DES COUPES.....	129
2.4	ANALYSE DES DONNEES	129
2.4.1	<i>Détermination des relations d'allométrie (RS-LMF).....</i>	<i>129</i>
2.4.2	<i>Longueurs rétrocalculées.....</i>	<i>130</i>
2.4.3	<i>Ajustements des courbes de croissance.....</i>	<i>130</i>
2.4.4	<i>Validation.....</i>	<i>130</i>
2.4.5	<i>Reclassement des données.....</i>	<i>130</i>
3	RESULTATS.....	131
3.1	RELATIONS D'ALLOMETRIE.....	131
3.2	PREMIERS TRAITEMENTS A PARTIR DES DONNEES BRUTES	131
3.2.1	<i>Relation entre la LMF et le nombre d'annuli observé.....</i>	<i>131</i>
3.2.2	<i>Position des différents annuli.....</i>	<i>131</i>
3.2.3	<i>Longueurs rétrocalculées.....</i>	<i>132</i>
3.2.4	<i>Premiers essais d'ajustement de courbes de croissance</i>	<i>133</i>
3.3	TRAITEMENTS ISSUS DESDONNEES RECLASSEES	137
3.4	ASPECTS DE VALIDATION.....	137
4	DISCUSSION.....	137
4.1	CRITIQUE SUR LES LECTURES	137
4.2	RELATION RS – LMF.....	137
4.3	RELATION NOMBRE D'ANNULI-LONGUEUR RETROCALCULEE	138
4.4	MODELES DE CROISSANCE	138
4.5	ASPECTS DE VALIDATION.....	141
5	CONCLUSION	141

INTRODUCTION

La pêche palangrière réunionnaise a connu un développement important dans les dix dernières années. Parallèlement, la pression de pêche sur l'espadon a fortement progressé dans l'océan Indien, passant de quelques centaines de tonnes, à plus de 35 000 tonnes actuellement.

Face à cette progression, l'effort de recherche sur la biologie de l'espadon dans la zone est resté modeste. Pourtant, la communauté scientifique est déjà sollicitée pour fournir des avis sur l'état des stocks. L'estimation de l'âge qui permet d'établir la structure démographique d'un stock est un des paramètres préalables indispensables pour ces évaluations. La présente étude portant sur la croissance de l'espadon de l'océan Indien, constitue donc une priorité de recherche pour le laboratoire Ressources Halieutiques de l'Ifremer à La Réunion.

Les méthodes d'estimation de l'âge sont de deux types (Panfili, 1992) :

- les méthodes statistiques appliquées à un groupe d'individus, qui donnent un âge moyen pour certaines catégories (classes de taille essentiellement) ;

- les méthodes individuelles qui reposent sur l'observation des marques de croissance inscrites sur les pièces minéralisées de chaque animal.

Jusque dans les années 80, la plupart des travaux concernant l'âge et la croissance chez l'espadon a été basée sur une analyse des distributions de fréquence de taille, appelée aussi méthode de Petersen (Kume et Joseph, 1969 ; Beckett, 1974 ; Ovchinnikov *et al.*, 1980). Progressivement, ces travaux se sont tournés vers l'observation de pièces dures (épines dorsales ou anales, otolithes ou vertèbres) en vue de réaliser des estimations directes de l'âge. Artüz (1963) a mené un des premiers travaux de ce type en étudiant les coupes de rayons de nageoires dorsales d'espadons provenant de la mer de Marmara (Turquie) et sur lesquelles il a observé des anneaux concentriques pouvant être interprétés comme des marques de croissance. Quelle que soit la pièce utilisée, le principe consiste à réaliser une coupe dans un tissu osseux et à dénombrer les marques de croissance présentes sur ces coupes. Ces marques de croissance peuvent être traduites en terme de durée et donc d'âge lorsque l'on établit par ailleurs le rythme de leur dépôt. (Panfili, 1992).

Ces études sur l'estimation directe de l'âge de l'espadon ont été menées principalement dans l'Océan Atlantique (Berkeley et Houde, 1983 ; Radtke et Hurley, 1983 ; Wilson et Dean, 1983 ; Prince *et al.*, 1987 ; Ehrhardt, 1992, 1994) et de façon plus modeste dans l'Océan Pacifique (Castro-Longoria et Sosa-Nishizaki, 1998 ; Uchiyama *et al.* 1998). Mais la bibliographie ne fait mention d'aucune étude menée dans l'océan Indien sur ce thème.

Dans la présente étude, une chaîne de traitements numériques a été mise au point pour la lecture des marques

de croissance présentes sur la section de la seconde épine de la nageoire anale de l'espadon.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel biologique

Les études sclérochronologiques menées sur l'espadon sont basées principalement sur l'observation des otolithes et des épines de la première nageoire anale (Berkeley et Houde, 1983 ; Radtke et Hurley, 1983 ; Wilson et Dean, 1983 ; Erhardt, 1992 ; Castro-Longoria et Sosa-Nishizaki, 1998). D'autres pièces osseuses, comme les vertèbres ou les épines des nageoires dorsales, peuvent également être utilisées (Uchiyama *et al.*, 1998). En revanche, l'utilisation des écailles comme méthode d'estimation d'âge est impossible car les espadons adultes ne possèdent pas d'écailles (Porter 1993).

L'utilisation des épines des nageoires anales pour les estimations d'âge chez l'espadon est recommandée par de nombreux auteurs (Berkeley et Houde, 1983 ; Ehrhardt, 1992 ; Tserpes et Tsimenides, 1995 ; Castro-Longoria et Sosa-Nishizaki, 1998 ; Uchiyama *et al.*, 1998). Ces structures osseuses, dotées de stries de croissance supposées annuelles, présentent plusieurs avantages. Elles sont facilement récupérables sans altérer la valeur commerciale des poissons (Tserpes et Tsimenides, 1995 ; Castro-Longoria et Sosa-Nishizaki, 1998), peuvent être aisément traitées et se caractérisent par des marques de croissance, facilement observables, un focus bien défini et une petite matrice centrale en comparaison à d'autres structures osseuses (Berkeley et Houde, 1983).

Néanmoins, des problèmes subsistent quant à l'utilisation de ces pièces osseuses, comme la présence d'anneaux multiples et la disparition possible des premiers anneaux au centre de la coupe (Berkeley et Houde, 1983 ; Tserpes et Tsimenides, 1995 ; Uchiyama *et al.*, 1998...). Ce phénomène provoqué par une revascularisation des tissus est surtout présent chez les individus âgés. Le problème des anneaux multiples peut-être éliminé par des lecteurs expérimentés, ne comptant dans ce cas que les anneaux les plus prononcés, alors que le problème de disparition des anneaux reste plus délicat (Tserpes et Tsimenides, 1995). Il nécessite que l'on détermine avec précision la position des premiers anneaux permettant ainsi d'évaluer le nombre de stries manquantes chez les individus concernés afin de les ajouter aux nombres réels de stries observées.

L'intérêt des otolithes, pièces calcifiées présentant des stries de croissance journalières et annuelles, dans les études d'estimation d'âge, a été démontré par Radtke et Hurley, 1983 et Wilson et Dean, 1983. Cependant, la principale difficulté de l'utilisation des otolithes réside dans l'extrême minutie nécessaire à l'extraction, la manipulation et la préparation de ces pièces osseuses minuscules et fragiles (Radtke et Hurley, 1983 ; Uchiyama *et al.*, 1998). Les techniques de microscopie électronique à balayage utilisées par Radtke et Hurley, (1983) et Wilson et Dean,

(1983) sur les sagittae, semblent être prometteuses mais sont encore onéreuses et peu utilisées.

Compte-tenu de ces observations, et du caractère commercial de la pêcherie palangrière réunionnaise étudiée, le choix s'est porté sur les épines de nageoires anales. C'est la seconde épine de la première nageoire anale qui a été retenue car elle présente la plus petite matrice centrale et le plus grand diamètre (Berkeley et Houde, 1983).

Par convention, dans ce document, on appellera « nageoire anale », la première des 2 nageoires anales de l'espadon.

Collecte des échantillons

Les pièces calcifiées ont été prélevées sur des espadons pêchés par la flottille palangrière réunionnaise dans le Sud-Ouest de l'océan Indien, lors d'embarquements scientifiques réalisés par des agents du laboratoire. Ces opérations se sont déroulées sur 2 années et demi consécutives : de mai 1998 à janvier 2001.

Campagnes d'échantillonnage

52 campagnes d'échantillonnage biologique à bord des palangriers réunionnais ont été

réalisées au cours des 2 premières années du programme, entre le 1^{er} mai 1998 et le 31 janvier 2001. Ces campagnes à la mer, correspondant à 255 opérations de pêche, ont permis l'échantillonnage de 1935 espadons et la collecte de 1607 nageoires anales.

Parallèlement à la récupération des nageoires anales, plusieurs informations relatives aux individus échantillonnés sont notées : mesures biométriques (méthode décrite au paragraphe biométrie), sexe (observation macroscopique)...

Une quinzaine de marées avec prélèvements biologiques, et en particulier prélèvements de nageoires anales, avaient déjà été effectuées entre janvier 1995 et août 1996. Certains espadons échantillonnés lors de ces marées ont été ponctuellement utilisés dans la présente étude.

Préparation des coupes

La zone de coupe est repérée, conformément à la méthode de Ehrhardt (1994). Cette méthode consiste à mesurer la base de l'épîne dans sa plus grande largeur (d), entre les condyles de base ; la zone de coupe est située à d/2 au-dessus. Cette zone est matérialisée par une légère marque au crayon. Si la base de l'épîne est abîmée (absence d'un condyle...), une extrapolation est réalisée pour déterminer la distance d. Si la base de l'épîne est absente, l'échantillon est rejeté.

