

ETUDE DE LA CROISSANCE DES BAUDROIES, *LOPHIUS PISCATORIUS* ET *L. BUDEGASSA*, DE L'ATLANTIQUE NORD-EST OBTENUE À PARTIR DE L'ILLICIUM.

Herve DUPOUY, Régis PAJOT et Bernard KERGOAT

IFREMER, Station de Lorient, 8, rue F.-Toullec, 56100 Lorient, France.

Abstract

STUDY ON AGE AND GROWTH OF THE ANGLERFISHES, *LOPHIUS PISCATORIUS* AND *L. BUDEGASSA*. FROM NORTH-EAST ATLANTIC USING ILLICIUM.

The growth in length of the two European anglerfishes (*Lophius piscatorius* and *L. budegassa*) was studied from samples collected in ICES areas VII and VIII during 1984. Because of the difficulty on otoliths reading, a method based on illicium sections was developed. Moreover, morphological features of the sections can be useful in separating the two species. The location of winter rings was measured; length frequency analysis and backcalculation was used as a first attempt to validate direct ageing.

Yearly growth increments of *L. piscatorius* is roughly twice those of *L. budegassa*. For both species, differences in growth between areas or sexes are light or non significant (although females reach larger sizes than males). The Von Bertalanffy's parameters were estimated using the least-square method. The values of L infinite are significantly higher for *L. piscatorius* than for *L. budegassa* but those of K are not different for the two species (in the range of 0.08 to 0.10).

Résumé

La croissance en longueur des deux baudroies européennes (*Lophius piscatorius* et *L. budegassa*) a été étudiée à partir d'échantillons provenant des sous-zones CIEM VII et VIII, collectés en 1984. Par suite de difficultés dans l'interprétation des otolithes, la méthode de lecture directe est fondée sur l'examen de sections d'illiciums. En outre, l'aspect des illiciums permet de différencier les deux espèces. La position des anneaux d'hiver a été mesurée; des analyses d'histogrammes de longueurs et le rétrocalcul ont été utilisés comme une première approche de la validation des lectures directes.

La vitesse de croissance de *L. piscatorius* est pratiquement le double de celle de *L. budegassa*. Par contre, pour une espèce donnée, il est difficile de distinguer la croissance entre les deux secteurs étudiés et les deux sexes (bien que les plus grands individus rencontrés soient des femelles). Les paramètres de Von Bertalanffy ont été estimés par la méthode des moindres-carrés. Les valeurs de L infini sont significativement plus élevées pour *L. piscatorius* que pour *L. budegassa* mais celles de K sont proches pour les deux espèces (de l'ordre de 0,08 à 0,10).

Introduction.

La croissance des baudroies européennes *Lophius piscatorius* et *L. budegassa* a été peu étudiée dans le passé (FULTON, 1902; GUILLOU et NJOCK, 1978; TSIMENIDIS et ONDRIAS, 1980). Ceci résulte probablement du faible intérêt pour ces deux espèces, qui jusqu'à une époque récente n'étaient pas considérées comme importante pour la pêche commerciale, mais aussi de la difficulté de l'étude elle-même comme l'attestent les fortes divergences dans les résultats obtenus par ces auteurs pour *L. piscatorius* (tabl. 1). L'étude de FULTON (*op. cit.*) était fondée sur l'analyse des tailles des baudroies capturées près des côtes britanniques tandis que celle de GUILLOU et NJOCK (*op. cit.*) sur la lecture des otolithes provenant à la fois du Plateau Celtique et du golfe de Gascogne, et celle de TSIMENIDIS et ONDRIA (*op. cit.*) sur la lecture des

otolithes de baudroies de la mer Egée. Bien que l'on ne puisse écarter des différences dues à des secteurs de prélèvements éloignés dans le temps et dans l'espace, les divergences sont telles que nous avons essayé de reprendre cette étude à l'aide d'une méthodologie fondée à la fois sur les lectures directes de sections d'illicium et sur l'interprétation des distributions de longueur.

Le secteur d'étude est constitué de deux zones adjacentes : le Plateau Celtique, (sous-zone CIEM VII) et le golfe de Gascogne (sous-zone CIEM VIII) ; chacune représente une entité sur le plan de la gestion des ressources halieutiques, la réglementation européenne n'étant pas la même de part et d'autre du 48^e parallèle qui les sépare.

Ces deux zones représentent près de 3/4 des captures commerciales de baudroies réalisées par les pays européens (soit en 1982 environ 20 920 t pour la sous-zone VII et 18 044 t pour la sous-zone VIII). Précisons également que cette étude a été réalisée dans le cadre d'un programme de gestion des stocks et que l'on s'attache à définir les principaux paramètres de la courbe de croissance de Von Bertalanffy afin de les introduire ultérieurement dans des modèles plus généraux. Les éventuelles divergences de croissance entre les mâles et les femelles ainsi qu'entre le Plateau Celtique et le golfe de Gascogne doivent être appréciées.

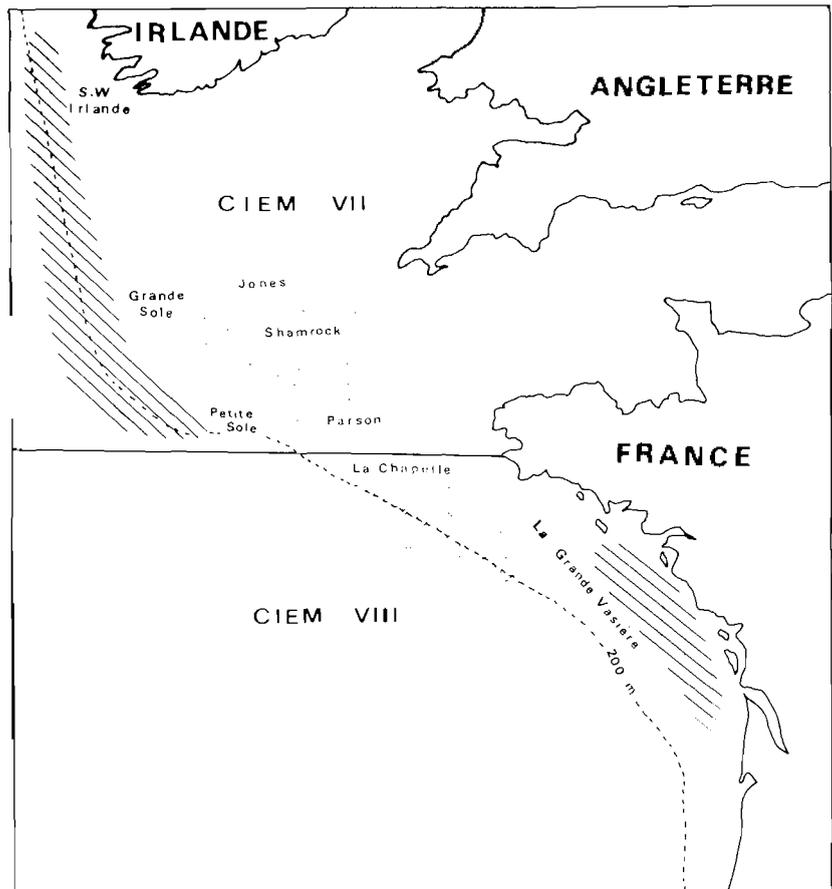


FIG. 1. — Localisation des secteurs de prélèvement dans les sous-zones CIEM VII et VIII (les parties en hachuré représentent les secteurs d'échantillonnage par les navires de recherches, les parties en pointillés ceux couverts par les navires de pêche).

Location of grounds from which material was obtained for the present study (Research vessels samples coming from hatched areas and fishing vessels samples from dotted areas).

Matériels et méthodes.

Diverses pièces anatomiques sont utilisées pour la détermination directe de l'âge ; parmi celles-ci les otolithes et les écailles sont le plus généralement retenues. L'absence d'écailles chez les baudroies conduit naturellement à se tourner vers les otolithes (GUILLOU, 1978 ; TSIMENIDIS et ONDRIAS, 1980). Toutefois les fortes divergences observées entre les résultats de la croissance de *Lophius budegassa* et surtout de *L. piscatorius* obtenues par ces auteurs semblent en grande partie s'expliquer par la difficulté d'interprétation des anneaux des otolithes, comme l'avait déjà signalé CONNOLLY (1921) pour *L. americanus*. Ce dernier avait eu recours à l'examen des vertèbres pour une première approche de la croissance (CONNOLLY, 1920). Cette pièce squelettique nous a paru difficile à retenir pour des raisons pratiques de prélèvements en routine, aussi notre choix s'est porté sur les rayons des nageoires dont l'utilisation dans les études de croissance a été développée avec succès sur un nombre important d'espèces parmi lesquelles l'esturgeon (KLER, 1916) les thonidés (SHADOTINIETS, 1968 ; ANTOINE *et al.*, 1981), les gadidés (BEAMISH, 1981) etc.

Parmi les différents rayons de nageoires le choix des auteurs se porte soit sur les nageoires dorsales soit sur les pectorales (BEAMISH, *op. cit.*). Un essai préliminaire nous a montré que les sections des rayons issus des nageoires pectorales des baudroies sont évidées dans leur partie centrale, nous les avons donc

rejetés pour éviter des artefacts de lecture dus à un possible remaniement de la partie centrale en cours de croissance. L'examen des deux premiers rayons de la première nageoire dorsale ne présente pas cet inconvénient. N'ayant pas constaté de différences particulières dans la lisibilité de ces deux rayons, nous avons finalement retenu le premier encore appelé illicium ou filament pêcheur dont les caractéristiques morphologiques ont fait l'objet de nombreuses descriptions à des fins systématiques (DU BUIT et THONG, 1971 ; CARUSO, 1983), ce qui peut faciliter le tri du matériel lors des manipulations.

Collection du matériel.

Les échantillons d'illicium proviennent du Plateau Celtique (sous-zone VII du CIEM) et du golfe de Gascogne (sous-zone VIII). Ils ont été récoltés en 1984 au cours de campagnes de recherches au chalut de fond ou au débarquement des chalutiers dans les ports de Lorient, Concarneau et Guilvinec.

Pour la sous-zone VII (fig. 1) les individus ont été capturés sur les accores compris entre la Petite Sole et le sud-ouest Irlande (sonde de 200 à 700 m) et les bancs Jones, Shamrock et Parson (sondes 100 à 200 m). Pour la sous-zone VIII, les échantillons proviennent des fonds côtiers compris entre 30 m et 100 m de sonde s'étendant entre l'embouchure de la Gironde et le sud-ouest de Penmarc'h ainsi que des fonds plus au large du banc de La Chapelle (sondes de 100 à 200 m). Le tri entre les deux espèces de baudroies a été réalisé suivant la couleur du péritoine, blanc pour *Lophius piscatorius* et noir pour *L. budegassa*. Après détermination du sexe, la longueur totale des individus était mesurée au centimètre inférieur et l'illicium prélevé. Au total, près de 1 500 illiciums ont été récoltés pour cette étude dont 1 150 pour la baudroie blanche et 350 pour la baudroie noire.

L'illicium est un rayon non segmenté et flexible constitué de son sommet vers la base, d'une excroissance cutanée ou esche puis d'une tige osseuse longue et flexible et enfin d'un bulbe basal épais en forme de pied qui vient s'articuler sur le pterygiophore illicial (fig. 2). Les illiciums ont été prélevés entiers à l'aide de forts ciseaux, puis placés individuellement dans des enveloppes portant le nom de l'espèce, le sexe, la taille du poisson et la référence du prélèvement. Au laboratoire, les illiciums

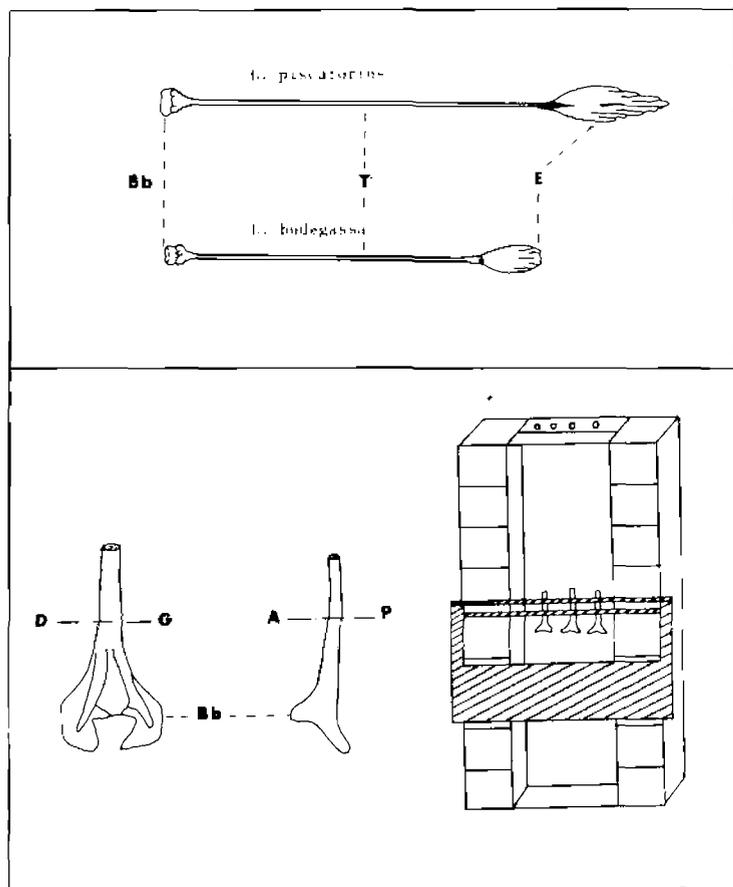


FIG. 2. — Représentation des illiciums de *L. piscatorius* et *L. budegassa* (Bb, bulbe basal, T, tige, E, esche). Niveau de coupe suivant DG (droite gauche) ou AP (antéropostérieur) et alignement des pièces dans le moule à résine.

Representation of whole illicium of *L. piscatorius* and *L. budegassa* (Bb, basal bulbs, T, stalk, E, esca) ; level of the section indicated by DG (right-left) or AP (anteroposterior cut) and disposition of the illicium in the mould.

sont séchés à la température ambiante dans leur enveloppe en papier pendant un ou deux jours avant leur stockage. Les inclusions sont réalisées dans la résine époxy colorée en noir : seule la partie inférieure de l'illicium est retenue. Plusieurs rangs parallèles ainsi que plusieurs couches d'illiciums pouvant être ainsi inclus dans le même moule (fig. 2). Une fois secs, les blocs sont prêts pour la coupe qui est réalisée à la scie à diamant tournant à 2 000 tours/min. L'épaisseur des coupes est fixée entre 0,4 et 0,8 mm environ (BEAMISH et CHILTON, 1977 ; BEDFORD, 1983 ; SOUPLÉ et DUFOUR, 1983). Les plaques de coupes qui contiennent 6 à 12 pièces sont alors référencées à l'aide d'un pyrographe et classées dans les boîtes.

Préparation.

