

Université du Québec

Mémoire présenté à
L'Université du Québec à Trois-Rivières

comme exigence partielle
de la maîtrise en Sciences de l'environnement

par

Patrick Simard

Comparaison de la première saison de croissance entre
les deux groupes reproducteurs de maquereau bleu
(Scomber scombrus) du nord-ouest de l'Atlantique.

Mai 1991

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

RESUME

L'objectif général de la présente étude était de comparer la croissance des maquereaux bleus (Scomber scombrus) juvéniles (groupe 0) entre les deux groupes (i.e. groupes reproducteurs) du nord-ouest de l'Atlantique. Cette comparaison permettait ainsi vérifier si la différence attendue dans la croissance entre les deux groupes se reflète dans la microstructure des otolithes (sagittae), dans le but de déterminer s'il est possible de différencier les contingents sur la base de cette microstructure.

La courbe de croissance de Gompertz a procuré la meilleure description de la relation longueur-âge. L'âge a été déterminé par le décompte des incréments quotidiens des otolithes. Les paramètres de la courbe, pour les groupes nord et sud, étaient respectivement: 169,1 versus 192,5 mm pour la longueur asymptotique (L_{∞}), 0,047 versus 0,040 pour le taux de croissance instantané (k) à $t=t_0$, et 36,2 versus 39,7 jours pour le point d'inflexion de la courbe (t_0). En comparant ces deux courbes, il est ressorti que la croissance des groupes de maquereaux juvéniles n'était pas significativement différente. Les maquereaux juvéniles du groupe nord ne jouissent donc pas d'un taux de croissance plus élevé leur permettant d'atteindre une taille similaire à celle du groupe sud. La taille plus

grande des maquereaux du groupe sud à la fin de la première saison de croissance, résultant de la plus longue période de croissance, semble être la différence la plus marquée entre les groupes. Cependant, cette différence de taille ne se reflète pas de façon distinctive dans la microstructure des otolithes.

REMERCIEMENTS

J'aimerais remercier, en tout premier lieu, mes deux co-directeurs Martin Castonguay, du Ministère des Pêches et des Océans et Pierre Magnan, de l'Université du Québec à Trois-Rivières, pour leur disponibilité, leur ardeur scientifique contagieuse et leur collaboration sans laquelle la réalisation de ce mémoire aurait été impossible.

Je tiens à remercier le Ministère des Pêches et des Océans du Canada qui a supporté le projet financièrement (via les fonds de recherche de Martin Castonguay) et qui a fourni le support logistique nécessaire à la réalisation de ce projet.

J'aimerais aussi remercier Tom Morrissey, Ray Bowman et Fred Nichy du National Marine Fisheries Service, Woods Hole, U.S.A., pour leur précieuse coopération lors de l'échantillonnage des maquereaux juvéniles du contingent sud. Je veux également remercier Denis D'Amours pour nous avoir donné accès à ses données et pour son aide avec l'ajustement des modèles non-linéaires, et Pierre Gagnon pour sa précieuse aide tout au long de l'analyse des données de cette étude.

Enfin, un merci spécial à Barbara Hoare pour son assistance lors d'une des sessions d'échantillonnage, mais surtout pour l'attention qu'elle a portée à mon égard au cours de cette étude.

TABLE DES MATIERES

RESUME	ii
REMERCIEMENTS	iv
TABLE DES MATIERES	v
LISTE DES FIGURES	vii
LISTE DES TABLEAUX	ix
INTRODUCTION	1
PROBLEMATIQUE	1
REVUE DE LITTERATURE	4
HYPOTHESE ET OBJECTIFS	10
MATERIEL ET METHODES	11
Collecte des échantillons	11
Etude du rétrécissement corporel et facteurs de conversion pour les différentes longueurs utilisées	12
Examen des microstructures d'otolithes	14
Analyses statistiques et modélisation	16

RESULTATS	18
Etude du rétrécissement corporel et facteur de conversion pour les différentes longueurs utilisées	18
Microstructure	20
Relation entre la longueur à la fourche du poisson et le rayon total de l'otolithe.	21
Dates d'éclosion et de ponte	25
Courbes de croissance	25
Choix du modèle	27
Comparaison de la croissance entre les groupes.	34
DISCUSSION	37
BIBLIOGRAPHIE	50