L'épîne est ensuite sectionnée, au niveau de la marque effectuée, à l'aide d'une tronçonneuse ou scie circulaire à vitesse lente de type ISOMET®, équipée d'une lame diamantée. La coupe s'effectue en utilisant du liquide ISOCUT®.

Deux coupes successives d'une épaisseur moyenne de 0.65 mm (réglage au micromètre) sont réalisées (vitesse 5-6/10). Ces coupes sont facilement récupérées dans le bac de

barbotage, situé sous la lame, à l'aide du panier prévu à cet effet.

Pour les petits individus (LMF < 80cm en moyenne) la coupe de l'épîne brute est quasiment impossible compte tenu de sa fragilité. Des inclusions dans de la résine ont été effectuées au Lasaa pour ces épines de petites tailles.

Observation des coupes

Les coupes sont observées à la loupe binoculaire, en lumière transmise ou réfléchie. Une bonne mise au point permet de visualiser une alternance de zones opaques et hyalines disposées de façon concentrique autour de la matrice centrale.

Initialement, la lecture se faisait entièrement sous loupe binoculaire à l'aide d'un micromètre oculaire. L'acquisition du logiciel Visilog-TNPC (Traitement Numérique des Pièces Calcifiées) et de la chaîne de traitement associée a considérablement facilité cette lecture.

La chaîne de traitement actuelle se compose d'une caméra CCD Sony, modèle XC 77 CE montée sur une loupe binoculaire Wild M7A. Le tout est relié à un ordinateur sur lequel est installé le logiciel Visilog-TNPC version 3.2.

Le logiciel Visilog-TNPC est basé sur le logiciel Visilog 5, un environnement d'analyse et de traitement d'images en 2 dimensions qui permet d'acquérir une image à partir d'une caméra ou d'un fichier, de l'afficher sur l'écran, de l'annoter, d'en extraire les mesures élémentaires et de l'imprimer. Les images ainsi obtenues peuvent être sauvegardées dans des formats universels (TIFF, BMP,...) et les résultats numériques enregistrés en format texte.

Ce logiciel a été conçu par le Lasaa et la société NOESIS pour le Traitement Numérique des Pièces Calcifiées (TNPC). Il permet d'établir le profil des coupes en niveaux de gris, d'identifier les différents annuli et d'effectuer des mesures de distances.

Toutes les images des coupes sont enregistrées dans une base de données TNPC, au format Access, du type « Tnpc.mdb » : la "Dbase". Dans cette base de données, à chaque coupe correspond une fiche d'identification comprenant sa photo et les caractéristiques de l'échantillon (numéro d'échantillon, LMF, sexe, date, bateau...).

Analyse des données

Détermination des relations d'allométrie (RS -LMF)

Choix du meilleur ajustement

Le rayon de coupe (RS en mm) des épines de nageoire anale a été mis en relation avec la longueur (LMF en cm) des poissons. Pour ce traitement, effectué sous Excel, les individus dont la LMF est connue et dont les coupes ont fait l'objet d'une mesure du rayon d'épîne, ont été considérés. Les données relatives à 1494 individus traités principalement à l'Ifremer Réunion (1460 coupes) et au Lasaa (34 très jeunes individus) ont été regroupées.

Sachant que la croissance des mâles est supposée différente de celle des femelles, les 2 sexes ont été traités séparément.

Des tentatives d'ajustement de relations de type linéaire, puissance et logarithmique ont été menées sur les nuages de points obtenus. Les coefficients de détermination r^2 ont permis de retenir les meilleures régressions. Ces relations d'allométrie servent de base aux méthodes de rétrocalcul.

Test de signification de la pente

Pour résoudre le problème de non-linéarité rencontré avec les relations de type puissance ou logarithmique, la solution est de linéariser les équations par une transformation.

Prenons l'exemple d'une relation puissance du type $y = bx^a$. En transformant cette relation avec les logarithmes, elle devient une relation linéaire de la forme $\log y = \log b + a \log x$. En posant $\log y = Y$, $\log x = X$ et $\log b = B$, on obtient une relation linéaire du type $Y=B + AX$ (avec $\log = \ln$ ou logarithme népérien).

Afin de vérifier que la régression de LMF en RS établie est bien significative, un test de signification de pente a été réalisé sur les équations transformées. La méthode retenue est celle exposée par Scherrer (1984). Ces tests ont également été réalisés pour comparer les régressions obtenues sur les mâles et les femelles ainsi que pour comparer nos résultats avec ceux d'autres auteurs (Ehrhardt, 1992 ; Tsimenides et Tserpes, 1989).

Longueurs rétrocalculées

Le rétrocalcul de la croissance est utilisé pour estimer la longueur des poissons à une date (ou à un âge) antérieure à celle (ou à celui) de la capture. Cette méthode est fondée sur l'existence d'une relation entre la croissance en Longueur (L) du poisson et celle (R) d'une pièce anatomique osseuse.

L'objectif est donc d'estimer la longueur L_i du poisson à l'âge i en fonction de la longueur du poisson L_c à la capture, du rayon R_i de l'épine à l'annulus i et du rayon de l'épine R_c à la capture. En l'absence de validation, nous avons estimé la longueur L_i du poisson à l'annulus i et non à l'âge i .

Dans un premier temps, c'est la méthode proportionnelle de Dahl-Lea (1910) qui a été utilisée comme méthode de rétrocalcul, en supposant que la relation entre la 2^{ème} épine et la longueur du poisson est plutôt de type linéaire.

Modèle de DAHL-LEA (1910)	$L_i = (R_i/R_c)L_c$
---------------------------	----------------------

Cette équation est enregistrée dans TNPC, qui fournit automatiquement les longueurs rétrocalculées dans le « Result Viewer » parallèlement aux autres informations sur la coupe. Ces données sont également transférées sous Excel. Pour chaque espadon échantillonné, on dispose de n longueurs rétrocalculées avec « n » étant le nombre d'annuli observés. Dans une phase ultérieure, il serait souhaitable d'introduire directement dans TNPC comme équation de rétrocalcul, les meilleures relations d'allométrie obtenues (meilleur r^2).

Ajustements des courbes de croissance

A partir des longueurs rétrocalculées, un modèle de croissance de type Von Bertalanffy a été ajusté aux

données. Ces paramètres ont été déterminés à l'aide du logiciel « VONBIT » disponible sur le site internet de la FAO (Stamatopoulos et Caddy, 1999). La mise en œuvre de ce logiciel suppose qu'il y a formation d'un et un seul anneau par an. Le nombre d'annuli observés peut alors être assimilé à un âge.

Des ajustements de Von Bertalanffy ont été menés dans un premier temps sur l'ensemble des couples âge (en nombre d'anneaux) – longueurs rétrocalculées. Pour chaque poisson ont donc n (nombre d'anneaux) couples [âge – longueur].

Des ajustements ont également été opérés sur des moyennes de longueurs par âge. Dans ce cas, deux approches ont été tentées. La première consiste à attribuer la fréquence 1 aux moyennes de longueurs obtenues pour les différents annuli. La seconde utilise une pondération des moyennes par les effectifs de classes de longueurs ayant permis leur calcul.

Dans un second temps, d'autres ajustements ont été menés, non plus avec n couples [âge - longueur] par poisson mais avec un seul couple [âge – longueur] par poisson, en évaluant pour chaque individu son âge à la capture. Pour obtenir cet âge à la capture, nous utilisons la relation de type puissance calculée entre les annuli et leurs rayons moyens. Cette courbe nous permet d'obtenir un âge estimé en fonction du rayon de l'épine. Nous disposons ainsi du couple de données (âge – LMF) nécessaire pour établir une relation de croissance à l'aide du logiciel « Vonbit ».

Validation

La méthode de validation tentée au cours de cette étude est l'utilisation de l'accroissement marginal. L'accroissement marginal ou « marginal increment (MI) » se définit comme la distance comprise entre la dernière strie de croissance et le bord de l'épine. Le ratio d'accroissement marginal (RMI) représente le rapport entre l'accroissement marginal et la distance entre les deux dernières stries de croissance.

L'évolution mensuelle du ratio d'accroissement marginal a donc été étudiée sur une base pluriannuelle en séparant les individus par classes de taille ($LMF < 125$, $125 < LMF < 170$, $LMF > 170$) et par sexe, car l'accroissement marginal varie considérablement en fonction de l'âge, de la taille et du sexe (Ehrhardt, 1992).

Reclassement des données

Les données brutes présentent un certain nombre d'incohérences dues en particulier aux remaniements vasculaires (disparition d'anneaux) et à la présence d'anneaux multiples (anneaux supplémentaires). Ceci se traduit par une variabilité importante au niveau de la position des différents annuli. Ainsi, on rencontre des individus très grands, avec des longueurs maxillaires fourches supérieures à 200 cm, présentant seulement 1 ou 2 annuli. A l'inverse, on peut rencontrer des individus relativement petits présentant 8 ou 9 anneaux. L'objectif du reclassement est de proposer une nouvelle répartition des poissons dans les classes d'annuli.

Le premier tri envisagé consiste à utiliser les informations qualitatives issues des observations des coupes comme les

variables « Vordre » et « Vcontrast ». Ces variables permettent d'éliminer les anneaux doubles mais en aucun cas, d'évaluer le nombre d'anneaux manquants. C'est pour cela qu'un traitement algorithmique basé sur la position moyenne des annuli a été utilisé.