Des essais préparatoires des plaques avant lecture soit par décalcification à l'acide chlorhydrique ou à l'acide acétique, soit par brûlage doux à la glycérine, soit par coloration à la murexine et au méthyl violet n'ont pas donné de résultats probants. Les éclaircissants (créosote de hêtre ou xylène) apportent une légère amélioration de lisibilité après une action de plusieurs heures. Finalement nous avons lu les plaques directement sans préparation ; les pièces étant recouvertes au pinceau d'un liquide d'observation constitué d'un tiers de glycérine, un tiers d'alcool à 70° et un tiers de teinture d'iode, ce dernier adjuvant permettant une meilleure localisation des anneaux. Les lectures ont été réalisées au projecteur de profil en grossissement de 20, de 50 et de 100 en lumière transmise. Un micromètre couplé à l'appareil a permis de mesurer les diamètres successifs aux différents anneaux dans le but de faciliter la description et de tester les possibilités de rétrocalcul.

Détermination de l'âge.

Les anneaux de croissance.

L'examen des premières coupes a permis de mettre en évidence pour les deux espèces une série d'anneaux sombres et larges séparés à intervalles réguliers par des zones claires souvent limitées à une étroite bande hyaline. L'hypothèse d'une succession annuelle d'une zone opaque, correspondant à la période de croissance, et d'une zone claire, correspondant à l'arrêt de croissance hivernal, a été testée. Cette hypothèse

Années	FULTON (1902)	GUILLOU et NJOCK (1978)	TSIMENIDIS et ONDRIAS (1980)
1	16,2	8.4	20.1
2	31.8	11.8	45.3
3	46,5	19.2	62.8
4		24,5	74.8
5		29.6	80.3
6		34.6	91.1
7		39.5	100.7

TABL. 1. — Comparaison des données de croissance sur *L. piscatorius* (l'anniversaire est fixé au premier janvier ; les longueurs totales sont en cm).

Comparison of growth data for *L. piscatorius* (the birthday is fixed to the first of January ; total lengths in cm).

est fondée sur les travaux de BLANC et BUSER (1949) qui ont pu observer lors d'expériences sur la régénération des rayons de nageoires cet arrêt hivernal. « Ce blocage de l'ostéogénèse est le même que celui qui se traduit dans les écailles, les otolithes, les vertèbres, etc., par l'existence de zones étroites ou même de simples lignes séparant les zones larges de croissance estivale. Celle-ci s'observe dans nos régions de mars à novembre » (BERTIN, 1957).

Dans le tableau 2 sont présentés les résultats indiquant l'aspect du bord de l'illicium en fonction des mois de prélèvement au cours de l'année 1984. Il apparaît que les bords opaques sont largement prédominants chez les deux espèces au printemps (inversement pour les bords hyalins). On notera cependant qu'un pourcentage d'individus compris entre 18 et 36 % chez *L. piscatorius* et 8 à 27 % chez *L. budegassa* présente un bord hyalin en été, ce qui traduit une tendance au dédoublement d'anneaux non négligeable. L'élimination de ces coupes à dédoublement est donc souhaitable. En fait, avec un peu d'expérience, on constate que les anneaux hyalins d'hiver et d'été n'ont pas la même nature : suivant certains réglages de l'optique (diaphragme fermé au maximum et réglage de la netteté mise sur un léger flou) on s'aperçoit que l'ensemble de la zone opaque se fond en une seule masse uniforme dans laquelle disparaissent les dédoublements et que le bord de l'anneau d'hiver prend une coloration verdâtre caractéristique.

Conventions concernant la détermination de l'âge.

Pour la présentation des résultats, nous fixerons par convention la date de naissance au premier janvier, quelle que soit la date d'éclosion réelle des individus examinés. En conséquence, trois éléments ont servi à l'établissement de l'âge estimé : la date de prélèvement, le nombre d'anneaux d'hiver dénombrés et la nature du bord. Le tableau suivant indique le principe d'attribution de l'âge en années pour un individu ayant n anneaux d'hiver complètement formés, en fonction de la période de prélèvement et de la nature du bord.

Dans ce tableau nous avons mis entre parenthèses les cas qui dérogent à la règle de base valable pour les eaux tempérées à savoir que la formation de l'anneau hyalin ne doit pas déborder la période

comprise entre l'automne et le début du printemps. Les cas atypiques pouvant résulter soit d'un dédoublement d'anneau, soit d'une anomalie de la croissance, il est donc préférable de les rejeter.

Prélèvement	1 ^{er} trim.	2 ^e trim.	3 ^e trim.	4 ^e trim.
Bord				
Opaque large	(n + 1)	(n)	n	n
Hyalin incomplet	n + 1	(n + 1)	(n)	n
Hyalin complet	n	n	(n - 1)	n - 1
Opaque étroit	n	n	n	(n)

Différences spécifiques des coupes.

L'examen des sections d'illicium nous a révélé l'existence de différences, d'une part dans l'aspect des coupes d'illicium de chacune des deux espèces étudiées, et, d'autre part, dans la nature du premier anneau.

		Février	Avril	Juin	Juillet	Août	Octobre	Novembre
<i>Lophius piscatorius</i>	N	11	11	12	11	11	6	11
	BHI %	45	18	8	9		67	27
	BHC %	37	18	17	27	18		36
	BOE %	18	45	75	45	9	17	9
	BOL %		9		18	73	17	27
<i>Lophius budegassa</i>	N	6	11	11	10	12	7	11
	BHE %	33	27				71	54
	BHC %	33	27	27	20	8	14	27
	BOE %	33	46	64	50	36		9
	BOL %			9	30	58	29	9

TABLE 2. - Evolution des bords des sections d'illicium au cours de l'année 1984 pour *L. piscatorius* et *L. budegassa* (BHI = bord hyalin incomplet, BHC = bord hyalin complet, BOE = bord opaque étroit, BOL = bord opaque large).

Evolution of the edge of illicium by month during 1984 for *L. piscatorius* and *L. budegassa* (BHI = incomplected translucent edge, BHL = complected translucent edge, BOE = incomplected opaque edge, BOL = complected opaque edge).

Baudroie blanche.

Chez *L. piscatorius*, on constate que les illiciums ont une section ovale d'autant plus marquée que l'animal est jeune. Au centre de l'espace circonscrit par le premier anneau d'hiver, on note la présence d'une zone sombre, généralement brune, aplatie antéro-postérieurement, soit en forme de lame, soit en forme de rein, et portant à ses extrémités deux pointes réfringentes (fig. 3). Cette caractéristique se retrouve quel que soit l'âge de l'animal ; elle indique clairement qu'il n'y a pas remaniement secondaire du centre de l'illicium contrairement à ce qui s'observe pour certaines nageoires de poissons et particulièrement pour les rayons épineux de la première dorsale du germon (BARD, 1981). En outre, quand le premier anneau d'hiver est trop faiblement marqué pour être localisé précisément, la présence des deux pointes réfringentes permet de situer approximativement ses limites. Dans tous les cas, la taille du premier anneau chez *L. piscatorius* est compris entre 0,10 et 0,20 mm, tandis que le deuxième anneau d'hiver se situe entre 0,25 et 0,36 mm. Entre le premier et le deuxième anneau on distingue généralement une alternance de 2 à 6 zones opaques larges entrecoupées d'anneaux hyalins fins et souvent incomplets. Cette alternance est encore notable entre le deuxième et le troisième anneau puis elle finit par se réduire à une ou deux bandes opaques par saison de croissance. Dans la plupart des cas, les bandes opaques apparaissent en couleur bleue ou brune. Ces couleurs deviennent beaucoup plus foncées de part et d'autre de l'anneau d'hiver facilitant sa localisation.

Baudroie noire.

Chez *L. budegassa*, la section de l'illicium est ronde quel que soit l'âge de l'animal. Au centre du cercle circonscrit par le premier anneau se trouve une seule pointe réfringente. Le diamètre du premier anneau d'hiver est compris entre 0,03 et 0,08 mm, le second entre 0,07 et 0,14 mm. Les anneaux hyalins

sont plus faiblement marqués chez *L. budegassa* que chez *L. piscatorius*. De même les contrastes sont moins nets. Toutefois, la zone de croissance à l'intérieur du premier anneau est généralement brunâtre alors que celle du deuxième est constituée de zones opaques de dominante bleue entrecoupées d'anneaux hyalins fins et réfringents. Dans certains cas ce sont les deux ou trois premiers anneaux qui ont la partie opaque fortement colorée de brun (fig. 3). Au-delà, la localisation de l'anneau d'hiver est facilitée car il est entouré de part et d'autre d'une fine bande opaque sombre. Compte tenu du faible diamètre de l'illicium de *L. budegassa*, il est préférable pour la lecture en routine d'utiliser un grossissement de 50 à 100 fois (le contraste est meilleur avec le réglage de 50). Par contre, pour *L. piscatorius* le grossissement de 20 à 50 fois est recommandé avec là encore, une meilleure définition des contrastes avec le plus petit réglage.

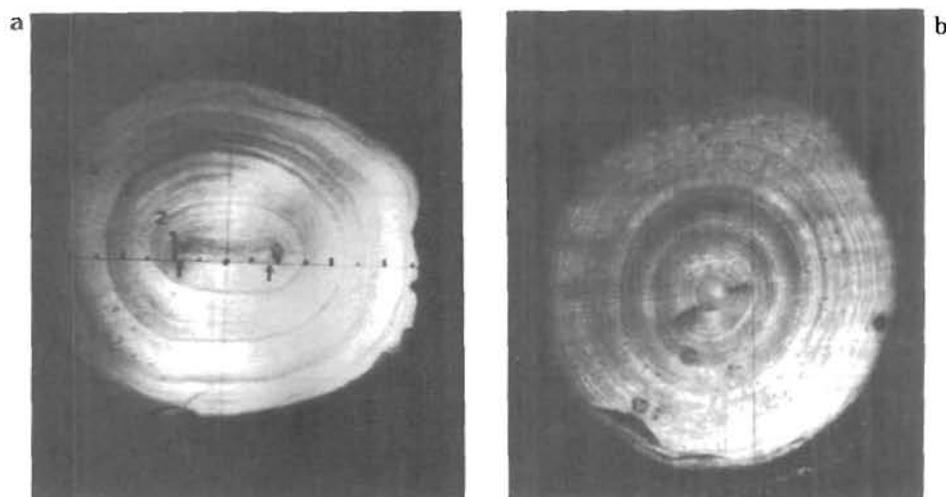


FIG. 3. — Sections d'illicium (a) de *L. piscatorius* présentant cinq anneaux d'hiver (femelle, Lt = 43 cm ; février 1984) ; section d'illicium (b) de *L. budegassa* de 15 anneaux d'hiver environ (mâle, Lt = 56 cm, janvier 1986).

Illicium section of (a) *L. piscatorius* showing five winter-rings (female, Lt = 43 cm, february 1984) ; Illicium section of (b) *L. budegassa* with about 15 winter-rings (male, Lt = 56 cm, january 1986).

Reproductibilité des lectures.

Sur un échantillon d'environ 500 baudroies blanches et 250 baudroies noires provenant du secteur étudié et recouvrant l'éventail de tailles le plus large possible, deux lectures indépendantes ont été réalisées par deux lecteurs expérimentés puis une troisième réunissant ces deux lecteurs a permis d'établir l'âge finalement retenu. Dans le tableau 3 sont notés les écarts entre les deux lectures initiales et le résultat final. On constate que le pourcentage d'accord décroît avec l'âge pour les deux espèces et pour chacun des sexes. Jusqu'à 5 ans, on note une bonne reproductibilité des lectures (pourcentage d'accord généralement supérieur à 70 %). De 5 à 10 ans, le pourcentage d'accord est voisin de 50 % et l'écart entre lecteurs n'excède que rarement un an. Au-delà, entre 10 et 15 ans, on tombe à 30-35 % d'accord et les écarts atteignent deux, voire trois anneaux. Cela confirme donc le caractère difficile de la détermination de l'âge chez les baudroies, déjà signalé précédemment. Toutefois, par rapport aux divergences sur les déterminations de l'âge réalisées à l'aide des otolithes (tabl. 1), on doit s'attendre à une plus grande cohérence dans les résultats en utilisant les sections d'illicium et plus particulièrement pour *L. piscatorius*. Enfin, cette étude s'insérant dans le cadre d'un programme concernant la gestion de stocks exploités, il est plus important d'avoir un bon diagnostic sur les groupes d'âges les plus jeunes, les individus âgés étant en grande partie éliminés par l'exploitation (BRANDER, 1974).

Tentative de validation.

Comme l'ont souligné BEAMISH et MC FARLANE (1983), la reproductibilité des lectures n'est qu'une mesure de la précision et non un moyen de validation. Cette dernière ne peut venir que d'informations extérieures telles que les marquages-recaptures ou encore une connaissance de l'âge absolu du poisson par tout autre moyen. Pour les baudroies nous n'avons pas trouvé de références portant sur les marquages,

aussi doit-on se contenter des analyses de fréquence en taille qui, dans le meilleur des cas, permet de valider les premiers âges. Une autre technique consiste à développer des méthodes de rétrocalcul afin de vérifier qu'il n'y a pas de dérive particulière dans la localisation des anneaux quand on détermine l'âge des individus appartenant à des classes différentes. Ces deux techniques : analyse de fréquence et rétrocalcul font l'objet d'un chapitre particulier, compte tenu de leur importance.

Lophius piscatorius

MÂLES

Age final	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
N	6	23	27	28	20	18	14	16	13	6	1	2		
Lecteur A Dev 0	6	21	24	23	12	10	8	9	6	2	—	1		
Dev _± 1	—	2	3	5	8	7	5	7	5	2	1	—		
Dev _± 2						1	1	2	1	—	1			
Lecteur B Dev 0	5	22	23	21	13	11	9	8	5	3	1	1		
Dev _± 1	1	1	4	7	6	8	4	6	7	1	—	1		
Dev _± 2							1	2	1	2	—			
% Accord	92	93	87	79	63	58	61	53	42	42	—	50		

Lophius budegassa

MÂLES

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
2	4	5	11	21	18	24	11	10	9	2	1			
2	3	5	9	15	12	13	5	4	3	1	—			
—	1	—	2	6	6	10	4	4	4	—	1			
							1	2	2	2	1	—		
2	4	4	8	14	11	11	5	6	4	1	—			
			1	3	6	5	12	4	3	3	1	1		
—	—			1	2	1	2	1	2	—	—			
100	88	90	77	69	64	50	48	50	39	50	—			

FEMELLES

Age final	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
N	5	21	23	25	19	18	12	15	12	7	5	3	1	1	1
Lecteur A Dev 0	5	20	20	21	13	12	5	7	5	3	1	1	—	1	1
Dev _± 1							6	6	5	3	2	1	—	—	
Dev _± 2							1	2	2	1	1	1	—	—	
Dev _± 3										1	1	—	—	1	
Lecteur B Dev 0	5	20	21	22	14	11	7	9	6	3	2	2	1	—	—
Dev _± 1	1	2	3	5	6	4	5	5	4	2	—	—	—	1	
Dev _± 2					1	1	1	1	1	1	1	—	1	—	
% Accord	100	95	89	86	71	64	50	53	46	43	30	50			

FEMELLES

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	2	12	13	20	17	11	8	9	10	4	4	2	3	1
1	1	10	10	16	14	7	5	5	3	1	2	1	—	
		1	2	3	4	3	4	3	3	5	2	1	—	1
									—	2	1	1	—	1
									1			1	1	
1	2	10	9	14	13	6	4	4	4	4	2	1	—	2
		2	4	6	3	4	3	4	5	2	3	1	—	—
						1	1	1	1	1				1
100	75	83	73	75	79	59	56	50	35	38	38	25	33	—

TABL. 3. — Pourcentage d'accord des lectures d'âge par illicium pour *L. piscatorius* et *L. budegassa* mâles (1 à 12 ans) et femelles (1 à 15 ans). — CIEM VII + VIII - 1984.