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Comparaison des décomptes d'incréments quotidiens entre les deux groupes de lecteurs.	22
Figure 2: Relation entre la longueur à la fourche des poissons et le rayon total de l'otolithe a)pour le groupe nord et b)pour le groupe sud.	24
Figure 3: Distribution des dates d'éclosion des maquereaux bleus a) du groupe nord et b) du groupe sud.	26
Figure 4: Relation entre la longueur à la fourche et l'âge des poissons du groupe nord pour l'année 1988 et 1989.	28
Figure 5: Modèle logistique ajusté aux données de longueur à l'âge des maquereaux juvéniles (0-an) du groupe nord: a) courbe de croissance et équation, b) distribution des résidus.	30
Figure 6: Modèle logistique ajusté aux données de longueur à l'âge des maquereaux juvéniles (0-an) du groupe sud: a) courbe de croissance et équation, b) distribution des résidus.	31

Figure 7: Modèle de Gompertz ajusté aux données de longueur à l'âge des maquereaux juvéniles (0-an) du groupe nord: a) courbe de croissance et équation, b) distribution des résidus.	32
--	----

Figure 8: Modèle de Gompertz ajusté aux données de longueur à l'âge des maquereaux juvéniles (0-an) du groupe sud: a) courbe de croissance et équation, b) distribution des résidus.	35
---	----

Figure 9: Courbe de croissance du modèle de Gompertz pour le groupe nord et le groupe sud.	38
---	----

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Facteurs de correction pour la préservation. .	19
Tableau 2: Rayon moyen (± 1 E.T.) du noyau et au 20ième incrément des otolithes des groupes nord et sud. Les moyennes des rayons sont significativement différentes (test de t, $p < 0.01$) entre les deux groupes.	23
Tableau 3: Coefficients de détermination (r^2) des modèles de Gompertz, logistique et von Bertalanffy ajustés aux données de longueur à l'âge des groupes nord et sud.	29
Tableau 4: Estimations et intervalles de confiance à 95% des paramètres des modèles de Gompertz, logistique et von Bertalanffy ajustés aux données de longueur à l'âge des groupes nord et sud.	33
Tableau 5: Taux de croissance moyens calculés sur des intervalles de 10 jours entre l'âge 10 jours et 90 jours pour les groupes nord et sud.	36

INTRODUCTION

PROBLEMATIQUE

Dans son étude du maquereau bleu (Scomber scombrus) du nord-ouest de l'Atlantique, Sette (1950) a remarqué différents patrons de migrations printanières, des aires estivales différentes ainsi que des routes de retour différentes à l'automne. Sette (1950) en a conclu à l'existence de deux groupes reproducteurs de maquereau dans le nord-ouest de l'Atlantique; un contingent nord, qui fraie de la mi-juin à la mi-juillet dans le golfe du Saint-Laurent et un contingent sud, qui fraie en avril et en mai sur le plateau continental entre Cape Cod (Massachusetts) et Cape Hatteras (Caroline du nord). Le terme "contingent" a été choisi par Sette (1950) pour nommer ces deux groupes reproducteurs afin d'éviter l'utilisation de termes tels que stocks, races ou sous-espèces qui ont des connotations techniques particulières. Dans le présent ouvrage le terme "groupe" sera utilisé comme équivalent du terme "contingent" de Sette (1950).

Plusieurs travaux ont tenté de préciser le statut des deux groupes. MacKay et Garside (1969) ont effectué des analyses méristiques du maquereau tandis que Isakov (1976) a comparé la faune parasitaire des deux groupes. La variabilité génétique à six loci polymorphiques a également été étudiée (Maguire et al.

1987). Grégoire et Castonguay (1989) ont aussi effectué une étude morphométrique des otolithes du maquereau. De plus nous avons réalisé une étude comparative de la forme des otolithes entre les groupes nord et sud de maquereaux (Castonguay et al. 1991). Tous les résultats de ces travaux indiquent qu'il y a peu ou pas de différences phénotypiques ou génotypiques entre les deux groupes.

Un flux génétique de 4% serait suffisant pour homogénéiser les pools génétiques de deux groupes de poissons (Graves et Dizon 1989). Dans le contexte de la génétique des populations, les deux groupes ne formeraient qu'une seule population. Cependant, du point de vue exploitation par les pêches, les deux groupes peuvent être suffisamment distincts pour mériter une gestion séparée (Graves et Dizon 1989). Ainsi, malgré qu'il y ait probablement homogénéité génétique, il pourrait néanmoins être préférable de considérer les deux groupes de maquereau comme deux unités de gestion séparées pour prévenir, par exemple, la surexploitation de l'un des groupes.