Au préalable, les positions moyennes des différents anneaux (RM_i) sont calculées. On en déduit les positions des seuils :

$S_i = (RM_{i+1} - RM_i) / 2$ avec S_i seuil d'acceptation du $i^{\text{ème}}$ annulus, RM_{i+1} et RM_i les rayons moyens des annuli.

Considérons le $i^{\text{ème}}$ annulus, si R_i est supérieur à S_i , alors R_i doit être décalé vers la droite. Si R_i est inférieur à S_{i-1} , alors R_i doit être décalé vers la gauche. Dans les autres cas il reste au même endroit. Pour faire ces reclassements, un algorithme a été réalisé en langage C++ (Borland®). L'opération est effectuée en boucle, jusqu'à ce que très peu de valeurs (2%) soient modifiées, les seuils étant recalculés à chaque itération.

Les traitements présentés au début du chapitre 3.6, et en particulier les ajustements de courbes de croissance de type Von Bertalanffy, sont appliqués ensuite à la matrice de données issue de ce reclassement.

RESULTATS

Sur les 1935 espadons échantillonnés, 1607 nageoires anales ont été prélevées

Les individus échantillonnés dont les tailles (longueur LMF) à la capture varient entre 69 et 289 cm, présentent une distribution de fréquence de type normale. Un déficit important apparaît pour les classes de taille extrêmes et en particulier les jeunes individus. Ce manque d'individus de petite taille a été compensé par une soixantaine de jeunes espadons (LMF entre 50 et 100 cm) fournis par les pêcheurs eux-mêmes.

En moyenne, environ 50 individus par mois ont ainsi pu être échantillonnés. Si l'on fait un regroupement mensuel sur les différentes années du programme, l'échantillon s'élève à près de 100 individus par mois, excepté pour les mois de février (n=33) et de septembre (n=81). Le sex ratio mensuel des espadons échantillonnés pour l'étude « Ageage » est à la faveur des femelles pour les 12 mois de l'année. Les proportions de mâles semblent particulièrement faibles (<30%) pour les mois de juin à septembre.

Relations d'allométrie

La longueur du poisson (LMF en cm) a été mise en relation avec le rayon (RS en mm) de l'épine pour obtenir un nuage de point. Ce traitement porte sur l'ensemble des individus (1494) puis séparément sur les femelles (912) et sur les mâles (529).

Les meilleurs ajustements ont été obtenus avec les courbes de type linéaire et puissance. Les coefficients de corrélation sont respectivement $r^2 = 0.811$ et $r^2 = 0.8419$ pour les femelles et $r^2 = 0.7182$ et $r^2 = 0.7588$ pour les mâles.

Les équations puissances obtenues sont les suivantes :

Pour les 2 sexes confondus : $LMF = 68.086RS^{0.6183}$ ($r^2 = 0.8507$, $N = 1494$)

Pour les femelles : $LMF = 68.845RS^{0.6106}$ ($r^2 = 0.8419$, $N = 912$)

Pour les mâles : $LMF = 72.148RS^{0.5781}$ ($r^2 = 0.7588$, $N = 529$)

Les équations linéaires obtenues sont les suivantes :

Pour les 2 sexes confondus : $LMF = 24.237RS + 62.105$ ($r^2 = 0.8088$, $N = 1494$)

Pour les femelles : $LMF = 23.57RS + 65.038$ ($r^2 = 0.811$, $N = 912$)

Pour les mâles : $LMF = 23.446RS + 66.273$ ($r^2 = 0.7182$, $N = 529$)

Premiers traitements à partir des données brutes

Les traitements portent respectivement sur 647 femelles et 410 mâles pour lesquels des mesures du rayon et des distances « focus – annuli » sont disponibles. Parmi ces individus, 638 femelles et 405 mâles sont caractérisés par la présence d'au moins un anneau.

Relation entre la LMF et le nombre d'annuli observé

Pour les mâles comme pour les femelles, la taille (LMF) augmente avec le nombre d'annuli. Cette augmentation de la taille semble s'atténuer pour les nombres d'annuli élevés mais il reste difficile d'ajuster une courbe de tendance à ce type de graphique compte-tenu de la variabilité importante des longueurs.

La tendance générale, à savoir l'augmentation de la LMF avec le nombre d'annuli, est confirmée, pour les femelles comme pour les mâles. Néanmoins, pour les nombres d'annuli élevés, ces données sont à prendre avec précaution car les effectifs ayant permis le calcul des moyennes sont extrêmement faibles.

Position des différents annuli

La position moyenne pour chaque annulus, par rapport au focus a été calculée, en tenant compte de toutes les distances mesurées sur l'ensemble des coupes.

A partir du 10^{ème} anneau, les effectifs deviennent faibles, en particulier pour les mâles et l'utilisation de ces données pourrait fausser l'analyse. C'est la raison pour laquelle dans le traitement suivant, seuls les 9 premiers anneaux ont été considérés.

Pour les mâles et les femelles, des courbes de type puissance ont été ajustées aux positions moyennes des annuli (Figure 1). Les équations obtenues sont les suivantes :

- pour les mâles : $y = 2,0603 x^{0.3428}$ ($r^2 = 0.9955$, $n = 405$)

- pour les femelles : $y = 2,1027 x^{0.4111}$ ($r^2 = 0.9882$, $n = 638$)

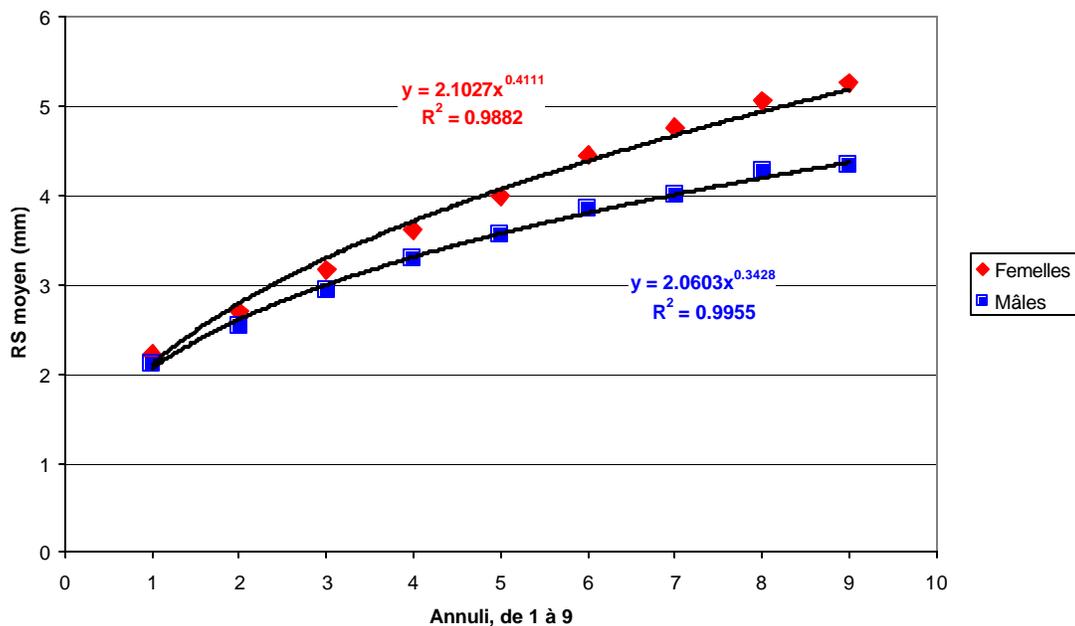


Figure 1 : Position moyenne des annuli, de 1 à 9, pour les mâles et les femelles

Longueurs rétrocalculées

Les longueurs rétrocalculées peuvent être mises en relation avec les différents annuli correspondants, pour les mâles comme pour les femelles. (Figure 2 et Figure 3)

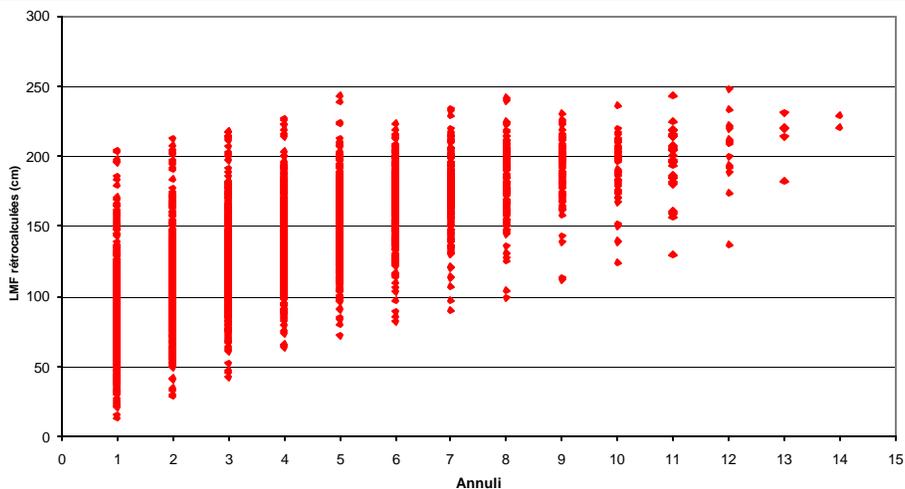


Figure 2 : Longueurs (LMF) rétrocalculées en fonction des nombres d'annuli observés, pour les femelles