Consistency of readings of illicium of *L. piscatorius* and *L. budegassa* males (1 to 12 years) and females (1 to 15 years). — ICES VII + VIII - 1984.

Croissance comparée des illiciums et rétrocalcul.

Pour les deux espèces et les deux secteurs étudiés, nous avons mesuré au micromètre la position des anneaux d'hiver sur un échantillon allant jusqu'à une vingtaine d'individus par classe d'âge et par sexe, pour les dix premiers groupes d'âge, ceci afin de tester d'une part les éventuels dérives dans la localisation des anneaux d'hiver et, d'autre part, d'apprécier les différences de croissance entre mâles et femelles, et entre zones géographiques. Les résultats des lectures micrométriques des diamètres (ou des plus grands axes) des anneaux d'hiver sont présentés pour chaque combinaison possible (espèce + secteur CIEM) dans les 8 derniers tableaux en annexe.

Recherche des dérives dans la détermination de l'âge.

La taille moyenne d'un anneau d'un rang donné est affectée par la qualité de la détermination des anneaux précédents. Ainsi une sous-estimation dans le décompte des anneaux se traduira par un accroissement de la taille estimée et inversement. Si cette tendance est systématique (dérive positive ou négative) on risque d'aboutir à un biais dans l'estimation des paramètres de la courbe de croissance. Le plus souvent ce risque résulte de la sous-estimation du nombre d'anneaux chez les individus les plus âgés. A défaut de moyens d'appréciation directs de ce biais, nous avons mesuré les écarts d'estimation de la position des anneaux communs entre les classes les plus âgées et les moins âgées.

		Lophius piscatorius					Lophius budegassa					
		Annneau	D ₁	D ₂	D ₃	D ₄	D ₅	D ₁	D ₂	D ₃	D ₄	D ₅
CIEM VII	MÂLES	Classes jeunes	167,1	310,7	444,3	579,6	722,5	45,9	101,7	161,5	230,3	293,3
		Classes âgées	154,5	328,2	460,2	612,0	749,3	47,9	99,7	163,1	235,2	311,9
		Différences	- 12,6	+ 17,5	+ 15,9	+ 32,4	+ 26,8	+ 2,0	- 2,0	+ 1,6	+ 4,9	+ 18,6
		Ecart-type s	(5,2)	(8,7)	(11,9)	(16,4)	(23,3)	(2,5)	(4,2)	(6,5)	(9,2)	(11,8)
CIEM VII	FEMELLES	Classes jeunes	166,6	290,2	440,2	605,5	745,5	47,2	98,9	162,8	230,0	299,0
		Classes âgées	166,7	305,4	444,9	594,5	767,2	43,1	92,1	152,8	222,6	281,4
		Différences	+ 0,1	+ 15,2	+ 4,7	- 11,0	+ 21,7	4,1	- 6,8	- 10,0	- 4,0	- 17,6
		Ecart-type s	(6,5)	(11,4)	(17,6)	(24,0)	(32,9)	(2,6)	(3,2)	(5,9)	(10,3)	(13,6)
CIEM VIII	MÂLES	Classes jeunes	165,3	307,5	451,0	591,8	735,9	52,6	110,2	170,7	242,1	298,2
		Classes âgées	174,4	307,5	457,8	617,3	792,6	49,3	101,0	169,4	244,3	323,3
		Différences	+ 9,1	0,0	+ 6,8	+ 25,5	+ 56,7	- 3,3	- 9,2	- 1,3	+ 2,1	+ 25,1
		Ecart-type s	(7,2)	(11,8)	(17,3)	(23,5)	(36,2)	(2,8)	(5,0)	(6,9)	(8,2)	(9,4)
CIEM VIII	FEMELLES	Classes jeunes	164,7	310,9	445,9	583,0	725,2	51,8	108,5	173,6	242,1	305,8
		Classes âgées	155,5	288,7	443,3	632,4	773,4	47,7	100,2	173,3	240,8	319,6
		Différences	- 9,2	- 22,2	- 2,6	+ 49,4	+ 48,2	- 4,1	- 8,3	- 0,3	- 1,3	+ 13,8
		Ecart-type s	(9,3)	(15,8)	(15,5)	(21,3)	(35,8)	(2,3)	(3,7)	(6,3)	(7,6)	(9,2)
		Cumul des différences	- 19,6	+ 10,5	+ 24,8	+ 96,3	+ 153,4	- 9,5	- 26,3	- 10,0	+ 1,7	+ 39,9
		Ecart-type	(14,4)	(24,4)	(31,5)	(43,0)	(64,9)	(5,1)	(8,2)	(12,8)	(17,8)	(22,3)

TABLE 4. — *Etat des différences d'estimation des tailles des anneaux d'hiver donnés par des individus jeunes et âgés pour leurs anneaux communs.*

Comparison of estimated size of winter-rings of illicium between readings from young or old individuals.

La comparaison a porté sur la position des 5 premiers anneaux. Pour chaque anneau, le nombre de classes disponibles a été réparti suivant leur âge en deux sous-ensembles réunissant le même nombre de classes d'âge. Dans chaque sous-ensemble la taille moyenne pondérée de l'anneau et sa variance ont été calculées à partir des données contenues dans les tableaux en annexe. Ces résultats ont permis de mesurer la différence entre les deux estimations (tabl. 4).

TABLE 5 (à droite). — *Position des anneaux d'hiver (D₁ à D₉) des illiciums de L. piscatorius et L. budegassa (n effectif, x moyenne, s écart-type) et prédiction de la moyenne totale correspondante (L_i). Les ° indiquent une différence significative de la position des anneaux entre zones géographiques pour un sexe donné. Les + une différence significative entre sexes, zones géographiques regroupées.*

Size of illiciums winter-rings (D₁ à D₉) of L. piscatorius and L. budegassa (n sample size, x mean, s standard deviation) and predicted total length (L_i). The ° indicate a significant difference in the size of the rings respectively to area and the + a significant difference between sexes, area combined.

Lophius piscatorius

		Anneau	D ₁	D ₂	D ₃	D ₄	D ₅	D ₆	D ₇	D ₈
♂	CIEM VII	n	122	115	110	102	85	72	62	43
		x	159,7*	320,1*	453,3	593,3	736,0	886,2	1028,0	1125,7
		s	28,2	46,6	60,5	77,4	106,7	133,5	160,0	192,7
	CIEM VIII	n	103	101	81	61	41	21	15	11
		x	167,2*	307,5*	452,3	598,1	751,1	916,6	1049,1	1210,4
s		27,2	42,9	66,3	84,5	98,6	120,2	123,3	121,2	
TOTAL	n	225	216	191	163	126	93	77	54	
x	163,1	314,2+	452,9	595,1	740,9	893,1	1032,1	1143,0		
s	27,7	44,9	63,0	80,1	104,2	130,7	153,8	181,2		
Prédiction de L _i (cm)			13,84	23,70	32,00	40,05	47,94	55,89	62,93	68,43
♀	CIEM VII	n	87	81	77	67	52	41	31	23
		x	166,7	297,9	442,1	600,4	755,1	886,2	1024,5	1144,0
		s	30,0	51,5	67,5	93,4	117,2	142,6	162,2	175,6
	CIEM VIII	n	96	94	74	54	34	14	9	7
		x	163,4	307,6	445,6	591,2	735,1	898,8	1111,9	1271,0
s		24,3	46,8	67,3	73,6	88,9	86,4	103,8	130,3	
TOTAL	n	183	175	151	121	86	55	40	30	
x	165,0	303,1+	443,8	596,3	747,2	889,4	1044,2	1173,6		
s	27,2	49,0	67,4	85,2	107,0	131,1	151,8	166,9		
Prédiction de L _i (cm)			13,97	23,01	31,47	40,11	48,27	55,70	63,54	69,93

Lophius budegassa

		Anneau	D ₁	D ₂	D ₃	D ₄	D ₅	D ₆	D ₇	D ₈	D ₉
♂	CIEM VII	n	42	42	42	37	34	28	23	15	9
		x	47,0*	100,6*	162,4*	232,3	301,5	365,5	420,5	472,9	514,8
		s	7,8	13,5	19,2	25,5	31,2	34,7	42,8	52,6	59,9
	CIEM VIII	n	65	65	62	59	50	27	13	7	5
		x	51,2*	106,4*	170,4*	242,7	301,7	354,6	433,1	506,6	549,2
s		10,3	18,2	24,6	28,6	30,2	36,4	48,1	83,1	50,3	
TOTAL	n	107	107	104	96	84	55	36	22	14	
x	49,6	104,1	167,2	238,7	301,6	360,1	425,1	483,6	527,1		
s	9,4	16,5	22,6	27,5	30,6	35,5	44,7	63,3	56,9		
Prédiction de L _i (cm)			6,91	12,51	18,28	24,30	29,31	32,78	38,58	42,77	45,82
♀	CIEM VII	n	40	40	40	31	29	25	21	14	11
		x	45,0*	95,4*	157,6*	228,2*	290,5*	365,2	417,9*	468,5*	516,5*
		s	7,5	9,2	16,9	26,0	33,4	31,5	35,9	49,6	44,2
	CIEM VIII	n	70	70	66	63	52	32	19	11	8
		x	50,0*	104,7*	173,5*	241,7*	308,7*	374,7	447,2*	513,7*	584,4*
s		8,8	14,0	23,2	27,3	30,0	32,9	31,8	29,8	31,8	
TOTAL	n	110	110	106	94	81	57	40	25	19	
x	48,2	101,3	167,5	237,3	302,2	370,5	431,8	488,4	545,1		
s	8,4	12,5	21,1	26,9	31,2	32,3	34,0	42,2	39,6		
Prédiction de L _i (cm)			6,75	12,24	18,30	24,19	29,36	34,56	39,06	43,11	47,07

Pour chacune des huit combinaisons étudiées (2 espèces × 2 sexes × 2 secteurs) on obtient des réponses non significatives au seuil des 5 % (les différences étant presque toujours inférieures à deux écarts-types). Par contre le cumul par espèce de ces différences et de leur variance fait ressortir pour *L. piscatorius* un écart significatif entre estimations pour les quatrième et cinquième anneaux d'hiver (respectivement de + 4 et + 5 %). Cela indique une légère tendance à la surestimation de la taille de ces anneaux quand la lecture de leur diamètre est réalisée sur des individus âgés (classes VII à X). Pour *L. budegassa* les écarts (— 6,5 % à + 3,2 %) ne sont pas significatifs et l'on ne détecte pas de tendance. Nous retiendrons donc que la possibilité de sous-estimation de l'âge ne peut être écartée dans nos lectures, pour *L. piscatorius*, bien qu'elle soit encore très faible au moins jusqu'au cinquième anneau.

Comparaison entre zones géographiques.

Pour chacun des huit tableaux en annexe, la moyenne générale pondérée x_j a donc été retenue comme estimation des moyennes D_{ij} pour comparer la position des anneaux des illiciums entre les deux zones CIEM étudiées. Le test à utiliser pour la comparaison des moyennes observées est le test de l'écart-réduit, toujours sous la réserve que les D_{ij} sont normalement distribués autour de la moyenne X_j , de la colonne D_j correspondante. Par ailleurs, la variance S_j^2 de la distribution des anneaux d'hiver d'une colonne D_j toutes classes confondues autour des x_j a été estimée par :

$$S_j^2 = \frac{\sum S_{ij}^2 \cdot (n_i - 1)}{\sum (n_i - 1)} ;$$

Le résultat de ces calculs est présenté au bas des huit tableaux de l'annexe. Le test de l'écart-réduit est apprécié par :

$$\epsilon = \frac{|m_A - m_B|}{\left[\frac{\sigma_A^2}{n_A} + \frac{\sigma_B^2}{n_B} \right]^{1/2}}$$

où n_A , m_A et σ_A^2 sont l'effectif, la moyenne observée et la variance vraie dans la population du CIEM VII ; n_B , m_B et σ_B^2 sont respectivement les mêmes paramètres dans la population du CIEM VIII. Or les variances vraies ne sont valablement remplacées par leur estimation S_{JA}^2 et S_{JB}^2 que si les effectifs n_A et n_B sont supérieurs à 30 individus. Dans le cas contraire nous avons utilisé un test t en remplaçant σ_A^2 et σ_B^2 par S_{JAB}^2 , la variance commune estimée par :

$$S_{JAB}^2 = \frac{S_{JA}^2 \cdot (n_A - 1) + S_{JB}^2 \cdot (n_B - 1)}{(n_A + n_B - 2)}$$

Le seuil du risque acceptable est fixé à 5 % et le nombre de degrés de liberté est égal au dénominateur de cette variance commune S_{JAB}^2 . Les résultats de ces tests (tabl. 5) montrent que chez *Lophius piscatorius* on ne peut distinguer valablement la position des anneaux de croissance provenant de la zone CIEM VII et CIEM VIII (les deux exceptions observées sur les deux premiers anneaux des mâles n'indiquent pas de tendance ; dans tous les cas les écarts de taille sont compris entre — 4 % et + 10 %). Par contre chez *L. budegassa*, on constate que les anneaux sont significativement plus grands pour les individus provenant du CIEM VIII (le fait est surtout manifeste chez les femelles et les mâles immatures). Les écarts de croissance chez *L. budegassa* sont toutefois peu importants (de l'ordre de 5 à 10 % pour un âge donné).

Comparaison entre mâles et femelles.

Elle procède du même principe de calcul que pour la comparaison entre zones géographiques. Les tests peuvent porter soit sur la comparaison des moyennes par sexe, soit par zone géographique, soit les deux zones géographiques regroupées. Dans les deux éventualités, on n'observe (à l'exception de deux cas isolés) aucune différence significative, que ce soit pour *L. piscatorius* ou *L. budegassa* (tabl. 5). Il en

est de même pour les variances. On remarquera cependant que cette comparaison ne porte respectivement que sur les 8 et 9 premiers anneaux d'hiver, ce qui ne nous permet pas de conclure pour les anneaux d'un rang plus élevé, faute d'effectifs suffisants.