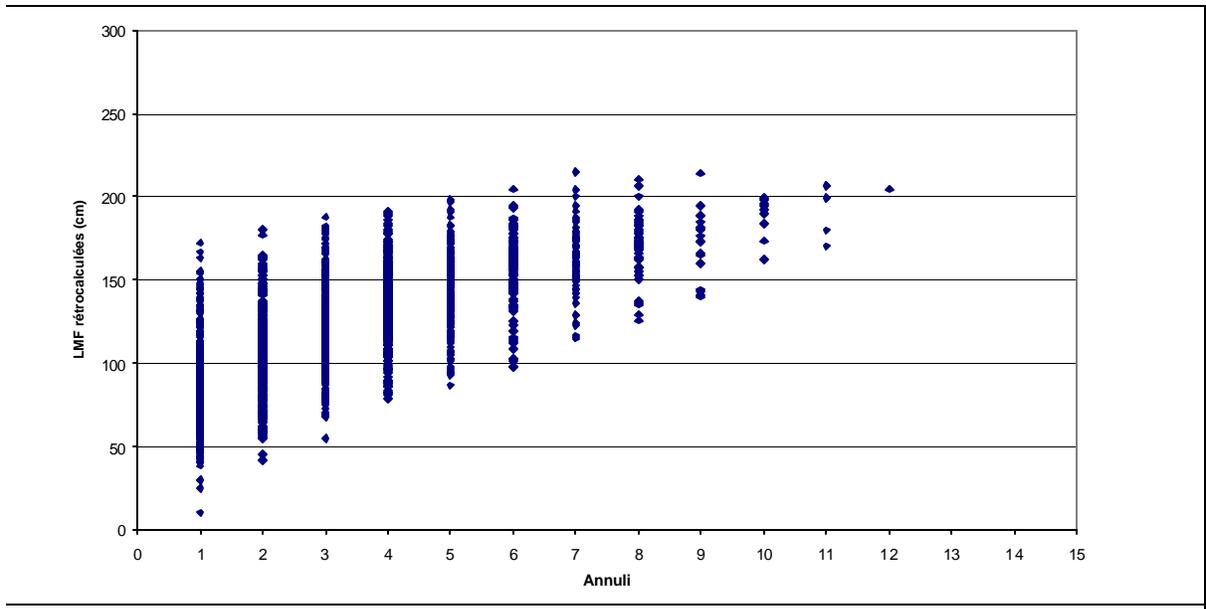


Figure 3 : Longueurs (LMF) rétrocalculées en fonction des nombres d'annuli observés, pour les mâles

Pour un annuli donné, la gamme couverte par les longueurs rétrocalculées est très large. Pour le premier annuli des femelles, par exemple, elle s'étale de 13 à 205 cm.

Premiers essais d'ajustement de courbes de croissance

Si l'on tente d'ajuster une courbe de croissance sur les longueurs rétrocalculées (données brutes), la gamme de tailles pour les différents annuli observés est tellement large que le logiciel VONBIT n'arrive pas à effectuer d'ajustement sur ces données, pour les mâles comme pour les femelles.

Différentes tentatives ont donc été effectuées en utilisant les moyennes pour les mâles comme pour les femelles. La

première en utilisant les moyennes obtenues pour l'ensemble des annuli, la seconde en utilisant les moyennes obtenues pour les 9 premiers annuli seulement et la troisième en utilisant les moyennes obtenues pour l'ensemble des annuli mais en attribuant à chaque moyenne, comme fréquence d'apparition, le nombre d'individus correspondant à l'annulus considéré.

Les graphiques suivants (Figure 4 et Figure 5) présentent les premières courbes de croissance de type Van Bertalanffy établies sur la base des moyennes pondérées calculées sur les données brutes.

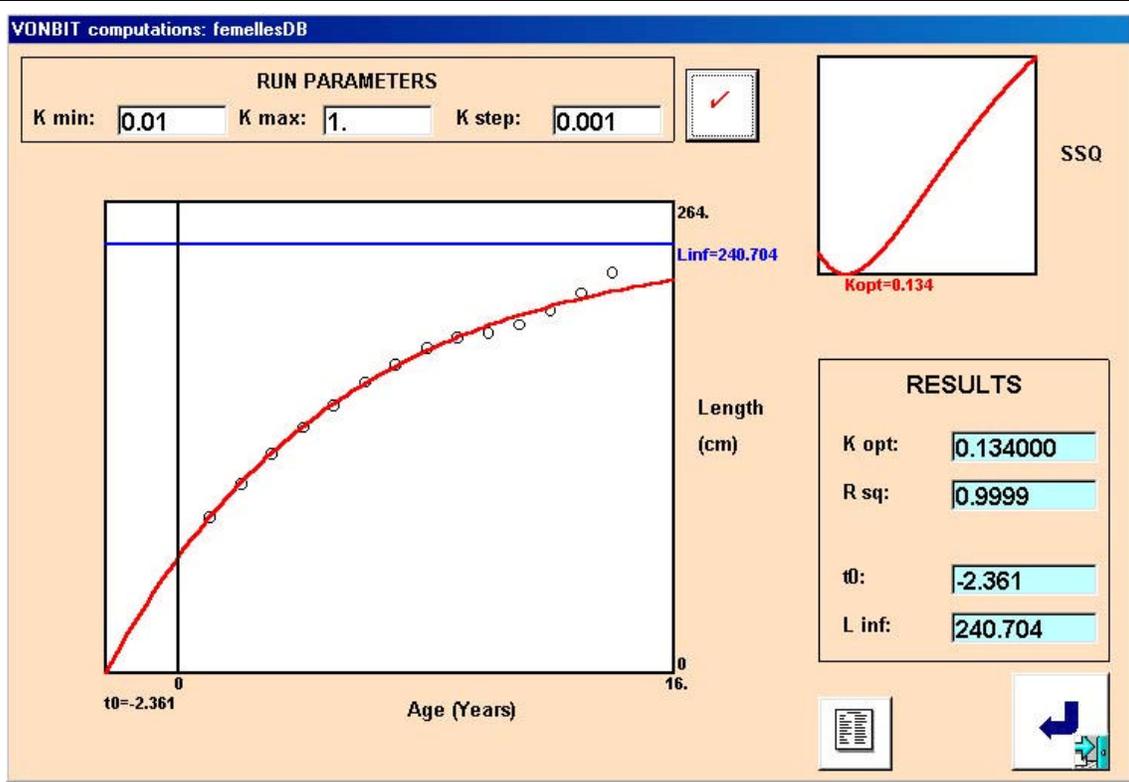


Figure 4 : Courbe de croissance de type Von Bertalanffy pour les femelles (« moyennes pondérées ») et paramètres associés

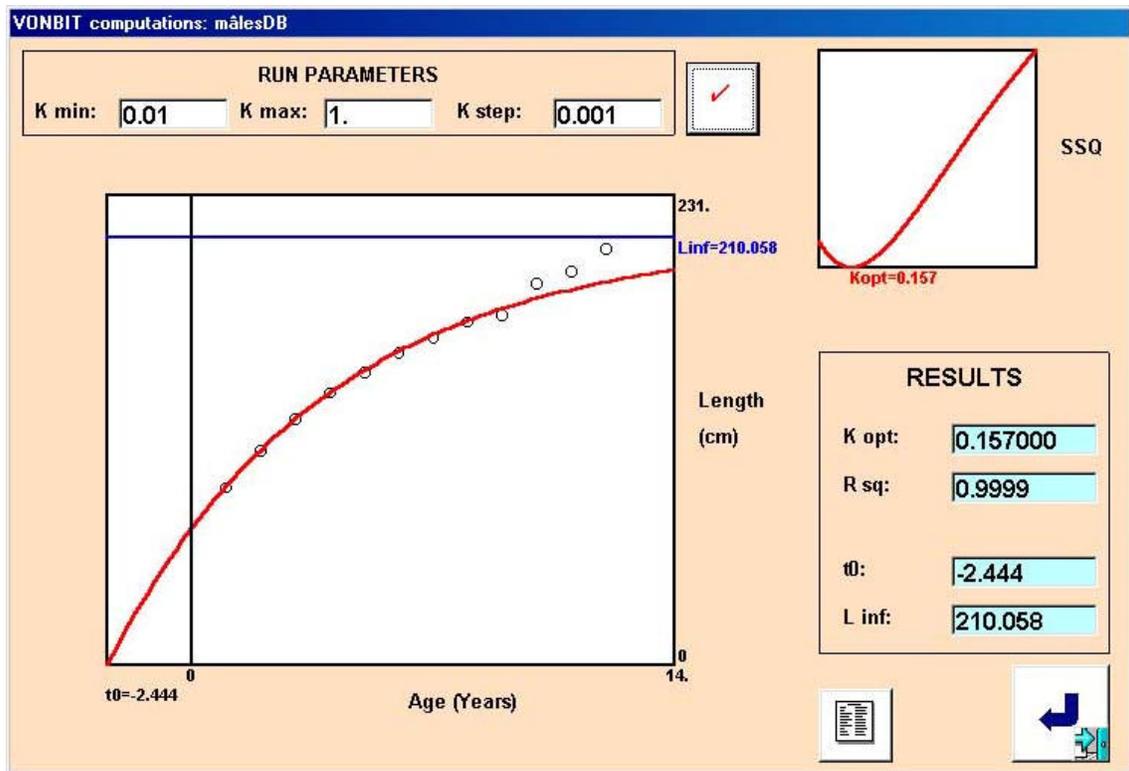


Figure 5 : Courbe de croissance de type Von Bertalanffy pour les mâles (« moyennes pondérées ») et paramètres associés

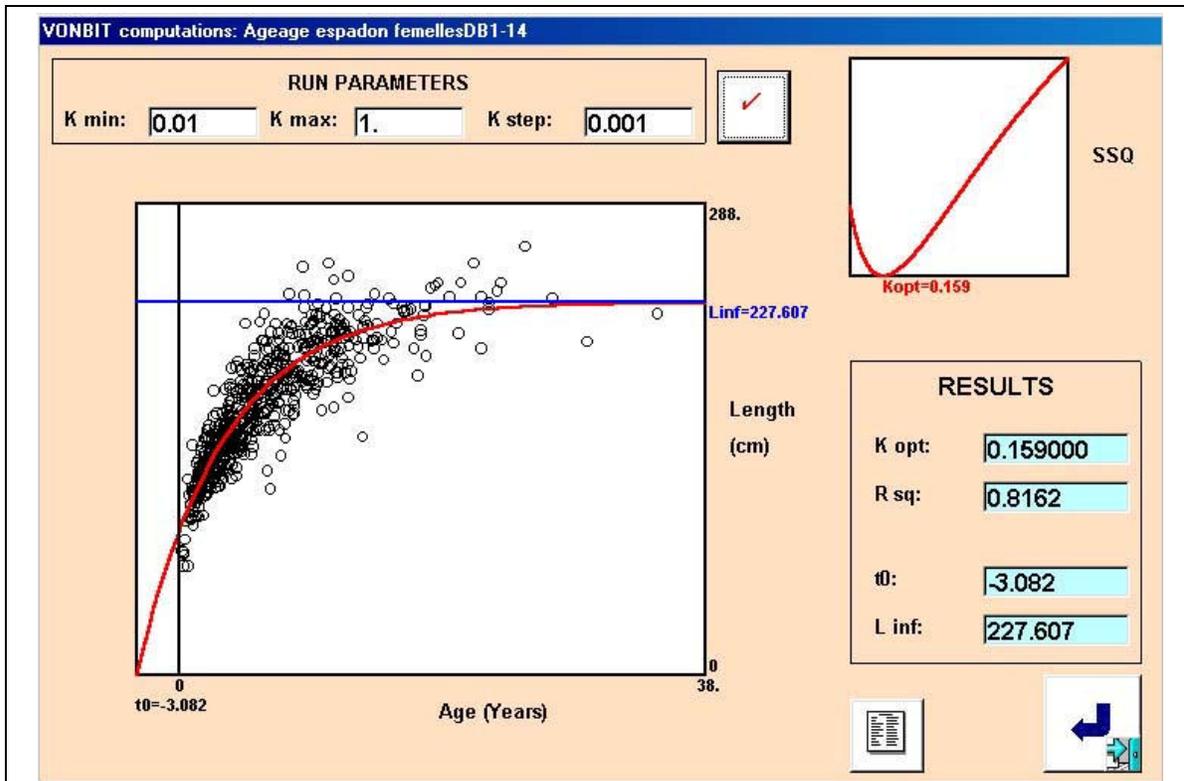


Figure 6 : Courbe de croissance de type Von Bertalanffy pour les femelles (âges estimés à partir des rayons moyens d'épine, anneaux de 1 à 14) et paramètres associés (n=638)

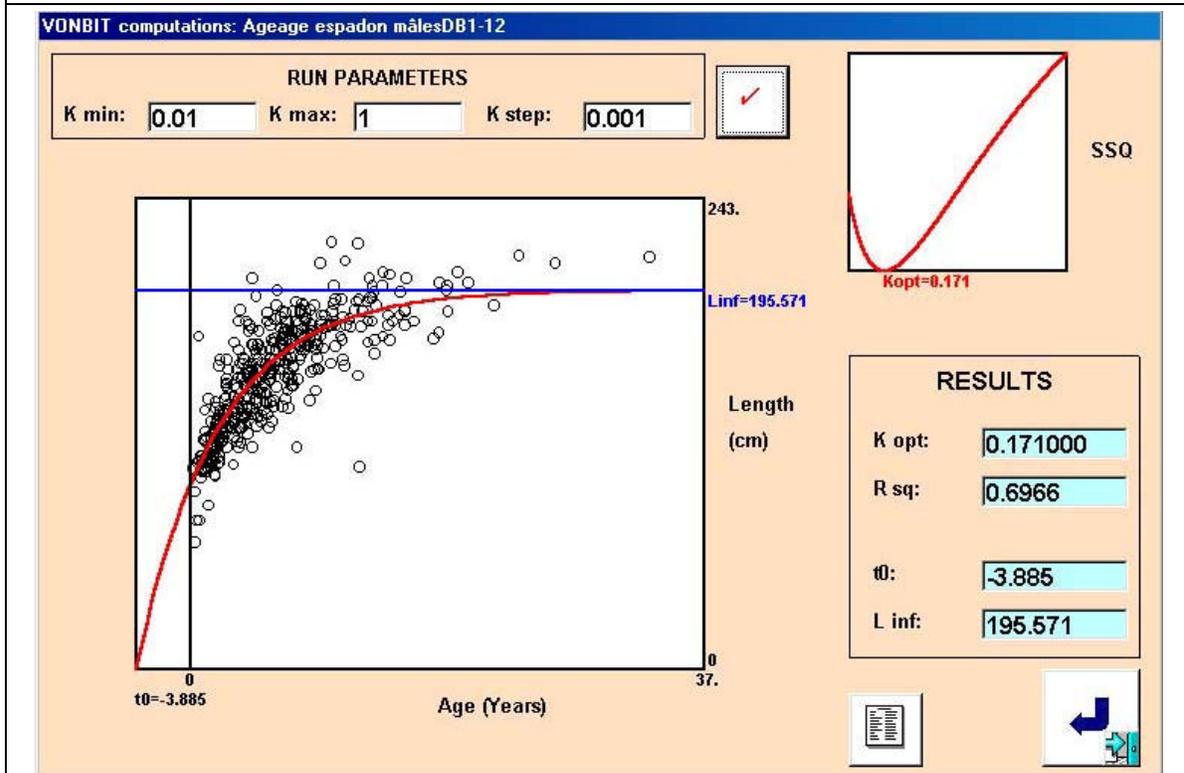


Figure 7 : Courbe de croissance de type Von Bertalanffy pour les mâles (âges estimés à partir des rayons moyens d'épine, anneaux de 1 à 12) et paramètres associés (n=405)