Lophius piscatorius

Sources de variations		d.d.l.	x _i ²	y _i ²	x _i y _i	Coef. de Rég.	Ecart à la régression		
							ddl	SCE	CM
CIEM VII	Mâles	130	38,61	24,52	30,04	0,7780	129	1,149	0,00891
	Femelles	121	51,91	34,38	41,63	0,8020	120	1,000	0,00834
CIEM VIII	Mâles	90	22,32	16,17	18,65	0,8356	89	0,594	0,00667
	Femelles	93	23,30	16,46	19,17	0,8228	92	0,695	0,00756
Variance résiduelle intra-séries							430	3,438	0,00800
Régression commune		434	136,14	91,53	109,49	0,8042	433	3,473	0,00802
Différence entre pentes							3	0,035	0,01167
Régression totale		437	157,07	109,69	128,96	0,8210	436	3,809	0,00874
Différences entre moyennes ajustées							3	0,336	0,11209

Lophius budegassa

CIEM VII	Mâles	59	10,536	6,326	7,956	0,7551	58	0,318	0,00549
	Femelles	70	18,831	12,207	14,780	0,7849	69	0,607	0,00879
CIEM VIII	Mâles	41	8,115	6,961	7,217	0,8893	40	0,543	0,01356
	Femelles	60	16,813	10,536	12,957	0,7707	59	0,551	0,00933
Variance résiduelle intra-séries							226	2,019	0,00893
Régression commune		230	54,295	36,030	42,910	0,7903	229	2,118	0,00925
Différence entre pentes							3	0,099	0,0330
Régression totale		233	58,617	39,770	46,921	0,8005	232	2,211	0,00953
Différences entre moyennes ajustées							3	0,093	0,0310

TABLEAU 6. — Analyse de covariance des régressions $\text{Log } Lt = a \text{ Log } Dt + b$.
Covariance analysis for the regression $\text{Log } Lt = a \text{ Log } Dt + b$.

Relations prédictrices de la longueur totale par le diamètre de l'illicium.

Sur 438 *Lophius piscatorius* et 234 *L. budegassa* choisies de façon à couvrir le maximum d'intervalles de classe, on a établi des relations prédictrices de la longueur totale par le diamètre total de l'illicium pour les deux sexes et les deux zones géographiques séparément. La représentation de l'ensemble des points (fig. 4) montre que d'une part la relation est plutôt curviligne que linéaire, et que d'autre part, la variance s'accroît en fonction de la taille de l'illicium. Pour ces deux raisons nous avons choisi d'utiliser un modèle de régression Log-Log.

Les résultats sont les suivants, les Lt étant exprimées en cm et les Dt en millièmes de mm :

		<i>L. piscatorius</i>			<i>L. budegassa</i>		
		Log Lt	n	r	Log Lt	n	r
Sous-zone CIEM VII	♂	0,7781 Log Dt - 1,246	131	0,976	0,7572 Log Dt - 0,925	60	0,975
	♀	0,8023 Log Dt - 1,416	122	0,985	0,7838 Log Dt - 1,079	71	0,975
Sous-zone CIEM VIII	♂	0,8348 Log Dt - 1,684	91	0,981	0,8897 Log Dt - 1,758	42	0,960
	♀	0,8221 Log Dt - 1,585	94	0,978	0,7693 Log Dt - 1,006	61	0,973

La représentation graphique de ces droites suggère la possibilité de les regrouper. Une analyse de covariance a donc été réalisée, à partir d'un test sur l'homogénéité des variances résiduelles, des pentes et des ordonnées à l'origine (SNEDECOR et COCHRAN, 1971) pour savoir dans quelle mesure la prédiction en sera affectée. Les résultats des analyses de covariance sont présentés dans le tableau 6.

Lophius piscatorius

		Log L _i =	N _i	\bar{X}	$\Sigma X_i'$	S ² _{yx}	Int. de conf. (95 %) de prédict. \bar{L}_i (cm) au 1 ^{er} hiver		8 ^e hiver	
♂	P	0,835 log D _i - 1,684	91	6,315	22,32	0,00667	12,53(13,11)13,71		64,66(66,61)68,62	
	G	0,821 Log D _i - 1,560	438	6,575	157,07	0,00874	13,52(13,84)14,17		67,67(68,43)69,19	
♀	P	0,823 Log D _i - 1,585	94	6,232	23,30	0,00756	13,13(13,75)14,40		66,95(69,10)71,32	
	G	0,821 Log D _i - 1,560	438	6,575	157,07	0,00874	13,65(13,97)14,30		69,14(69,93)70,73	

Lophius budegassa

♂	P	0,757 Log D _i - 0,925	60	6,111	10,54	0,00549	6,91(7,64) 8,45		44,79(45,70)46,62	
	G	0,800 Log D _i - 1,197	234	6,058	58,062	0,00953	6,54(6,91) 7,30		45,20(45,82)46,45	
♀	P	0,784 Log D _i - 1,080	71	6,209	18,83	0,00879	6,43(7,12) 7,88		46,63(47,67)48,74	
	G	0,800 Log D _i - 1,197	234	6,058	58,062	0,00953	6,38(6,75) 7,14		46,42(47,07)47,73	

G : droite prédictrice générale ; P : droite prédictrice particulière.

TABL. 7. — Comparaison des intervalles de confiance autour de la valeur prédite de la longueur totale (\bar{L}_i) en utilisant soit les paramètres de relation prédictrice particulière de plus petite variance pour un sexe donné, soit la prédiction générale sexes combinés. Comparison between confidence intervals around the predicted mean length (\bar{L}_i) using either the parameters of the Log-Log regression of minimum variance for a given sex, either the general Log-Log regression for sexes combined.

Test de l'homogénéité des variances résiduelles.

Le test de BARTLETT(SNEDECOR et COCHRAN, *op. cit.*) adapté à la comparaison de plusieurs régressions d'effectifs inégaux a été utilisé. Ce test conduit au calcul d'un χ^2 tel que : $\chi^2 = M/C$; or C étant très voisin de 1 par excès on peut se contenter de l'approximation suivante

$$\chi^2 \simeq M = (\Sigma f_i) \text{Log } \bar{S}^2 - \Sigma (f_i \text{Log } S_i^2)$$

où S^2 et \bar{S}^2 sont respectivement les variances résiduelles de chacune des régressions isolément et la variance résiduelle intra-séries, f_i le nombre de degrés de liberté de chacune des variances résiduelles.

L'hypothèse d'homogénéité des variances résiduelles ne peut être rejetée pour les quatre régressions des baudroies blanches ($\chi^2 = 2,49$ soit $p = 0,4$ à $0,5$) ; elle est en revanche peu vraisemblable pour la baudroie noire ($\chi^2 = 10,01$ soit $p = 0,02$ à $0,03$). Toutefois, un examen du tableau 6 suggère que c'est la trop grande différence entre les variances résiduelles des mâles qui est en cause pour cette dernière espèce.

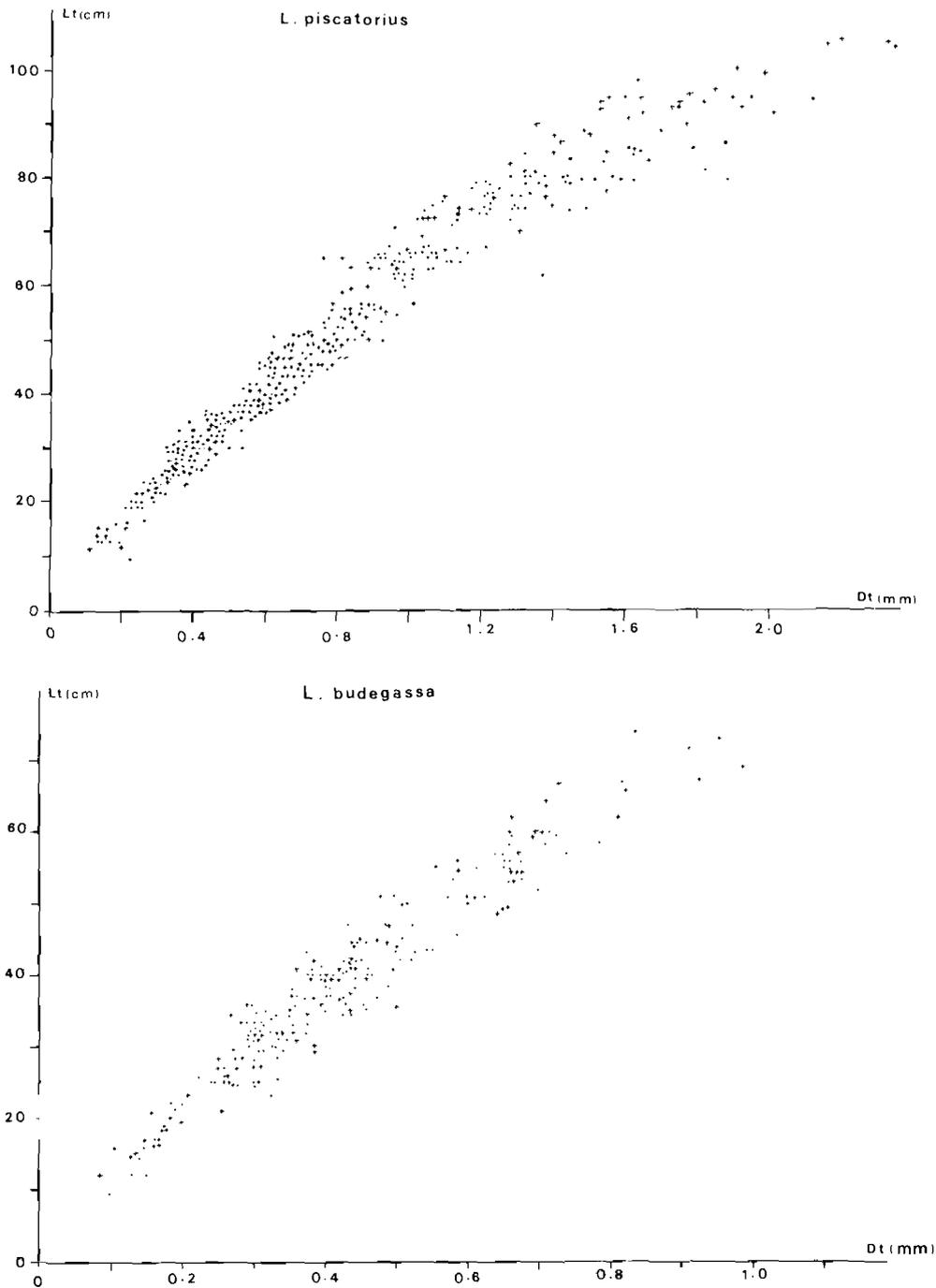


FIG. 4. — Représentation de couples (diamètre de l'illicium contre longueur totale) utilisés pour la détermination des régressions prédictives, $Lt = a \text{ Log } Dt$; les points représentent les mâles et les croix les femelles. Scattergrams of total length (Lt) versus diameter of illicium (Dt). Males are represented by dots and females by crosses.

Test de l'homogénéité des pentes.

Le test de F entre le carré moyen dû à la comparaison des quatre coefficients de régression (3 degrés de liberté) et la variance résiduelle intra-séries (respectivement 430 et 226 degrés de liberté pour *L. piscatorius* et *L. budegassa*) indique que pour la baudroie blanche, les quatre pentes ne sont pas significativement différentes ($F = 0,01167/0,00800$; $p = 0,2$ à $0,25$) tandis que pour la baudroie noire la possibilité d'une pente commune est faible ($F = 0,033/0,00925$; $p = 0,02$). En fait, une comparaison des pentes deux à deux, montre qu'à l'exception du cas des mâles du CIEM VIII, les trois autres coefficients de régression ne diffèrent pas significativement pour la dernière espèce.

Test pour l'homogénéité des ordonnées à l'origine.

Le test de l'homogénéité des ordonnées à l'origine, sous la réserve de l'homogénéité des variances résiduelles et des pentes, se ramène à la comparaison du carré moyen dû à la différence entre moyennes ajustées ($Y_i - bX_i$) et celui de la régression commune.

Pour *L. piscatorius* ($F = 0,11209/0,00802$) et pour *L. budegassa* ($F = 0,0310/0,00925$), on constate que les ordonnées à l'origine diffèrent significativement au seuil de 5 %. Une analyse plus fine nous indique qu'en fait les écarts entre moyennes ajustées n'excèdent pas 16 ‰ pour la baudroie blanche et 15 ‰ pour la baudroie noire. Le test est donc particulièrement sévère mais il faut voir également dans ce résultat la conséquence d'une très faible variance résiduelle pour la régression commune. En outre, pour *L. budegassa*, si l'on excepte la série des mâles du CIEM VIII, les trois autres ordonnées à l'origine ne diffèrent pas significativement entre elles. Ceci confirme l'impression qu'une valeur aberrante s'est glissée dans un couple de la série des mâles de *L. budegassa* du CIEM VIII (probablement une sous-estimation de longueur) qui a accru la variance résiduelle et la pente de cette série, et par conséquent diminué son ordonnée à l'origine.

Conséquences sur la précision des prédictions.

L'estimation des intervalles de confiance de la prédiction des longueurs L_t , est dérivée de la méthode de COX recommandée par LAND (1972) pour les distributions log-normales. L'intervalle de confiance approchée au seuil de 5 % pour L_t est obtenue par :

$$L_t = \exp. (\hat{B}_i \pm 1,96 \hat{\gamma}_i) \text{ avec : } \hat{B}_i = Y_i + 1/2 S^2_{yx} \text{ et}$$

$$\hat{\gamma}_i^2 = \text{Var}(\hat{B}_i) = S^2_{yx} \left[\frac{1}{N} + \frac{(X_i - \bar{X})^2}{\sum X_i^2} \right] + \frac{1}{2(N+1)} S^4_{yx}$$

où Y_i est la prédiction de la moyenne pour un X_i donné, S^2_{yx} est la variance résiduelle de la régression entre x et y , \bar{X} et N la moyenne et le nombre de couples utilisés pour établir la droite prédictive, $\sum X_i^2$, la somme des carrés des écarts des X_i de la régression.

Dans notre étude, quelle que soit la régression choisie, le second terme du membre de droite dans l'estimation de $\hat{\gamma}_i^2$, la variance de \hat{B}_i , est négligeable par rapport au premier terme et on ne l'a donc pas retenu pour les calculs.

Pour mesurer l'impact du regroupement des quatre régressions élémentaires en une seule régression générale, pour une espèce donnée, sur la précision de la prédiction, nous avons comparé les intervalles de confiance fournis par la régression élémentaire de plus petite variance résiduelle avec ceux résultant de l'utilisation de la régression générale, pour les mêmes valeurs de la variable indépendante $X_i = \text{Log } D_i$. A titre d'exemple, nous avons retenu les diamètres moyens aux anneaux d'hiver D_i par sexe et pour chacune des espèces (présentés dans le tableau 5). Les résultats de ces calculs sont fournis dans le tableau 7. On constate d'une part que les divergences entre prédictions sont faibles et d'autre part, que les intervalles de confiance sont toujours plus étroits quand on utilise la régression générale par espèce. En fait, le regroupement permet d'accroître sensiblement les effectifs N qui figurent au dénominateur de $\hat{\gamma}_i^2$ alors que la variance résiduelle S^2_{yx} du numérateur ne s'accroît pas dans la même proportion.