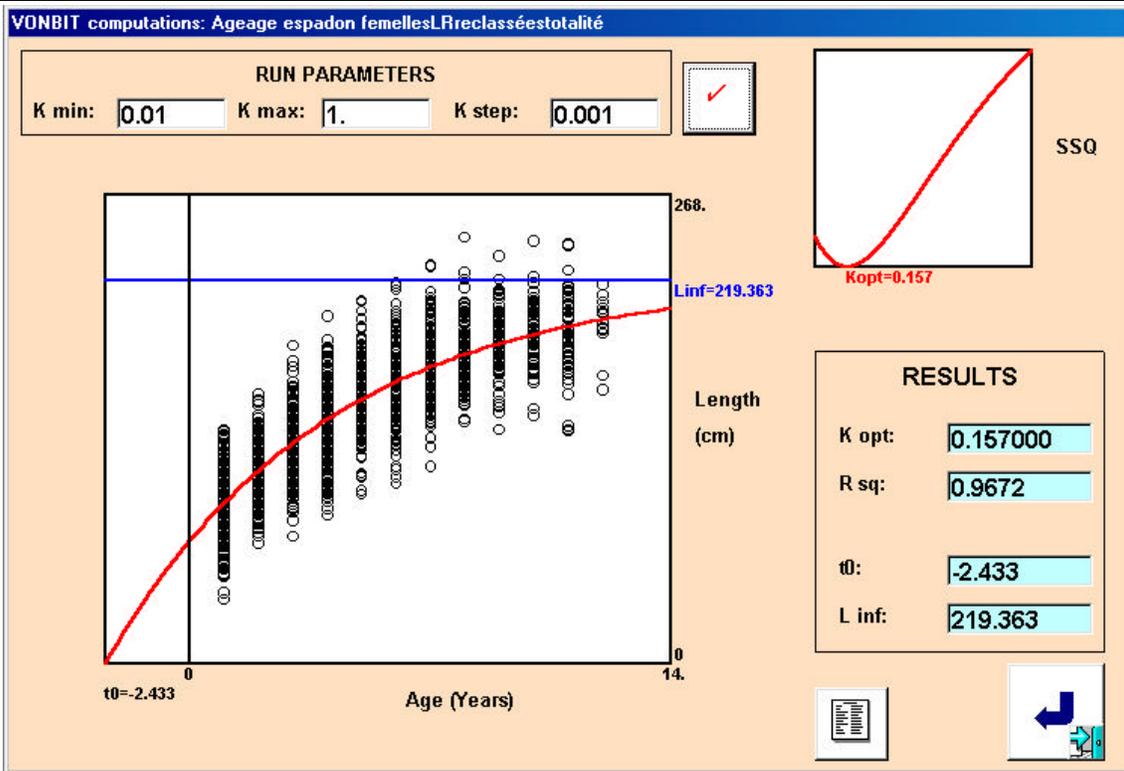


Figure 8 : Courbe de croissance de type Von Bertalanffy pour les femelles

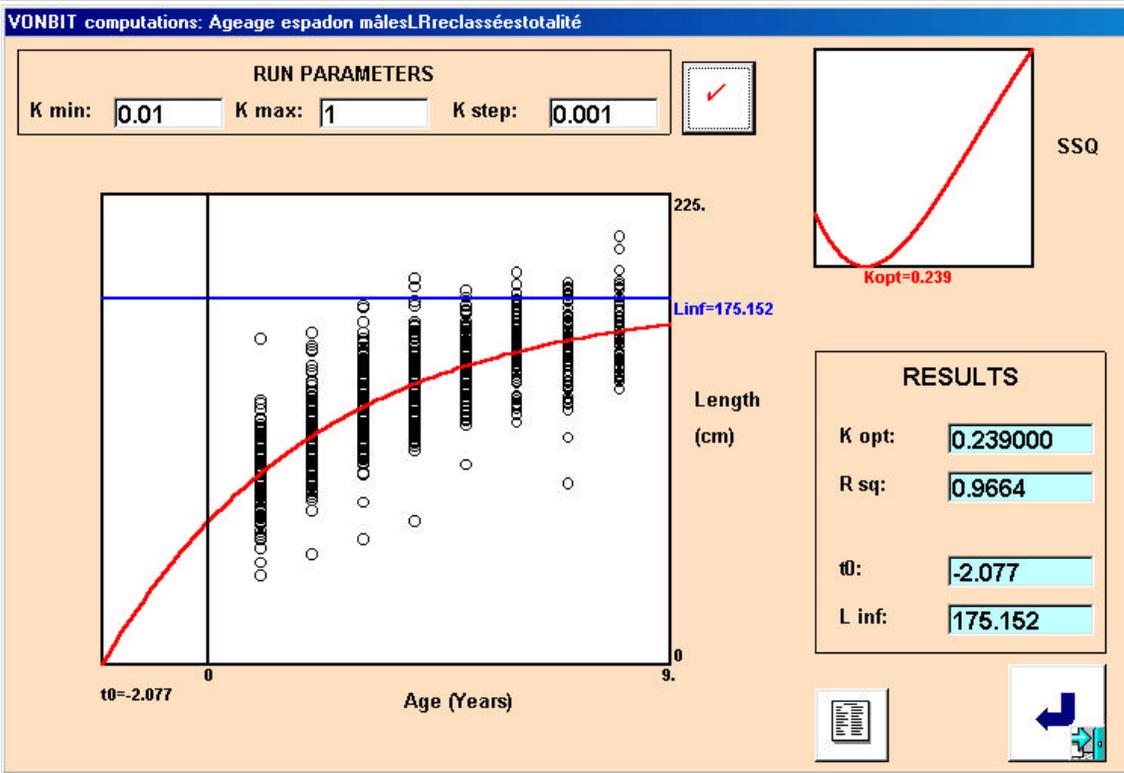


Figure 9 : Courbe de croissance de type Von Bertalanffy pour les mâles

Dans un second temps, des ajustements de Von Bertalanffy ont été effectués à partir de l'âge estimé à la capture (un couple de données par poisson).

Les équations entre l'âge et le rayon de l'épine utilisées sont les suivantes :

Pour les femelles

$A = 0.1803 RS^{2.3582}$, $R^2 = 0.9913$ (équation déterminée à partir de l'ensemble des rayons moyens)

$A = 0.1704 RS^{2.4038}$, $R^2 = 0.9882$ (équation déterminée à partir des rayons moyens de R1 à R9)

Pour les mâles

$A = 0.1451 RS^{2.7643}$, $R^2 = 0.9676$ (équation déterminée à partir de l'ensemble des rayons moyens)

$A = 0.1233 RS^{2.9044}$, $R^2 = 0.9955$ (équation déterminée à partir des rayons moyens de R1 à R9)

Les graphiques suivants (Figure 6 et Figure 7) présentent les courbes de croissance établies sur la base des âges estimés à la capture en fonction du rayon de l'épine.

Traitements issus des données reclassées

L'algorithme a tourné 3 fois pour les mâles comme pour les femelles sur les données brutes. Après 3 passages, les pourcentages de valeurs modifiées au niveau du 1^{er} anneau, sont inférieurs à 2%.

Les moyennes des rayons des différents annuli restent stables. L'âge estimé à partir de ces rayons moyens n'est donc pas modifié. De ce fait, les paramètres du modèle de Von Bertalanffy restent approximativement les mêmes. L'intérêt de l'algorithme de reclassement réside essentiellement dans la réduction de variabilité des longueurs rétrocalculées. Il permet donc d'utiliser de nouveau le logiciel Vonbit avec toutes les données rétrocalculées et reclassées (Figure 8 et Figure 9).

Aspects de validation

L'étude de l'évolution mensuelle du ratio d'accroissement marginal ne s'est pas révélée concluante. Aucune tendance sur la période d'apparition des dépôts dans l'année ne se dégage clairement. La variabilité mensuelle moyenne du ratio d'accroissement marginal est trop importante.

DISCUSSION

Critique sur les lectures

La lecture des coupes d'épines de nageoires anales d'espadon pose quelques difficultés. La détermination du focus, du bord de la coupe et le choix de la ligne de croissance maximale est relativement subjective et pourrait nécessiter une lecture multiple ou une automatisation. La fonction pour détecter automatiquement le bord de l'épine existe sous le logiciel TNPC, mais n'est pas toujours performante notamment en présence d'une zone d'ombre ou d'un artefact sur le bord de la coupe. Des essais de triangulation ont été menés par le Lasaa pour tenter d'automatiser la détermination du focus mais ils ne se sont pas révélés concluants.

Les coupes peuvent présenter des stries de croissance mal contrastées. De plus, les espadons se caractérisent par d'importants remaniements médullaires au niveau des épines de nageoires et la présence éventuelle d'anneaux dédoublés (Berkeley et Houde, 1983 ; Tserpes et Tsimenides, 1995). Ces différents éléments rendent les lectures plutôt délicates.

Le protocole actuel permet de caractériser l'ensemble des coupes par leur qualité et leur forme (Vforme et Vqual) ainsi que l'ensemble des stries dénombrées (Vcontraste et Vordre). Ces informations constituent une grille de traitement précise et permettent de travailler sur la quasi-totalité des coupes.

Les auteurs travaillant sur l'estimation de l'âge de l'espadon fournissent généralement des indications sur la qualité et la lisibilité des coupes (Berkeley et Houde, 1993 ; Tserpes et Tsimenides, 1995) en revanche peu d'entre eux ont réellement fourni une appréciation de la qualité de chacune des stries de croissance observées. Cette caractérisation a néanmoins été utilisée dans des études portant sur d'autres espèces de poissons pélagiques comme le listao (Antoine et Mendoza, 1986).

Dans cette étude, la présence des anneaux multiples a donc été caractérisée par la variable Vordre. Les individus concernés par ces anneaux multiples peuvent éventuellement être écartés des traitements. En revanche le problème de la disparition des anneaux au niveau de la zone médullaire n'a pas pu être résolu. Ces éléments sont en accord avec Tserpes et Tsimenides (1995) qui considèrent que le problème des anneaux multiples peut-être éliminé par des lecteurs expérimentés alors que le problème de disparition d'anneaux au centre reste plus délicat. Pour réduire les problèmes liés aux anneaux multiples et aux anneaux manquants, la solution retenue a été un reclassement des données en fonctions des positions des différents annuli au moyen d'un algorithme en langage C++.

L'utilisation du logiciel Visilog-TNPC pour le traitement des coupes d'épines nous permet d'analyser des images avec une vitesse et une précision impossible à atteindre à la seule loupe binoculaire. En conséquence, il est possible de traiter un plus grand nombre de coupes dans le même temps. Malgré tout, il est préférable de vérifier l'échantillon à l'œil, en faisant varier légèrement l'éclairage. Des détails qui n'apparaissent pas sur l'image figée peuvent ainsi se révéler.

Cette chaîne de traitement permet de manipuler et de stocker un grand nombre de coupes sous des formats images universels. Une fois numérisées, les images sont figées et peuvent ainsi résister au temps contrairement aux coupes elles-mêmes qui subissent le vieillissement de la résine. Ce stockage informatique des images et des distances mesurées permet des échanges aisés avec le Lasaa.

Relation RS– LMF

Les équations de type puissance obtenues, ont été comparées à celles proposées par Ehrhardt. Le test statistique effectué révèle que la pente obtenue pour les

femelles n'est pas significativement différente de celle proposée par Ehrhardt (1992). En revanche, la pente obtenue pour les mâles est significativement différente de celle obtenue par Ehrhardt à un seuil de signification de 5%.

Afin de comparer les pentes des équations obtenues avec celles proposées par d'autres auteurs, les intervalles de confiance de ces pentes (à 95%) ont été calculés.

Les pentes des relations linéaires obtenues par Tsimenides et Tserpes (1989) sont extrêmement proches des pentes obtenues dans la présente étude et entrent dans les intervalles de confiance établis.

Relation nombre d'annuli-longueur rétrocalculée

Une augmentation de la taille des longueurs rétrocalculées avec l'âge a pu être mise en évidence pour les mâles comme pour les femelles avec un ralentissement de croissance pour les âges supérieurs. Malgré ce schéma de croissance classique observé sur les données brutes, les histogrammes de fréquence de LMF rétrocalculées (Tableau I). Les longueurs rétrocalculées, à partir des données brutes comme à partir des données reclassées, sont globalement inférieures aux longueurs rétrocalculées citées de la littérature (Ehrhardt, 1992 ; Tserpes et Tsimenides, 1995), pour les mâles comme pour les femelles. Cette différence est relativement faible voire inexistante pour les âges inférieurs mais s'accroît avec l'âge.

L'algorithme de reclassement pourrait être sensiblement amélioré au niveau de la détermination des seuils. En effet, dans ces analyses préliminaires, nous avons choisi les valeurs seuils en référence aux moyennes des rayons des annuli. Cette méthode réduit la variance mais modifie très peu les positions moyennes des anneaux. Une méthode plus efficace de détermination des seuils, basée sur l'expertise et

couvrent des gammes de taille relativement larges. Pour un même nombre d'annuli, les longueurs rétrocalculées supérieures correspondent essentiellement à des individus présentant un remaniement vasculaire au centre de l'épine alors que les longueurs rétrocalculées inférieures correspondent à des individus présentant des anneaux multiples. Pour atténuer cet étalement des longueurs, l'algorithme de reclassement des données a été appliqué.