En conclusion, l'utilisation à des fins pratiques de rétrocalcul d'une régression générale par espèce (les deux sexes combinés et les deux secteurs d'étude confondus) ne soulève pas d'objections majeures. Ces équations sont les suivantes.

L. piscatorius : $\text{Log } L_i = 0,821 \text{ Log } D_i - 1,560$ avec $r = 0,9825$ et $N = 438$;

L. budegassa : $\text{Log } L_i = 0,800 \text{ Log } D_i - 1,197$ avec $r = 0,9718$ et $N = 234$.

Les prédictions de L_i ainsi réalisées pour les différents anneaux d'hiver sont présentées au bas du tableau 5.

Analyse des distributions de fréquence en taille.

Méthode.

Trois sources d'informations complémentaires ont été utilisées. Tout d'abord des distributions de fréquence de longueur totale réalisées sur une base trimestrielle au cours d'un cycle annuel, allant du deuxième trimestre 1980 au premier trimestre 1981, à bord des bateaux langoustiniers opérant dans la partie centrale et nord-est de la Mer Celtique (bancs Labadie et Smalls). Ces données, publiées par CHARUAU *et al.* (1982), sont particulièrement intéressantes car elles concernent l'ensemble des tailles capturées (y compris les rejets) et apportent donc des renseignements très utiles sur les plus jeunes groupes d'âges (à l'époque cette flottille utilisait un maillage de 50 à 60 mm). La deuxième source de données provient des campagnes de recherche sur des juvéniles de poissons réalisées sur une base trimestrielle dans le golfe de Gascogne. Les captures de baudroies sont généralement limitées à une centaine d'individus de baudroies blanches et à quelques individus de baudroies noires. Toutefois, au cours de l'année 1982, une cohorte particulièrement abondante de *L. piscatorius* est apparue dans les captures et on a pu la suivre également en 1983. Ces données, également intéressantes pour les plus jeunes groupes d'âge, ont déjà été commentées (DUPOUY et KERGOAT, 1985), nous ne reprendrons ici que les résultats principaux.

Enfin, depuis 1984, un programme d'échantillonnage de grande ampleur est réalisé pour les baudroies par le Laboratoire IFREMER de Lorient dans les principaux ports de débarquement à la fois sur les flottilles côtières opérant dans le golfe de Gascogne et sur les flottilles hauturières opérant en Mer Celtique. Ces données ne concernent que les débarquements (tailles supérieures à 20 cm) aussi viennent-elles compléter les sources précédentes.

L'examen d'un histogramme de fréquence pris isolément peut conduire à des interprétations différentes, toutefois, en suivant le développement chronologique des histogrammes d'une même série à travers les trimestres et en les comparant avec des secteurs voisins on peut généralement lever la plupart des ambiguïtés. Les histogrammes obtenus après lissage de données par moyenne mobile sur trois classes de taille (longueur totale) sont présentés dans les figures 5 et 6.

Résultats.

Pour *Lophius piscatorius* (fig. 5) on distingue trois à quatre cohortes dans les histogrammes A à D (captures des langoustiniers dans le secteur nord du CIEM VII). Le premier groupe apparaît dans les captures du troisième trimestre (taille modale 8 cm) ; au premier trimestre de l'année suivante il atteint 11 cm. Le deuxième groupe présente une taille modale à 15 cm au deuxième trimestre et se déplace progressivement pour se situer à 24 cm au 1^{er} trimestre suivant. Le troisième groupe est surtout identifiable sur les histogrammes B (mode à 30 cm), C (mode à 32 cm) et D (mode à 34 cm). Le quatrième groupe présente des modes moins nets vers 39 cm (histogramme B) 42 cm (histogramme C) et 43 cm (histogramme D). La vitesse de déplacement annuel des modes est donc comprise entre 8 et 10 cm, si l'on excepte le 1^{er} groupe qui doit être en partie tronqué par la sélectivité de l'engin de pêche. L'écart entre modes est de 11 à 12 cm entre le premier et le deuxième groupe, 9 à 11 cm entre le deuxième et le troisième et 9 à 10 cm entre le troisième et le quatrième. Les écarts-types autour des médianes se situent autour de 3 cm, les modes ont toutefois tendance à s'aplatir avec l'âge.

Sur les histogrammes E à H (campagnes de recherche dans le golfe de Gascogne) trois cohortes sont nettement discernables et l'on peut suivre facilement l'évolution de deux d'entre elles. Ainsi sur l'histogramme E, on distingue un mode (médiane 18,5 cm) en février 1982 qui passe à 25 cm en juillet de la même année, 30 cm en février 1983 et 33 cm en mai. Une autre cohorte apparaît en juillet 1982 (histogramme F) ; sa taille modale alors à 12-13 cm atteint 20 cm en février suivant et 22 cm en mai 1983. Enfin, une dernière cohorte faiblement représentée apparaît entre 10 et 12 cm en mai de la même année (histogramme H). La vitesse annuelle de déplacement de ces modes s'établit donc entre 10 et 12 cm. Les écarts-types autour des médianes sont proches de 3 cm.

La dernière série d'histogrammes (I à L) est issue des débarquements commerciaux des chalutiers côtiers pêchant dans le golfe de Gascogne. Trois modes sont décelables sur ces histogrammes. La première cohorte centrée sur 24-25 cm au premier trimestre est partiellement tronquée par le tri à bord des navires de pêche ; elle devient prépondérante dans les histogrammes suivants (taille modale à 26 cm au deuxième trimestre, 29 cm au troisième et 32-33 cm au quatrième). La seconde cohorte présente un mode à 34 cm au premier trimestre et passe progressivement à 40-42 cm au dernier trimestre. Enfin au dernier trimestre apparaît une nouvelle cohorte encore fortement tronquée avec un mode à 24-25 cm. L'accroissement annuel de la taille

modale de ces cohortes serait donc compris entre 8 et 9 cm. Sur les modes les mieux individualisés les écarts-types autour des médianes sont de l'ordre de 3 à 4 cm.

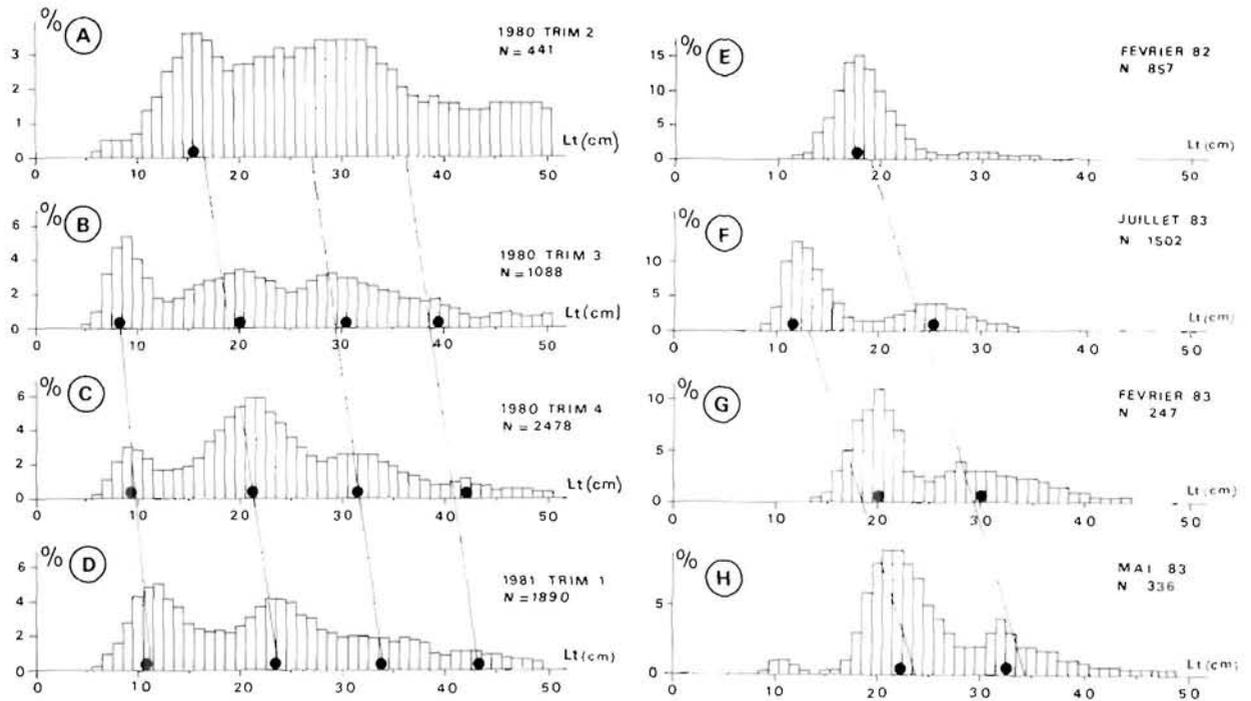
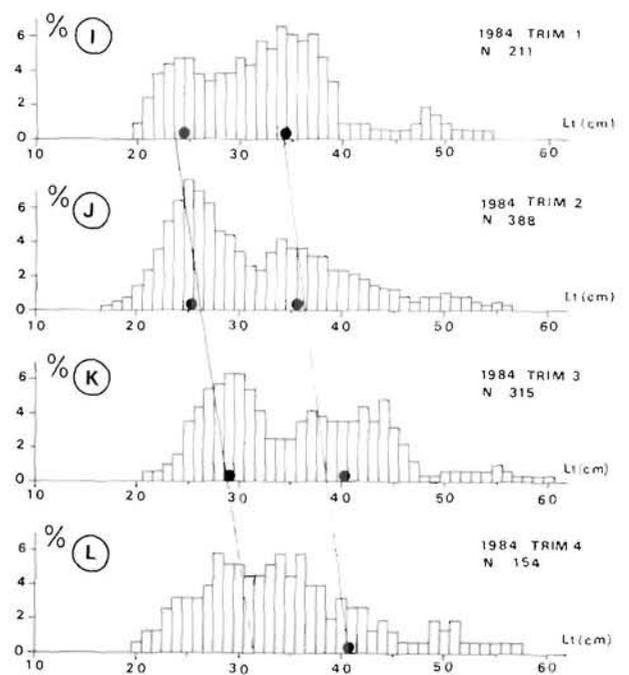


FIG. 5. — Histogramme des longueurs de *L. piscatorius* (A à D : captures chalutiers langoustiniers CIEM VII ; E à H : captures du navire océanographique « Pelagia », CIEM VIII ; I à L : débarquements chalutiers côtiers, CIEM VIII).
Length frequency distributions of *L. piscatorius* (A to D : catches from Nephrops trawlers in ICES VII ; E to H : catches of R.V. « Pelagia » in ICES VIII ; I to L : landings of inshore trawlers in ICES VIII).



Globalement pour *L. piscatorius* on a pu mettre en évidence 4 modes distincts sur la gamme de taille étudiée (6 à 50 cm). Au premier trimestre leur situation est la suivante : un premier mode au voisinage de 10 cm, le deuxième entre 20 et 24 cm, le troisième entre 31 et 34 cm et le quatrième entre 41 et 43 cm. Il est également apparu à l'intérieur des séries annuelles que les modes se déplacent à une vitesse moyenne de 10 cm par an ce qui permet d'identifier chacun de ces modes comme des groupes d'âge successifs. D'après KARLOVAC et KARLOVAC (1968), dans l'Adriatique les larves de *L. piscatorius* mesurent à l'éclosion 3,4 à 4,7 mm et la phase pélagique s'achève entre 40 et 70 mm par la métamorphose. Il est probable que dans les eaux tempérées de l'Atlantique Nord-Est ce passage à la vie benthique se produise avant la période hivernale qui correspond à un appauvrissement du plancton de milieu pélagique. Dans ces conditions on peut supposer que le premier mode que nous avons identifié autour de 10 cm au premier trimestre soit en fait le groupe I.

que le premier mode que nous avons identifié autour de 10 cm au premier trimestre soit en fait le groupe I.

Pour *L. budegassa* (fig. 6) la première série (histogramme M à P) représente les captures des langoustiniers du Plateau Celtique. Sur le premier histogramme un seul mode est nettement identifié (taille modale 15 cm). Pour le troisième trimestre 1980 on distingue un mode à 10 cm et un autre à 18 cm. Les données du quatrième trimestre sont trop peu nombreuses pour en faire l'interprétation. Enfin le dernier histogramme (premier trimestre 1981) présente une succession de quatre modes entre 10 et 30 cm soit respectivement 12 ; 19 ; 24 et 29 cm). Les écarts-types sont compris entre 2 et 3 cm. La liaison entre modes d'un histogramme à l'autre n'est pas suffisamment claire pour tirer des conclusions quant à leur vitesse de déplacement annuelle. Les écarts entre modes sur les histogrammes N et P suggèrent cependant un accroissement annuel de 7 à 8 cm entre le premier et le deuxième mode, de 5 à 7 cm entre le deuxième et le troisième enfin de 4 à 6 cm entre le troisième et le quatrième. Au-delà l'interprétation n'est plus possible, les écarts entre modes étant inférieurs à deux écarts-types (BEHBOODIAN, 1970).

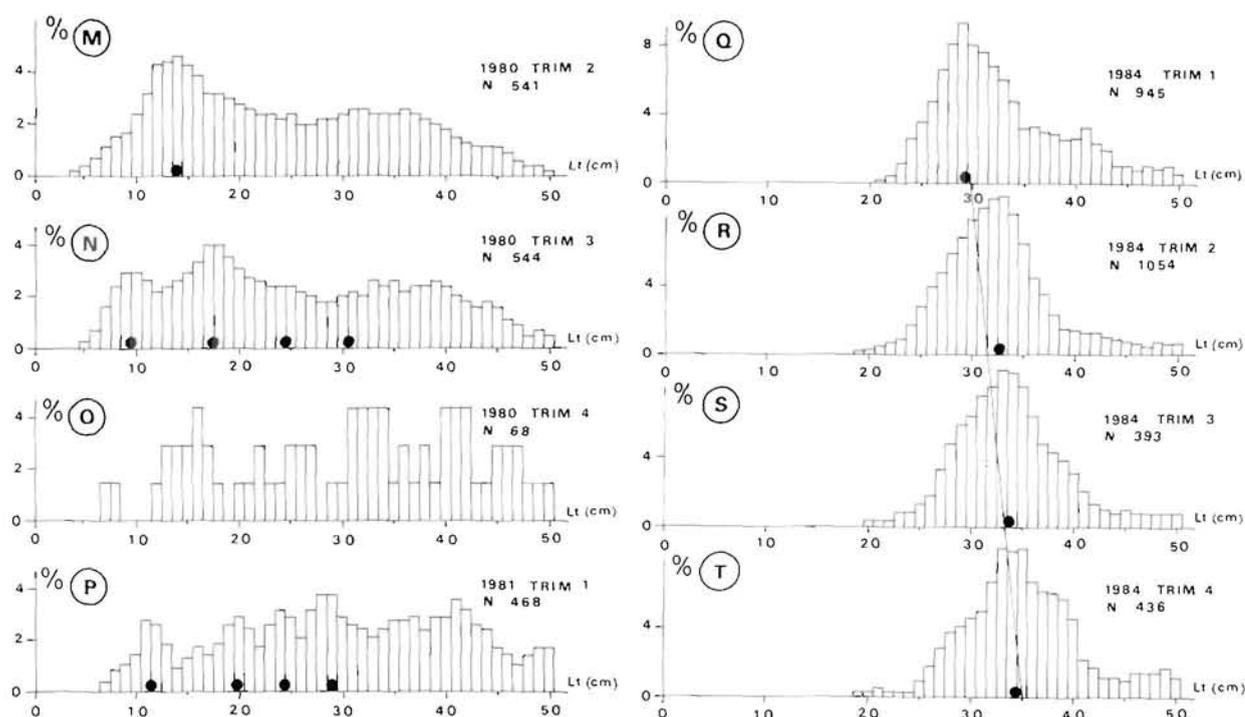


FIG. 6. — Histogramme des longueurs de *L. budegassa* (M à P : captures chalutiers-langoustiniers, CIEM VII ; Q à T : débarquements chalutiers côtiers, CIEM VIII).

Length frequency distributions of *L. budegassa* (M to P : catches from *Nephrops* trawlers in ICES VII ; Q to T : landings from inshore trawlers in ICES VIII).

Sur la série d'histogrammes des chalutiers côtiers du nord du golfe de Gascogne (Q à T), on distingue un gros mode principal situé entre 25 et 35 cm au premier trimestre 1984 (taille modale 29 cm) et qui se déplace progressivement pour atteindre 34 cm au dernier trimestre. Ceci confirmerait donc un accroissement de l'ordre de 5 cm par an pour des individus dont la taille est voisine de 30 cm. Il y aurait en conséquence sous ce mode important trois cohortes comme le suggèrent les deux épaulements de l'histogramme T.

Globalement la vitesse de croissance de *L. budegassa* serait donc presque deux fois moindre que celle de *L. piscatorius*. Ainsi le mode centré sur 12 cm au premier trimestre (histogramme P) serait plus probablement le groupe II que le groupe I, et le mode à 29-30 cm au premier trimestre (histogrammes P et Q) serait donc constitué d'individus de 5 ans.

Ajustement des lectures directes au modèle de Von Bertalanffy.

Les lectures directes de l'âge ont porté sur 1 028 *L. piscatorius* et 281 *L. budegassa* après rejet des coupes illisibles. Ces pièces provenaient pour l'essentiel des campagnes de recherche réalisées en 1984 dans le golfe de Gascogne (campagnes SOLMER et sur le Plateau Celtique (campagne PROCELT). Des données ont également été récoltées en 1984 et 1985 sur les débarquements commerciaux sur les quelques individus qu'il était possible de sexer afin de compléter au mieux la base de donnée initiale.

Dans les collections provenant du golfe de Gascogne, la plupart des individus appartient aux groupes II à IV pour *L. piscatorius* et IV à VI pour *L. budegassa*. Par contre, sur le Plateau Celtique, on note la prédominance des groupes IV à IX pour *L. piscatorius* alors que pour *L. budegassa* la distribution est plus étalée mais les effectifs sont peu nombreux. Ce déséquilibre entre secteurs nous a conduit à regrouper les données, puisque l'on sait par le rétrocalcul que les différences de croissance, ou bien ne sont pas significatives (*L. piscatorius*), ou bien sont peu importantes (*L. budegassa*) pour les deux secteurs étudiés.

La séparation entre sexes a par contre été conservée, bien que les tests sur la position des anneaux d'hiver nous aient montré qu'il ne fallait pas s'attendre à des différences de croissance significatives entre mâles et femelles au moins jusqu'à huit ans pour chacune des espèces. En fait, comme pour de nombreuses espèces de poissons, on constate que les plus grands individus dans nos collections sont toujours des femelles.

Par ailleurs, la nécessité d'avoir, pour l'utilisation des modèles d'ajustement, au moins deux individus par classe d'âge t_i pour calculer une moyenne \bar{L}_i et une variance S_i^2 , nous a conduit à regrouper en milieu d'année l'ensemble des individus appartenant à la même classe t_i quel que soit le mois de prélèvement. Cette simplification a pour conséquence un accroissement de la variance de L_i mais aussi une plus grande variance dans l'estimation des paramètres. Les résultats des lectures directes ainsi regroupées sont présentés en annexe et sur la figure 7 avec parallèlement les points obtenus par le rétrocalcul. On obtient généralement une bonne concordance entre les deux estimations des longueurs moyennes aux âges.

L'estimation des trois paramètres du modèle de Von Bertalanffy (L_∞ , K , t_0) a été réalisée par la méthode des moindres-carrés suivant trois critères d'optimisation possible (KIMURA, 1980) :

$$S_A(L_\infty, K, t_0) = \sum_{i=1}^k (\bar{L}_i - f(t_i))^2 \quad (1)$$

$$S_B(L_\infty, K, t_0) = \sum_{i=1}^k (n_i/S_i^2) (\bar{L}_i - f(t_i))^2 \quad (2)$$

$$S_C(L_\infty, K, t_0) = \sum_{i=1}^k n_i \cdot (\bar{L}_i - f(t_i))^2 \quad (3)$$

La meilleure estimation des paramètres est celle qui minimise les fonctions S qui représentent la somme des carrés des écarts entre moyennes observées \bar{L}_i à l'âge t_i , d'effectif n_i et de variance S_i^2 pour les k classes d'âge observées. La sélection de l'un des critères peut se faire à partir de considérations sur la distribution des résidus (homogénéité ou non de la variance résiduelle aux âges t_i) ou sur l'objectif recherché (description de la croissance, comparaisons entre courbes, utilisation de courbes synthétiques...). Les résultats de ces trois ajustements sont présentés dans le tableau 8. On constate que les valeurs de L_∞ varient pour *L. piscatorius* de 10 % pour les mâles et 12 % pour les femelles contre respectivement 8 et 5 % pour *L. budegassa*.

Par ailleurs les estimations les plus fortes de L_∞ sont plus élevées que les tailles maximales rencontrées dans les échantillonnages réalisés sur les débarquements des chalutiers français en 1984 et 1985 (DUPOUY, données non publiées) d'environ 15 à 20 %. Ainsi pour *L. piscatorius* les individus provenant du golfe de Gascogne (sondes 50 à 250 m) excèdent rarement 100 cm et jamais 120 cm ; ceux provenant du Plateau Celtique (sondes de 100 à 300 m) dépassent parfois 120 cm et jamais 140 cm (sauf une exception à 152 cm). Chez *L. budegassa*, dans les deux secteurs d'étude, les distributions présentent des individus atteignant 80 à 90 cm et exceptionnellement 95 cm. Les données des campagnes de recherche de la « Thalassa » dans le golfe de Gascogne de 1965 à 1967 (sondes 50 à 300 m) ne mentionnent pas d'individus plus grands que ces tailles maximales (GUILLOU et KNJOCK, *op. cit.*). Il en est de même pour les observa-

tions de la campagne du n/o « *Thalassa* » aux accores du Plateau Celtique en juin 1984 par des profondeurs de 200 à 700 m (LATROUITE *et al.*, com. pers). Des observations ponctuelles sur le sexe des individus les plus grands indiquent qu'il s'agit presque toujours de femelles, chez les deux espèces. Il semble donc que les valeurs de L_{∞} soient légèrement surestimées quelle que soit la pondération retenue pour l'ajustement des données au modèle de Von Bertalanffy, et en conséquence que les valeurs de K soient légèrement sous-estimées.

D'un point de vue pratique, le premier critère met sur le même plan chaque moyenne observée (facteur de pondération 1 pour chaque classe d'âge) ce qui permet de mieux prendre en compte les classes aux effectifs réduits (les plus jeunes et les plus âgées). C'est ce critère qui a été retenu pour le tracé des courbes sur la figure 7. Le deuxième critère tient compte des différences d'effectifs et de variance dans l'estimation des L_i ; il privilégie donc les classes moyennes (forts effectifs) et les plus jeunes (faible variance). Le troisième critère ne prend en compte que l'importance des effectifs, c'est-à-dire qu'il donne plus de poids aux classes moyennes, là où la croissance est presque linéaire.

		Lophius piscatorius				Lophius budegassa			
		L infini	K	t_0	Variance résiduelle	L infini	K	t_0	Variance résiduelle
MÂLES	A	117.2	0.1305	0.653	2.66	78,66	0.1118	0.797	0.49
	B	120.6	0.1257	0.639	26.83	76,47	0.1143	0.777	0.25
	C	129.5	0.1103	0.540	252,37	84,76	0.0955	0.558	41.76
FEMELLES	A	149.1	0.0903	0.467	1.90	105,42	0.0750	0.677	0.39
	B	161.3	0.0801	0.399	7.29	110,16	0.0705	0.695	0.34
	C	166,6	0.0769	0.395	148.77	111,20	0.0673	0.495	28.81

TABLE 8. — Paramètres estimés de la courbe de Von Bertalanffy suivant les trois critères d'ajustement par les moindres carrés (voir texte).

Estimated parameters of the Von Bertalanffy growth curve following the three least-square methods (see text).

Les trois facteurs de pondération expliquent donc l'accroissement progressif de la valeur de L_{∞} et corrélativement la baisse de K et de t_0 qui lui sont liés négativement. Ils expliquent également les différences de variance résiduelle puisque celle-ci est égale à la somme des carrés des écarts divisée par $(k-3)$ degrés de liberté. Cette variance résiduelle "pondérée" ne nous permet donc pas de fonder notre choix entre les trois ajustements proposés. Le second critère qui prend en compte toute l'information disponible nous semble plus adapté à notre étude, dans la mesure où la variance autour des L_i n'est pas constante. En outre, cette méthode est équivalente à celle du maximum de vraisemblance (KIMURA, *op. cit.*). Toutefois, les programmes informatiques à notre disposition ne permettent pas de sortir de matrice de covariance et d'estimation de l'écart-type autour des trois paramètres pour l'ajustement suivant les deux premiers critères. La suite de l'analyse pour apprécier les différences de croissance entre mâles et femelles a été conduite suivant le troisième critère de pondération.

On constate que les valeurs des paramètres de Von Bertalanffy sont faiblement déterminées, leurs coefficients de variation étant compris entre 15 à 20 % pour L_{∞} , 20 à 30 % pour K et 50 à 100 % pour t_0 . Cette forte variation résulte soit d'un phénomène naturel (par exemple la forte variabilité de la croissance individuelle, ou encore une faible tendance asymptotique caractéristique de ces deux espèces) ou bien il s'agit d'un artefact (résultant par exemple de l'erreur d'échantillonnage ou encore de faible représentation des individus d'âge élevé dans nos échantillons). L'accumulation progressive de données sur les individus les plus âgés devrait permettre de répondre à cette question. Quoiqu'il en soit, la différence entre paramètres de croissance des mâles et femelles d'une même espèce n'est pas significative au seuil de 5 % bien que la valeur du L_{∞} des femelles soit supérieure d'environ 30 % à celle des mâles, chez *L. piscatorius* comme chez *L. budegassa*. En revanche, la comparaison entre croissances d'une espèce à l'autre pour un sexe donné fait apparaître une similitude des paramètres K et t_0 et une différence significative de L_{∞} (soit 53 % pour les mâles et 50 % pour les femelles).

Conclusion.

Cette étude a tenté de montrer l'intérêt de l'utilisation de l'illicium des baudroies pour la détermination de l'âge. La succession d'anneaux de croissance (hyalin de la fin de l'automne au début du printemps ; opaque le reste de l'année) correspond au rythme habituel des régions tempérées. L'absence de remaniement secondaire dans la partie centrale de l'illicium ainsi que l'existence d'une caractéristique spécifique

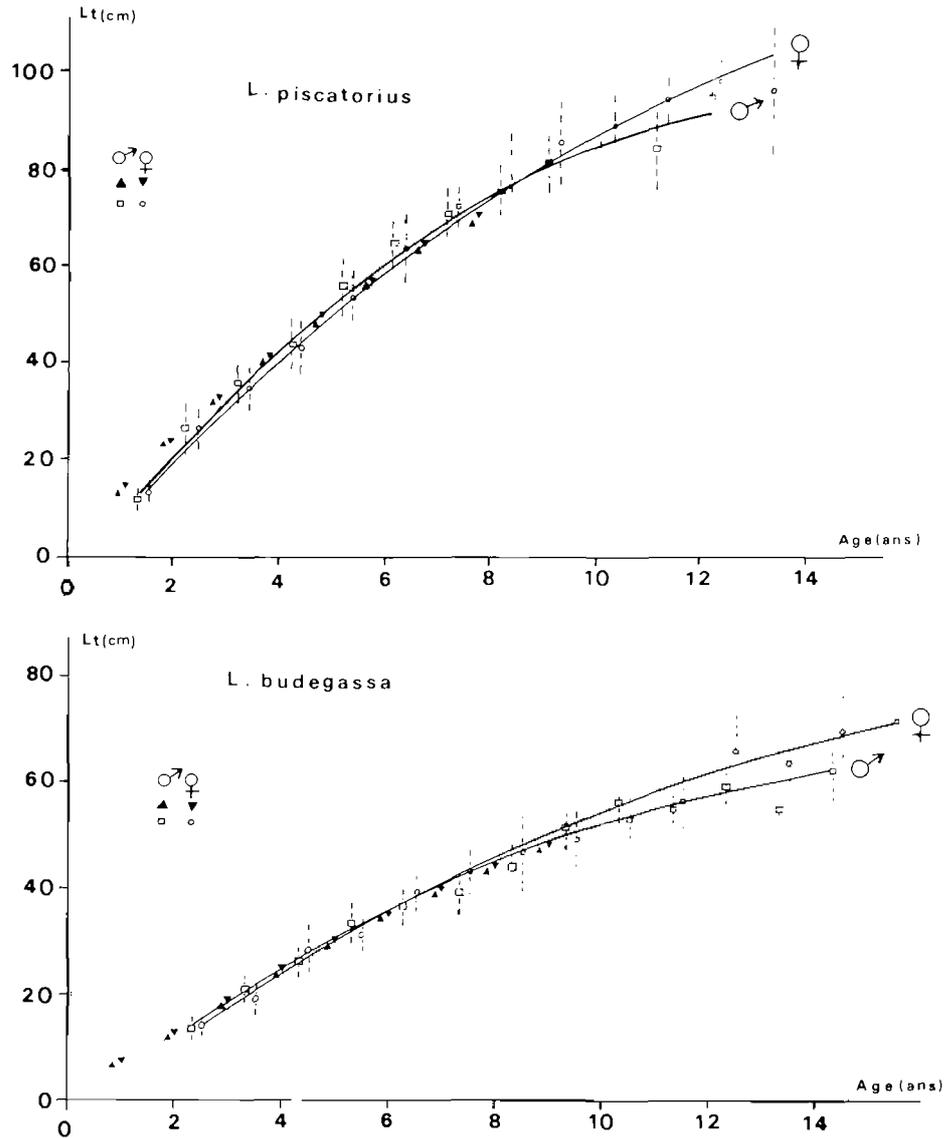


FIG. 7. — Situation des longueurs moyennes aux âges (par lectures directes et rétrocalcul) et tracé des courbes de Von Bertalanffy pour *L. piscatorius* et *L. budegassa* (CIEM VII + VIII).