Les longueurs rétrocalculées moyennes, établies à partir des données brutes comme à partir des données reclassées, sont supérieures, quel que soit l'âge considéré, pour les femelles. Ce résultat peut-être comparé à celui de Berkeley et Houde (1983) qui ont mis en évidence une croissance plus rapide chez les femelles à partir de l'âge estimé de 2 ans.

Les longueurs rétrocalculées moyennes en fonction de l'âge estimé des poissons en nombre d'annuli peuvent être comparées aux données de la littérature en admettant une nouvelle fois qu'un annulus correspond à un an (

sur les données qualitatives disponibles (sous exploitées à ce stade de l'étude) permettrait de tirer le meilleur profit de ce reclassement.

Il ne faut pas exclure la possibilité que 2 anneaux puissent se former une même année. Dans les zones tempérées, on admet généralement qu'un anneau se forme à la fin du ralentissement annuel de croissance hivernal. Dans l'océan Indien, le climat subtropical est caractérisé par des variations saisonnières de température moins marquées mais également par des perturbations climatiques telles que les dépressions tropicales et les cyclones. Des marques de croissance complémentaires peuvent correspondre éventuellement à ces accidents climatiques ou encore, à un phénomène physiologique interne telle que la reproduction.

Tableau I : Longueurs maxillaires fourches rétrocalculées moyennes en fonction de l'âge estimé pour les espadons des côtes de Floride (Ehrhardt, 1992), de Méditerranée (Tserpes et Tsimenides, 1995) et de la zone sud-ouest de l'océan Indien (présente étude, 2001)

Age Estimé	Longueur Maxillaire Fourche Rétrocalculée							
	Présente étude (2001)		Présente étude (2001)		Tserpes et Tsimenides (1995)		Ehrhardt (1992)	
	Mâles <i>Données brutes</i>	Femelles	Mâles <i>Données reclassées</i>	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
1	87.4	87.7	90.6	91.2	-	-	89.7	89.8
2	105.7	106.2	108.5	110	106.85	108.84	117	118.9
3	121.1	123.2	123.0	124.1	126.14	128.44	137.3	142.9
4	134.1	137.9	133.3	137.1	141.34	145.48	153.4	161.3
5	144.2	150.3	142.0	152	153.80	159.88	168.9	177.2
6	153.9	163.3	151.3	161.3	165.06	172.64	181.8	189.6
7	161	173.2	151.7	170.6	173.32	182.24	195.3	204.4
8	168.8	182.4	160.9	177		190.17	206.1	214.7

Modèles de croissance

Différents ajustements de courbes de croissance ont pu être menés, aussi bien sur les données brutes que sur les données reclassées (Tableau II). Si l'on fait abstraction des valeurs extrêmes observées, le paramètre « Longueur

infinie » prend des valeurs allant de 226 à 254 cm pour les femelles et de 193 à 210 cm pour les mâles. Ces valeurs confirment le fait que les femelles atteignent des tailles supérieures à celles des mâles.

Tableau II : Récapitulatif des paramètres obtenus par les différents ajustements de type Von Bertalanffy testés sur les données brutes ou reclassées, pour les mâles comme pour les femelles

	Données utilisées		Kopt	R sq	To	Lmf à 8 ans (cm)	L inf (cm)
Données brutes (n données par poisson)	Femelles	Totalité	0.115	0.9930	-2.738	180.2	254.124
		9 premiers annuli	0.127	0.9996	-2.430	181.6	247.358
		Moyenne pondérée	0.134	0.9999	-2.361	180.7	240.704
	Mâles	Totalité	0.081	0.9920	-3.917	171.2	276.526
		9 premiers annuli	0.178	0.9997	-2.226	167.6	199.984
		Moyenne pondérée	0.157	0.9999	-2.444	169.3	210.058
Données brutes (1 donnée par poisson)	Femelles	anneaux 1-14	0.159	0.8162	-3.082	188.5	227.607
		anneaux 1-9	0.158	0.8160	-3.162	187.8	226.678
	Mâles	anneaux 1-12	0.171	0.6966	-3.885	169.9	195.571
		anneaux 1-9	0.169	0.6958	-4.084	168.8	193.965
Données reclassées 3 fois	Femelles	Tous les anneaux	0.157	0.9672	-2.433	176.72	219.363
		Dernier anneau	0.205	0.7737	-2.131	181.73	207.778
	Mâles	Tous les anneaux	0.239	0.9664	-2.077	159.39	175.152
		Dernier anneau	0.339	0.6454	-1.597	158.69	165.064

Les modèles de la littérature prévoient des longueurs infinies allant de 216 à 365 cm pour les femelles (en faisant abstraction de la valeur extrême de 613 cm), et de 190 à 321 cm pour les mâles. Nos longueurs infinies, pour les mâles comme pour les femelles sont comprises dans ces gammes de taille mais se rapprochent plus particulièrement des données obtenues par Tserpes et Tsimenides (1995) et Tsimenides et Tserpes (1989), avec le modèle Standard de Von Bertalanffy (Tableau III).

Tableau III : Modèles de croissance utilisés dans la littérature

Auteurs	Zone d'étude	Pièce osseuse	Modèle	Femelles				Mâles			
				t ₀	K	L8 (cm)	Longueur à 8 ans (LMF en cm)	t ₀	K	L8 (cm)	Longueur à 8 ans (LMF en cm)
Uchiyama <i>et al.</i> , 1998	Pacifique	Nageoires anales	Standard*	-1.3	0.14	321		-1.3	0.14	321	
Ehrhardt, 1992	Atlantique Nord-Ouest	Nageoires anales	Généralisé Chapman*	Lo = 2.047 d = -0.9860	0.03676	326		Lo = 2.047 d = -1.0273	0.04541	281	
Ehrhardt <i>et al.</i> , 1995	Atlantique Nord-Ouest	Nageoires anales	Généralisé Richards*	to = -0.556 M = -0.898	0.0262	365		to = -0.410 M = -1.009	0.1050	190	
Tsimenides et Tserpes, 1989	Mer Egée	Nageoires anales	Standard	-1.516582	0.25112	220		-1.21867	0.34239	194	
Tserpes et Tsimenides, 1995	Méditerranée		Standard	-1.165	0.210	227	193.47	-1.205	0.241	203	180.98
Tserpes et Tsimenides, 1995	Méditerranée		Généralisé	d = -1.140	0.037	275	193.04	d = -1.434	0.020	293	184.05
Berkeley et Houde, 1983	Côtes de Floride	Nageoires anales	Standard	-2.5912	0.09465	340	215.25	-2.0444	0.1948	217	186.64
Radtke et Hurley, 1983		Otolithes		-1.678	0.120	267	183	-3.942	0.073	277	161
Chalabi <i>et al.</i> , 1994		Nageoires anales	Standard	-3.102	0.03	613		-1.96	0.125	277	
Clear <i>et al.</i> , 2000	Côte Australienne	Est Nageoires anales	Standard	-1.552	0.27	216.5		-1.552	0.27	216.5	

*Modèle Standard de Von Bertalanffy : $L_t = L_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)})$

Modèle Généralisé de Chapman : $L_t = [L_\infty^{(1-d)} - (L_\infty^{(1-d)} - L_o^{(1-d)})e^{-k(1-d)t}]^{1/(1-d)}$

Modèle Généralisé de Richards (1959) :

Les résultats obtenus dans la présente étude fournissent les premières indications sur la croissance de l'espadon dans l'océan Indien. Mais ces résultats pourraient être améliorés en augmentant la quantité d'échantillons afin de pouvoir effectuer une sélection plus forte qui permettrait de ne retenir que les très bonnes coupes. De plus, les observations concernant la forme des coupes, la qualité des coupes et des stries, la présence de doublons ont été jusqu'à présent, sous utilisées.

Aspects de validation

Dans la présente étude, nous avons fait l'hypothèse qu'une strie de croissance représente une année. Cependant, compte-tenu de la variabilité mensuelle du ratio d'accroissement marginal observée, nous n'avons pas réussi à valider le rythme d'apparition des dépôts sur les épines de nageoires anales.

Jusqu'à présent, personne n'a encore pu valider, de façon définitive, une méthode d'estimation de l'âge chez l'espadon. Les méthodes semi-directes de validation utilisant l'étude des structures naturelles, comme le ratio d'accroissement marginal, ont été utilisées mais sans beaucoup de succès. Les résultats de Prince *et al.* (1987) confirment ceux de Berkeley et Houde (1983). Ils ont observé une variabilité importante attachée aux valeurs moyennes mensuelles des MI ou RMI. Et n'ont pas réussi à valider le rythme d'apparition des dépôts sur les épines de nageoires anales. Seuls Ehrhardt (1992), Tserpes et Tsimenides (1995) ont réussi à effectuer une validation partielle des estimations d'âge utilisant des rayons de nageoires anales au moyen du RMI. Mais cette méthode reste toujours semi-directe. Elle ne peut pas être aussi fiable qu'une méthode directe comme l'utilisation par exemple, des marqueurs chimiques.

Dans cette étude, il avait également été envisagé une comparaison entre différents tissus : otolithes, épines de nageoires anales et vertèbres pour les petits individus. Les récupérations de pièces anatomiques ont pu être effectuées mais les traitements ne sont pas encore disponibles. Wilson et Dean (1983) et Radtke et Hurley (1983) ont seulement pu vérifier la concordance entre les observations faites sur différentes pièces osseuses. Cette vérification ne constitue pas en elle-même une validation.

Les informations sur les recaptures éventuelles des 28 espadons marqués en 1991, 1992 et 1993 par Uchiyama et

al (1998), permettraient une réelle validation des courbes de croissance.

CONCLUSION

L'étude de la croissance de l'espadon, réalisée dans le cadre du Programme Palangre Réunionnais, est la première étude sur ce thème dans le sud-ouest de l'océan Indien. Plus de 1600 épines de nageoires anales d'espadon ont été traitées. L'analyse a été effectuée grâce à une chaîne de traitement numérique des pièces calcifiées (Visilog-TNPC). Les coupes et les traitements associés sont stockés sous forme informatique et constituent une banque de données historique pour le sud ouest de l'océan Indien.

Cette étude permet de proposer l'ajustement des premières courbes de croissance de type Von Bertalanffy pour l'espadon, dans la zone sud-ouest de l'océan Indien. Ces premiers ajustements montrent que les espadons peuvent atteindre des tailles de 226 à 254 cm pour les femelles et de 193 à 210 cm pour les mâles et confirment une croissance plus rapide chez les femelles. Mais l'ensemble de nos analyses est basé sur l'hypothèse d'un dépôt annuel des marques de croissance. Il reste donc à confirmer cette hypothèse en validant le rythme d'apparition des dépôts. Les méthodes semi-directes de validation comme l'utilisation du ratio d'accroissement marginal n'ont pas fourni de résultats satisfaisants. Pour l'espadon, la validation idéale semble résider dans une opération de marquage avec des marqueurs chimiques du type tétracycline. D'où la nécessité de poursuivre cette étude sur l'estimation de l'âge chez l'espadon en axant tout particulièrement les recherches sur ces aspects de validation par des marquages-recaptures. Il serait également très intéressant de continuer l'étude actuelle pendant quelques années, en collectant d'autres échantillons à un rythme mensuel. Ceci permettrait d'opérer des sélections pour ne conserver que les excellentes coupes. Par ailleurs, l'extension de cette étude à une échelle régionale permettrait de comparer les accroissements marginaux mensuels suivant les différentes latitudes (Seychelles, Réunion, Afrique du Sud). Les variations de croissance éventuelles entre les zones étudiées pourraient fournir des informations complémentaires sur la structure des stocks et le comportement migratoire de l'espèce dans l'océan Indien.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANTOINE L., MENDOZA J., 1986: L'utilisation du rayon de la nageoire dorsale pour l'étude de la croissance et l'écologie du listao. In : Proceedings of the ICCAT conference on the international skipjack year program., ed. P.E.K. Symons, P.M. Miyabe and G.T. Sakawaga, Madrid : Inter. Comm. Conservation of Atlantic tunas, 317-324.
- ARTÜZ M.I., 1963: Contribution to the knowledge of the biology of the swordfish (*Xiphias gladius*) in the Sea of Marmara. Proc. Gen. Fish. Coun. Médit., Tech. Pap. 47 (7), 459-471.
- BECKETT J.S., 1974: Biology of swordfish, *Xiphias Gladius* L., in the Northwest Atlantic Ocean. In : Proceedings of the International Billfish Symposium, ed. Shomura R.S. and Williams F., 103-106. Kailua-Kona, Hawaii: U.S. Dep. Commer, NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF-675.
- BERKELEY S.A., HOUBE E.D., 1983: Age determination of broadbill swordfish, *Xiphias Gladius* from the straits of Florida, using anal fin spine sections. U.S. Dep. Commer, NOAA Tech. Rep. NMFS 8.
- CASTRO R., SOSA-NISHIZAKI O., 1994: Age determination of swordfish, *Xiphias Gladius* L., from waters of Baja California, Mexico, using anal fin rays and otoliths. In : Proceedings of International Symposium on Pacific Swordfish, ed. O. Sosa-Nishizaki, I. Barrett, N. Bartoo, Ensenada, Mexico. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS 142, 276.
- CHALABI A., CHERRAK I., HAMIDA S., SAIL M., 1994: La croissance de l'espadon pêché près des côtes algériennes. ICCAT, SCRS/94/93.
- CLEAR N., DAVIS T., CARTER T., 2000: Developing techniques to estimate the age of bigeye tuna and broadbill swordfish off eastern Australia : A pilot project. CSIRO.
- EHRHARDT N.M., 1992: Age and growth of swordfish, *Xiphias Gladius* in the northwestern Atlantic. Bulletin of marine science 50(2) : 292-301.
- Ehrhardt N.M., 1994: On the age and growth of swordfish, in the northwest Atlantic Ocean., SCRS 67.
- EHRHARDT N.M., ROBBINS R.J., AROCHA F., 1995: Age validation and growth of swordfish, *Xiphias Gladius*, in the northwestern Atlantic., SCRS/95/99.
- ESTEVEZ E., SIMOES P., DA SILVA H., ANDRADE J.P., 1995: Ageing of swordfish, *Xiphias Gladius* Linnaeus, 1758, from the Azores, using sagittae, anal-fin spines and vertebrae." Arquipelago. (Cienc. Biol. Mar./ Life Mar. Sci.) n°13A : 39-51.
- HURLEY P., ILES T.D., 1980: Report of the Canadian research program on large pelagic fishes. Collective volume of scientific papers. Recl. Doc Sci. CICTA, vol. IX (3), SCRS-1979, Madrid, 1980 : 601-605
- KUME S., JOSEPH J., 1969: Size composition and sexual maturity of billfish caught by Japanese longline fishery in the Pacific Ocean East of 130°W. Bull. Far Seas Fish. Res. Lab 2 : 115-162.
- MEGALOFONOY P., DEAN J.M., DE METRIO G., WILSON C., BERKELEY S., 1995: Age and growth of juvenile swordfish, *Xiphias Gladius* Linnaeus, from the Mediterranean sea. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 188 : 79-88.
- MEGALOFONOY P., DE METRIO G., LENTI M., 1990: Catch, size distribution, age and some population parameters of swordfish, *Xiphias Gladius* L., in the Greek seas." In : Rapport de l'ICCAT 1990, 33, 168-178.
- OVCHINNIKOV V.V., GRUDTSEV M.E., KHOLODKOVA S.V., 1980: Length-age composition of the tropical Atlantic swordfishes (*Xiphias Gladius* L.). In : Rapport de l' ICCAT 1980, 621-623.
- PANFILI J., 1992: Estimation de l'âge individuel des poissons : Méthodologie et applications à des populations naturelles tropicales et tempérées. Thèse de 3^{ème} Cycle, Université de Montpellier II.
- POISSON F., MACE N., 1997: Biométrie de l'espadon dans la zone Sud-ouest de l'océan Indien. Le Port, La Réunion: Ifremer/PTRII/CAN Réunion.
- PORTER J.M., 1993: Review of swordfish age and growth data and methodologies. In : Rapport de l' ICCAT 1993, 100-103: Department of fisheries and oceans.
- PORTHOFF T., KELLEY S., 1982: Development of the vertebral column, fins and fin supports, branchiostegal rays, and squamation in the swordfish, *Xiphias Gladius* Fishery Bulletin vol. 80, no. 2 : 161-186.
- PRINCE E.D., LEE D.W., BERKELEY S.A., 1987: Use of the marginal increment analysis to validate anal spine method for ageing Atlantic swordfish and other alternatives for age determination." 194-200: ICCAT Working document.
- QUERO J.C., VAYNE J.J., 1997: Les poissons de mer des pêches françaises (identification, inventaire et répartition de 209 espèces). Lausanne-Paris.
- RADTKE R. L., HURLEY P., 1983: Age estimation and growth of broadbill swordfish, *Xiphias Gladius*, from the northwest Atlantic based on external features of otoliths. NOAA tech. Rep. NMFS 8, 145-150.
- SHERRER B., 1984: Biostatistique. Gaëtan Morin Editeur, Chicoutimi, Québec, Canada, 850 p.
- STAMATOPOULOS C., CADDY J.F., 1999: Estimation of von Bertalanffy growth parameters - A versatile linear regression approach. F.A.O., Regional Office for Africa, Accra.

- TRECA K., 1998: Etude des caractéristiques biologiques de l'espadon (*Xiphias gladius*) dans le sud-ouest de l'océan Indien : estimation de l'âge et étude de la biologie de la reproduction. Mémoire de DAA, *Ensar*, Rennes, 83 p.
- T SERPES G., TSIMENIDES N., 1995: Determination of age and growth of swordfish, *Xiphias Gladius* L., 1758, in the eastern Mediterranean using anal-fin spines. *Fish. Bull.* 93(3) : 594-602.
- TSIMENIDES N., T SERPES G., 1989: Age determination and growth of swordfish, *Xiphias Gladius*, in the Aegean Sea. *Fisheries Research* 8 : 159-168.
- UCHIYAMA J.H., SKILLMAN R., SAMPAGA J.D., DEMARTINI E.E., 1994: A preliminary assessment of the use of hard parts to age central pacific swordfish, *Xiphias Gladius*. In : Proceedings of the international Symposium on Pacific Swordfish, ed. O. Sosa-Nishizaki I. Barrett, N. Bartoo, NOAA Rech. Rep. NMFS 142, 276. Ensenada, Mexico: U.S. Dep. Commer.
- WARD P., ELSCOT S., 2000: Broadbill swordfish status of world fisheries. Canberra: Bureau of Rural Sciences.
- WILSON C. A., DEAN J.M., 1983: The potential use of sagittae for estimating age of atlantic swordfish, *Xiphias Gladius* NOAA Tech. Rep. NMFS 8: U.S. Dep. Commer.