Plot of mean lengths at age (issued from direct reading and from back-calculations) and representation the Von Bertalanffy growth curves for *L. piscatorius* and *L. budegassa* (CIEM VII + VIII).

dès la première zone opaque (en lame chez *L. piscatorius*, ronde chez *L. budegassa*) sont des points remarquables. Le rétrocalcul est également facilité par l'étroitesse des relations entre le diamètre des sections d'illicium et la longueur totale, chez les deux espèces. Toutefois, le manque de régularité des contrastes et l'importance des dédoublements d'anneaux rendent souvent l'interprétation de l'âge délicate. Ces imperfections sont cependant moins accusées que pour les otolithes (entiers ou en coupe fine) comme nous l'avons constaté lors d'essais préliminaires. En fait il faut distinguer sur ce point entre ces deux espèces : ainsi pour

L. piscatorius, les fortes divergences entre GUILLOU et NJOCK (*op. cit.*) et TSIMENIDIS et ONDRIAS (*op. cit.*) qu'on aurait pu expliquer par une différence en latitude, doivent probablement résulter en grande partie de la difficulté d'interprétation des anneaux des otolithes puisque nos prélèvements étant issus de la même zone géographique que ceux de GUILLOU, nos résultats n'en sont pas moins plus proches de ceux des auteurs grecs (soit une moyenne de 90 mm de croissance annuelle pour les sept premières années contre respectivement 42 et 134 mm) ; pour *L. budegassa* au contraire, les désaccords entre les deux sources antérieures fondées sur les otolithes et nos résultats sont plus faibles : ainsi pour les sept premières années de croissance, GUILLOU et NJOCK avancent 38,2 mm en moyenne, les auteurs grecs 47,7 mm et nos données 55,0 mm. Il semble que les dédoublements d'anneaux soient plus limités chez cette espèce et que finalement le problème de détermination de l'âge de *L. piscatorius* se pose avec plus d'acuité, d'autant que cette dernière espèce domine largement dans les apports commerciaux en Mer Celtique et dans le golfe de Gascogne (OLASO et PEREDA, 1983 ; DUPOUY, données non publiées).

Les tentatives de validation que nous avons présentées reposent sur des histogrammes de longueur de captures réalisées par des navires de recherche et des navires de pêche. Pour les deux espèces on parvient ainsi à identifier les quatre ou cinq premiers groupes d'âges. Les résultats sont en accord avec nos données de lectures directes. Au-delà, l'interprétation des modes devient hasardeuse et une méthode complémentaire s'avère nécessaire (marquage ou à défaut suivi de la croissance d'une classe exceptionnelle par son abondance). La reproductibilité des lectures entre deux lecteurs expérimentés est également bonne jusqu'à cinq ans, acceptable entre 5 et 10 ans et douteuse au-delà. Tout ceci nous montre que l'on ne peut donc conclure définitivement quant à la description de la croissance des baudroies sur l'ensemble de son cycle de vie. Toutefois, on pense que la méthode et les résultats présentés dans cette étude sont suffisants pour une utilisation ultérieure à des fins d'analyse structurale des stocks exploités (V.P.A. et analyse des cohortes), puisque la convergence du vecteur mortalité par pêche donne beaucoup plus de poids aux premiers groupes d'âge exploités pour estimer l'importance du recrutement. Les remarques précédentes permettent de suggérer que tous les individus au-delà de 10 ans contribuent au groupe + des analyses de cohorte.

Par ailleurs, les coefficients de variation autour des tailles moyennes à l'âge sont relativement élevés (de l'ordre de 10 à 20 %, que ce soit pour les lectures directes ou par la mesure des diamètres des anneaux d'hiver). Cette forte variabilité peut résulter soit d'un phénomène naturel, soit d'un artefact lié à la difficulté de détermination de l'âge. L'utilisation du rétrocalcul devrait permettre d'explorer systématiquement la part due à la variabilité individuelle de croissance. En tout état de cause cette forte variabilité ne permet pas de mettre en évidence des différences nettes de croissance entre sexes d'une part (du moins jusqu'à huit ans) et d'autre part, entre zones géographiques pour une espèce donnée. Par contre la différence de croissance entre les deux espèces est suffisamment forte pour les distinguer significativement. Dans ces conditions, une équation unique par espèce ne devrait pas entraîner de biais important dans les analyses de cohortes en taille dans la mesure où le groupe + est fixé assez tôt (LAUREC et MESNIL, 1985). En retenant la moyenne arithmétique des estimateurs optimaux du tableau 8, on obtient pour la baudroie blanche une valeur de K de 0,1023, pour un L infini de 140 cm et un t_0 de 0,515. Pour la baudroie noire, ces valeurs sont respectivement de 0,0891, 94 cm et 0,666 an. Les valeurs ainsi retenues montrent que ces deux espèces ont une croissance lente. L'apparition de la maturité sexuelle entre 4 et 6 ans pour les deux espèces (DUPOUY, données non publiées) ne se traduit pas par une tendance asymptotique marquée, contrairement à beaucoup d'espèces de poissons et d'invertébrés ; on note toutefois un léger ralentissement de croissance qui n'est que passager.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient les experts anonymes qui ont commenté et corrigé le manuscrit, ainsi que R. CHEVALIER et A. LAUREC pour leurs conseils avisés, A. MENESGUEN et P. GROS pour la communication des programmes informatiques nécessaires à l'analyse, ainsi que toutes les personnes qui ont contribué à la collecte des données.

BIBLIOGRAPHIE

- ANTOINE (L.), CAYRE (P.) et MENDOZA (J.), 1981. — Etude de la croissance du Listao (*Katsuwonus pelamis*) de l'Atlantique au moyen des rayons de la nageoire dorsale : mise au point d'une méthodologie, résultats préliminaires. — Doc. SCRS/81/42. In I.C.C.A.T. Col. Vol. Sci. papers, (1) : 195-208.
- BARD (X.), 1981. — Le thon germon *Thunnus alalunga* de l'océan Atlantique de la dynamique de population à la stratégie démographique. — Thèse de doctorat ès-Science, Univ. P. et M. Curie, Paris.
- BEAMISH (A.J.), 1981. — Use of fin-rays sections to age Walleye pollock, pacific cod, and albacore, and the importance of this method. — *Trans. Ann. Fish. Society*, **110** (2) : 287-299.
- BEAMISH (R.J.) et CHILTON (D.), 1977. — Age determination of Lingcod (*Ophiodon elongatus*) using dorsalfin rays and scales. — *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **34** (9) : 1305-1313.
- BEAMISH (J.R.) et McFARLANE (G.A.), 1983. — The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. — *Trans. Ann. Fish. Society*, **112** (6) : 735-743.
- BEHBOODIAN (J.), 1970. — On the modes of a mixture of two normal distributions. — *Technometrics*, **12** : 131-139.
- BEDFORD (B.C.), 1983. — A method for preparing sections of large numbers of otoliths embedded in black polyester resin. — *J. Com. int. Explo. Mer*, **41** : 4-12.
- BERTIN (L.), 1957. — Le squelette appendiculaire. In *Traité de zoologie Agnathes et poissons*, tome 13, sous la direction de P.P. Grassé - Paris : Masson éd. : 710-747.
- BLANC (M.) et BUSER (J.), 1949. — Action de la température sur l'ostéogénèse réparatrice chez les poissons téléostéens. — *Bull. Soc. Zool. France*, **74** : 167-170.
- BRANDER (K.), 1974. — The effects of age-reading errors on the statistical reliability of marine fishery modelling. — In *Ageing of fish*, T.B. Banegal : 181-191.
- CARUSO (J.H.), 1983. — The systematics and distribution of the Lophiid angler fishes : Revisions of the Genera *Lophiomus* and *Lophius*. — *Copeia*, (1) : 11-30.
- CHARUAU (A.), CONAN (G.) et MORIZUR (Y.), 1982. — Etude sur la pêche de langoustines de Mer Celtique. — Rapport Mimeo, ISTPM-CNEXO EPR-Bretagne : 71 p. + annexes.
- CONNOLLY (C.J.), 1920. — Histories of new food fishes : III, the angler. — *Bull. Biol. Bd. Canada*, **3** : 17 p.
- 1921. — On the development of the angler. — *Contr. Canad. Biol.*, **7** : 115-124.
- DU BUI (M.H.) et THONG (L.H.), 1921. — Quelques notes sur le filament pêcheur (*illicium*) des baudroies (*Lophius* spp.) débarquées à Concarneau. — *Trav. Labo. Biol. Halieutique, Univ. Rennes*, **5** : 45-52.
- DUPOUY (H.) et KERGOAT (B.), 1985. — Données sur la croissance de la baudroie blanche (*Lophius piscatorius*) des côtes françaises de l'Atlantique (Divisions CIEM VII et VIII). — I.C.E.S. Com. C.M. 1985/G : 36 : 22 p.
- FULTON (T.W.), 1902. — The distribution, growth and food of the angler (*Lophius piscatorius*). — *Ann. Rep. Fish. Board. Scot.*, **21** : 186-217.
- GUILLOU (A.) et NJOCK (J.C.), 1978. — Analyse des structures de la pêche dans les ports de la côte atlantique française de 1961 à 1975 et des incidences du chalutage sur les stocks des principales espèces concernées par cette activité dans les mers adjacentes. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **42** (1 et 2) : 17-164.
- KARLOVAC (J.) et KARLOVAC (O.), 1968. — *Lophius piscatorius* L. dans les eaux de la haute Adriatique, dans toutes les phases de sa vie. — *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **19** (3) : 537-540.
- KIMURA (D.K.), 1980. — Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve. — *Fish. Bull.*, **77** (4) : 765-776.
- KLER (V.O.), 1916. — Some data on age determination in fishes from bones. — *Vestnik Rybopromyshlennost*, **3**.
- LAND (C.E.), 1972. — An evaluation of approximate confidence interval estimation methods for lognormal means. — *Technometrics*, **14** (1).
- LAUREC (A.) et MESNIL (B.), 1985. — Analytical investigations of errors in mortality rates estimated from length distributions of catches. Document for the international conference of length-based fish stock assesment (Mazaro del Valo) : 51 p. + annexe.
- OLASO (I.) et PEREDA (P.), 1983. — The Angler-Fish (*Lophius piscatorius* and *L. budegassa*) in the European North Atlantic coast. — I.C.E.S. com., C.M. 1983/G : **51**, 13 p.
- SCHWARTZ (D.), 1963. — Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes. — Flammarion édit., Paris, (3^e éd.).
- SHADOTINIETS (E.J.), 1968. — Age determination of ocean tuna. — *Trudy vsesoyuznogo Nauch-Issledovatel'shogo Instituta Morskogo Rybnogo Khozyaistva i Oceanografii* **64** : 374-376.
- SNEDECOR (G.W.) et COCHRAN (W.G.), 1971. — Méthodes statistiques. — The Iowa state University Press. USA, (6^e édition).
- SOUPLET (A.) et DUFOUR (J.L.), 1983. — Développement des techniques de la lecture des otolithes en coupes fines. — *Rapp. Techn. ISTPM*, n° 5.
- TSIMENIDIS (N.CH.) et ONDRIAS (J.CH.), 1980. — Growth studies on the angler fishes *Lophius piscatorius* L. and *Lophius budegassa* Spinola 1807, in Greece waters. — *Thalassographica*, **3** (2) : 63-93.

ANNEXE
LOPHIUS PISCATORIUS

Age	MÂLES				FEMELLES			
	Lt théorique	Lt observé	Ecart type	nb mesures	Lt théorique	Lt observé	Ecart type	nb mesures
1,5	13,01	12,00	1,66	9	13,57	13,16	1,60	6
2,5	25,18	26,90	4,63	98	24,90	24,24	4,46	95
3,5	36,07	35,43	4,89	131	35,39	34,98	4,23	110
4,5	45,83	42,76	6,02	99	45,10	42,70	5,27	75
5,5	54,57	55,05	5,84	43	54,09	53,19	5,59	42
6,5	62,39	65,01	4,50	70	62,42	63,50	7,20	26
7,5	69,40	70,95	4,77	63	70,13	71,90	4,36	30
8,5	75,68	75,79	5,48	24	77,27	81,06	5,96	18
9,5	81,30	81,27	6,42	18	83,88	85,71	6,98	34
10,5	86,33	82,50	3,90	11	90,00	89,27	6,65	15
11,5	90,84	85,33	8,29	6	98,68	94,47	4,73	13
12,5	94,88	95,00	1,41	2	100,92	98,44	4,83	7
13,5					105,79	96,38	12,10	3

LOPHIUS BUDEGASSA

2,5	14,35	13,50	1,92	4	14,04	13,67	1,53	3
3,5	20,76	21,00	2,35	5	20,36	18,75	2,30	12
4,5	26,59	26,30	2,41	10	26,27	28,08	4,30	10
5,5	31,89	33,22	4,20	27	31,80	31,33	3,05	24
6,5	36,70	36,30	3,20	23	36,97	38,72	3,16	18
7,5	41,08	39,00	3,32	21	41,80	42,67	4,10	15
8,5	45,06	43,79	4,19	14	46,32	46,40	7,50	5
9,5	48,68	51,43	4,08	7	50,54	49,00	4,75	12
10,5	51,96	55,88	3,64	8	54,49	53,00	5,97	14
11,5	54,95	55,00	2,94	9	58,18	56,62	5,03	13
12,5	57,66	58,67	2,89	3	61,63	66,00	6,98	4
13,5	60,13	55,33	2,08	3	64,86	63,50	7,39	8
14,5	62,38	62,00	5,66	2	67,87	69,40	6,99	5
15,5					70,69	71,50	0,71	2

Données des lectures directes utilisées pour la détermination des paramètres de Von Bertalanffy. Les inférences statistiques sont calculées à partir de la méthode C (équation 3) d'ajustement (voir le texte p. 124).

Direct ageing data used for the determination of the Von Bertalanffy parameters : Statistical inferences were calculated using method C for minimisation (see text p. 124).

Lophius piscatorius				Lophius budegassa					
		L infini	K	to			L infini	K	to
♂	L infini	129,5	0,1103	0,540	♂	L infini	210,31	- 0,4547	- 7,268
	E.T.	(20,7)	(0,0305)	(0,284)		K	- 0,4547	0,00101	0,01741
						to	- 7,268	0,01741	0,3681
♀	L infini	166,6	0,0769	0,395	♀	L infini	371,16	- 0,3754	- 7,4208
	E.T.	(25,9)	(0,0189)	(0,238)		K	- 0,375	0,000384	0,007959
						to	- 7,420	0,007959	0,19955

Estimations des paramètres de Von Bertalanffy

Matrice de variances - covariances

LOPHIUS PISCATORIUS

CIEM VII — 1984 — Diamètre des anneaux d'hiver — CIEM VIII — 1984

FEMELLES

Age	ni	D ₁	D ₂	D ₃	D ₄	D ₅	D ₆	D ₇	D ₈
I	6	150.3 (30.6)							
II	4	155.0 (23.8)	277.5 (15.6)						
III	10	159.0 (18.4)	276.1* (28.7)	392.9* (48.2)					
IV	15	178.3 (30.6)	293.4 (31.7)	435.3 (37.8)	560.3* (47.3)				
V	11	170.6 (27.5)	303.2 (37.6)	465.1 (49.8)	637.3 (80.3)	731.3 (77.3)			
VI	10	182.1 (29.3)	309.5 (67.9)	467.6 (61.7)	638.4 (66.0)	898.9 (123.3)			
VII	8	155.2 (38.5)	270.3 (64.9)	416.9 (109.8)	580.7 (163.4)	731.1 (179.4)	863.1 (200.3)	977.4 (198.5)	
VIII	5	162.4 (36.8)	286.6 (72.1)	423.4 (92.2)	554.2 (116.7)	703.8 (147.1)	852.6 (156.4)	995.2 (189.3)	1 096.4 (232.2)
IX	8	160.9 (26.1)	338.5 (66.3)	497.0 (93.9)	657.0 (117.8)	833.2 (148.0)	900.0 (143.4)	1 077.0 (171.9)	1 180.0 (209.6)
X	10	167.2 (34.5)	312.1 (59.6)	436.2 (62.0)	575.8 (74.8)	746.0 (70.5)	897.6 (89.8)	1 034.7 (96.8)	1 139.1 (101.9)
n _j		87	81	77	67	52	41	31	23
x _j		166.7	297.9*	442.1	600.4	755.1	886.2	1 024.5	1 144.0
s _j		30.0	51.5	67.5	93.4	117.2	142.6	162.2	175.6

MÂLES

Age	ni	D ₁	D ₂	D ₃	D ₄	D ₅	D ₆	D ₇	D ₈
I	7	153.8 (32.7)							
II	5	162.6 (36.5)	311.6 (48.5)						
III	8	175.5 (25.1)	319.9 (32.3)	439.7 (38.3)					
IV	17	172.0 (31.3)	431.4 (52.5)	549.0* (73.5)					
V	13	164.4 (18.8)	441.0 (40.7)	553.1 (66.5)	657.1* (102.7)				
VI	10	165.9 (19.9)	474.4* (24.4)	622.8 (22.6)	753.8 (42.7)	867.0 (50.4)			
VII	19	154.8 (33.2)	337.5 (40.1)	463.4 (55.8)	601.8 (62.5)	750.7 (96.5)	861.8 (122.4)	1 015.1 (100.7)	
VIII	20	152.6 (19.3)	316.4 (40.9)	451.6 (68.5)	586.9 (80.0)	716.4 (118.2)	863.3 (150.1)	987.8 (189.7)	1 100.6 (498.5)
IX	15	147.3 (30.3)	329.7 (62.5)	452.6 (62.4)	608.7 (102.8)	770.3 (127.5)	926.7 (155.4)	1 063.7 (187.3)	1 134.3 (205.6)
X	8	157.9 (34.7)	332.6 (64.6)	488.3 (83.4)	639.9 (102.1)	792.2 (112.9)	949.1 (125.5)	1 091.9 (125.5)	1 173.2 (143.5)
n _j		122	115	110	102	85	72	62	43
x _j		159.7	320.1*	453.3	593.3	736.0	886.2	1 028.0	1 125.7
s _j		28.2	46.6	60.5	77.4	106.7	133.5	160.0	192.7

Age	ni	D ₁	D ₂	D ₃	D ₄	D ₅	D ₆	D ₇	D ₈
I	2	150.0 (8.5)							
II	20	162.8 (26.7)	282.0* (30.8)						
III	20	167.4 (30.0)	323.1 (49.2)	412.1* (48.8)					
IV	20	169.0 (20.7)	310.5 (39.6)	466.2 (63.7)	583.4 (72.3)				
V	20	163.5 (24.0)	314.5 (43.5)	460.5 (76.1)	591.8 (89.1)	723.9 (95.9)			
VI	6	175.8 (33.5)	311.0 (59.2)	498.5 (99.3)	619.7 (119.6)	786.0 (112.0)	892.7 (113.2)		
VII	4	166.8 (14.3)	296.8 (29.5)	444.3 (52.4)	585.7 (60.5)	720.7 (67.7)	861.3 (127.9)	956.8 (110.7)	
VIII	5	169.0 (48.2)	285.6 (52.4)	440.4 (69.7)	618.0 (82.3)	797.6 (134.2)	950.8 (158.4)	1 102.2 (157.8)	1 227.0 (148.2)
IX	3	180.3 (30.5)	325.7 (43.0)	495.3 (62.1)	652.7 (95.8)	818.7 (64.7)	973.3 (83.1)	1 059.3 (99.0)	1 179.7 (119.4)
X	3	185.5 (30.4)	333.3 (47.5)	467.0 (45.1)	623.0 (61.9)	758.3 (65.3)	924.7 (44.4)	1 073.3 (75.4)	1 213.3 (98.9)
n _j		103	101	81	61	41	21	15	11
x _j		167.2	307.5	452.3	598.1	751.1	916.6	1 049.1	1 210.4
s _j		27.2	42.9	66.3	84.5	98.6	120.2	123.3	121.2

Age	ni	D ₁	D ₂	D ₃	D ₄	D ₅	D ₆	D ₇	D ₈
I	2	149.5 (13.4)							
II	20	159.4 (21.3)	293.8* (29.3)						
III	20	164.7 (20.1)	311.4 (35.9)	423.2* (38.9)					
IV	20	168.0 (23.7)	321.3 (59.0)	465.6 (77.8)	563.6* (57.9)				
V	20	168.3 (26.8)	317.0 (51.9)	453.2 (81.0)	595.8 (88.3)	708.9 (86.5)			
VI	5	150.7 (31.0)	278.4 (56.7)	429.2 (65.5)	609.0 (83.9)	768.6 (104.7)	878.6 (104.1)		
VII	2	152.5 (21.9)	321.5 (85.6)	475.0 (85.0)	621.5 (67.6)	780.0 (88.1)	880.0 (78.1)	1 013.5 (116.7)	
VIII	3	156.7 (36.5)	292.7 (49.0)	442.7 (48.0)	653.0 (51.6)	774.3 (96.3)	907.5 (75.7)	1 150.0 (115.5)	1 240.3 (135.3)
IX	2	159.5 (47.3)	249.5 (48.0)	385.0 (36.8)	575.0 (63.6)	747.5 (35.4)	913.0 (55.2)	1 119.5 (60.3)	1 283.0 (110.3)
X	2	164.5 (27.8)	314.5 (31.8)	471.0 (18.4)	670.0 (28.3)	798.0 (87.7)	940.5 (56.6)	1 145.5 (99.7)	1 305.0 (125.9)
n _j		96	94	74	54	34	14	9	7
x _j		163.4	307.6	445.6	591.2	735.1	898.8	1 111.9	1 271.0
s _j		24.3	46.8	67.3	73.6	88.9	86.4	103.8	130.3

MÂLES

Age	ni	D ₁	D ₂	D ₃	D ₄	D ₅	D ₆	D ₇	D ₈	D ₉
III	5	41.8 (10.2)	96.6 (18.5)	150.8 (12.3)						
IV	3	55.7 (4.4)	109.7 (4.9)	167.0 (10.4)	211.0 (11.2)					
V	6	44.8 (10.6)	98.7 (19.1)	169.7 (21.1)	233.0 (21.3)	295.0 (28.4)				
VI	5	45.6 (4.4)	103.6 (8.3)	159.0 (5.6)	222.4 (7.5)	282.4 (8.2)	338.6 (25.7)			
VII	8	49.7 (7.9)	99.6 (19.7)	164.1 (30.5)	239.7 (33.4)	298.9 (35.4)	357.1 (34.4)	407.4 (37.5)		
VIII	6	48.0 (5.6)	99.2 (9.2)	161.8 (17.2)	228.2 (18.9)	298.4 (21.9)	374.7 (28.1)	424.2 (30.9)	475.7 (51.3)	
IX	4	46.6 (9.0)	94.5 (8.3)	159.0 (7.5)	234.5 (17.3)	321.5 (37.5)	380.3 (40.7)	427.3 (45.3)	468.9 (49.1)	511.5 (57.9)
X	5	46.0 (5.7)	104.8 (10.5)	166.2 (16.7)	244.0 (39.8)	320.4 (47.6)	383.0 (44.4)	411.2 (51.9)	472.8 (56.6)	514.3 (61.1)
	nj	42	42	42	37	34	28	23		9
	xj	47	100.6*	162.4	240.3	311.0	365.1	411.1	471.1	514.8
	sj	7.8	17.5	19.2	25.5	31.2	34.7	42.8	47.5	50.9

Age	ni	D ₁	D ₂	D ₃	D ₄	D ₅	D ₆	D ₇	D ₈	D ₉
II	3	48.7 (6.7)	121.7 (20.6)							
III	3	49.0 (18.5)	113.0 (28.6)	152.7 (15.0)						
IV	9	60.7 (6.9)	121.7 (11.9)	190.6 (16.2)	260.6 (27.8)					
V	23	56.4 (11.0)	104.0 (19.3)	169.4 (27.5)	241.4 (29.5)	303.0 (26.9)				
VI	14	49.6 (12.3)	99.8 (20.6)	163.9 (25.0)	231.4 (21.6)	292.2 (27.3)	342.5 (30.1)			
VII	6	46.5 (5.5)	97.3 (13.3)	164.1 (24.3)	229.2 (30.6)	297.7 (33.2)	358.3 (28.3)	416.7 (29.6)		
VIII	2	53.5 (16.3)	114.81 (37.5)	172.5 (37.5)	255.5 (62.9)	331.5 (72.8)	403.0 (83.4)	466.0 (106.0)	527.0 (145.7)	
IX	3	54.7 (10.3)	117.0 (9.2)	185.0 (21.6)	257.0 (33.5)	327.3 (42.5)	367.7 (53.8)	434.3 (49.9)	489.3 (55.9)	539.3 (59.7)
X	2	43.5 (5.0)	97.0 (4.3)	159.0 (11.3)	259.5 (14.8)	309.0 (12.7)	360.5 (24.7)	447.5 (16.3)	512.5 (12.0)	564.0 (21.7)
	nj	65	65	62	59	50	27	13	7	5
	xj	51.2	136.4	170.4	242.7	301.7	354.6*	433.1	506.6	549.2
	sj	10.3	18.2	24.6	28.6	30.2	36.4	48.1	82.1*	50.3

FEMELLES

Age	ni	D ₁	D ₂	D ₃	D ₄	D ₅	D ₆	D ₇	D ₈	D ₉
II	4	50.8 (13.6)	149.0 (24.4)							
III	3	53.3 (11.5)	143.3 (13.7)	170.7 (15.5)						
IV	11	52.1 (7.8)	105.3 (16.6)	178.3 (16.8)	242.0 (15.5)					
V	4	51.7 (6.1)	109.8 (14.5)	179.1 (28.1)	250.9 (38.7)	306.1 (28.1)				
VI	13	45.2 (8.8)	93.6 (14.6)	161.8 (24.5)	228.6 (30.0)	300.7 (31.7)	364.7 (36.1)			
VII	8	47.2 (5.6)	91.5 (9.2)	166.6 (17.2)	231.8 (24.1)	308.4 (38.0)	374.5 (34.3)	437.5 (44.5)		
VIII	3	58.3 (16.1)	119.0 (16.1)	192.3 (17.4)	256.7 (14.0)	320.3 (22.5)	389.0 (22.6)	466.7 (22.6)	504.3 (28.7)	534.4 (40.5)
IX	4	49.4 (10.7)	122.4 (16.0)	181.2 (17.1)	253.6 (19.5)	337.2 (31.5)	412.6 (35.7)	476.8 (41.6)	500.0 (38.7)	605.0 (40.5)
X	4	47.5 (4.8)	93.0 (13.6)	164.5 (18.1)	232.5 (19.8)	301.5 (17.3)	360.0 (13.6)	432.8 (14.8)	500.0 (17.8)	563.8 (19.6)
	nj	70	70	66	63	52	32	19	11	8
	xj	50.0	104.7	173.5	241.7	308.7	374.7*	447.2	513.7	584.4
	sj	8.8	14.0	23.2	27.3	30.0	32.9	31.8	29.8*	31.8

Age	ni	D ₁	D ₂	D ₃	D ₄	D ₅	D ₆	D ₇	D ₈	D ₉
III	9	48.3 (18.2)	100.3 (17.9)	156.9 (15.1)						
IV	2	56.0 (5.7)	113.9 (11.7)	179.5 (24.7)	231.5 (40.3)					
V	4	46.5 (10.6)	95.5 (10.1)	159.0 (20.4)	223.3 (36.2)	275.8 (37.5)				
VI	4	41.0 (5.0)	92.0 (8.3)	171.7 (16.4)	253.8 (21.5)	325.0 (31.1)	389.0 (32.1)			
VII	7	42.1 (7.9)	92.7 (16.8)	151.0 (12.7)	219.9 (16.0)	292.3 (12.8)	361.1 (17.5)	430.0 (12.7)		
VIII	3	45.0 (5.6)	97.3 (2.8)	161.7 (16.3)	219.7 (13.7)	285.3 (24.7)	352.0 (14.6)	416.7 (17.5)	472.7 (19.1)	
IX	6	42.1 (6.5)	90.2 (19.5)	149.5 (19.2)	220.7 (19.9)	284.0 (20.9)	352.0 (32.2)	407.3 (21.6)	461.8 (34.7)	511.0 (41.1)
X	5	49.1 (6.5)	100.8 (13.2)	154.1 (20.0)	230.0 (14.3)	275.8 (15.4)	368.1 (42.1)	437.5 (42.1)	474.4 (30.5)	511.0 (41.1)
	nj	40	40	40	31	29	25	21	14	11
	xj	47.6	95.9	157.6	238.2	290.5	361.1	437.5	468.0	511.0
	sj	7.5	9.2	16.3	26.0	33.4	37.3	35.9	49.6	41.2

CIEM VIII — 1984 — Diamètre des anneaux d'hiver — CIEM VIII — 1984

LOPHIUS BUDEGASSA

Taille moyenne et écart-type (μm) des diamètres des anneaux d'hiver des illiciums (D₁ à D₈) en fonction de l'âge des individus.

(n_j, x_j, s_j sont respectivement les effectifs, la moyenne pondérée et l'écart-type commun de la colonne. les astérisques indiquent des différences significatives au seuil de 5 % entre moyenne à l'âge et moyenne pondérée) - mâles : à gauche - femelles : à droite.

Mean length and standard deviation (μm) of winter-rings of illicium (D₁ to D₈) by age of individuals. (n_j, x_j, s_j are respectively the sample size, the weighted mean and the common standard deviation of each column. Asterisks indicate a significant difference at the 5 % level between a given mean size at age and the weighted mean of the column) - males : left - female : right.