Bien que l'on reconnaisse l'existence de deux groupes, le maquereau bleu du nord-ouest de l'Atlantique est présentement géré comme un seul stock. Cette approche de gestion est la seule possible car les deux groupes hivernent dans la même région (côte est des Etats-Unis) où ils sont soumis à une importante pêche pour laquelle il est actuellement impossible d'identifier l'origine des captures. Le développement d'une

méthode de discrimination entre les deux groupes permettrait d'envisager une approche de gestion différente du maquereau du nord-ouest de l'Atlantique qui tiendrait compte du groupe d'origine des poissons provenant de la pêche hivernale.

En dépit de l'absence probable de différences génétiques entre les deux groupes de maquereaux, ces groupes connaissent une première saison de croissance différente. En effet, bien que les oeufs de maquereaux du groupe sud soient pondus environ deux mois plus tôt que ceux des maquereaux du groupe nord, les maquereaux du groupe nord atteignent presque la taille de ceux du sud après la première saison de croissance (MacKay 1979; Grégoire et Castonguay 1989). Ceci semble indiquer que les maquereaux du nord jouissent d'un taux de croissance plus élevé. Cette différence de taux de croissance se reflète probablement dans la microstructure des otolithes. La périodicité de la formation des incréments des otolithes (sagittae) de maquereaux a été étudiée expérimentalement et s'est révélée être sur une base quotidienne (Migoya 1989; D'Amours et al. 1990). Il nous apparaît donc possible d'identifier le lieu de naissance des maquereaux bleus du nord-ouest de l'Atlantique à partir de la microstructure de leurs otolithes.

REVUE DE LITTERATURE

La déposition quotidienne des incréments de croissance des otolithes chez les poissons a été mise en évidence pour la première fois par Pannella (1971). Cette découverte représente le développement récent le plus significatif dans l'étude des phénomènes de croissance chez les poissons car elle a permis d'étudier l'âge et la croissance à l'échelle quotidienne.

Plusieurs travaux ont fait suite à ceux de Pannella (1971) afin d'étudier plus en détail les incréments quotidiens d'un otolithe. On a cherché à comprendre les mécanismes de formation, la structure moléculaire et la composition chimique des incréments ainsi que les phénomènes régulateurs de leur déposition (voir la revue de Campana et Neilson 1985). Brothers et al. (1976) ont été les premiers à appliquer la technique de détermination de l'âge basée sur la microstructure des otolithes à des larves de poisson. Par la suite, d'autres auteurs ont appliqué cette technique à diverses espèces de poisson autant marines que d'eau douce provenant des régions polaires jusqu'aux régions tropicales (e.g. Kendall et al. 1987; Ralston et Williams 1988; Fowler 1989; Thorrold et Williams 1989; Campana et Hurley 1989 et voir aussi la revue de Jones 1986).

L'application de la technique de détermination de l'âge basée sur la microstructure des otolithes nécessite la

validation de la périodicité de formation des incréments (Campana et Neilson 1985). Cependant, dans le cas de certaines espèces, celle-ci s'avère impossible (e.g. Castonguay 1987). Dans de tels cas, l'interprétation des résultats doit absolument tenir compte de cette incertitude dans le taux de déposition des incréments pour éviter des erreurs d'interprétation sur la biologie de l'espèce étudiée (Beamish et McFarlane 1983). Idéalement, une compréhension complète du processus de déposition des incréments sur les otolithes de l'espèce à l'étude serait nécessaire. Cependant, d'importantes contraintes telles que l'élevage de larves en laboratoire avec manipulation des conditions de croissance, qui résulteraient en l'analyse d'un grand nombre d'otolithes, limitent la réalisation d'une validation complète. La plupart des études sont basées sur des méthodes de validation dites alternatives, telles que l'élevage de larves, de l'oeuf à la métamorphose, sans manipulation des conditions de croissance et l'estimation de la date d'éclosion (revue de Geffen 1987). Dans plusieurs cas, il ne faut pas oublier que même si le processus de déposition a été validé, l'on doit assumer que la déposition des incréments chez les larves élevées en laboratoire est la même que pour les larves en milieu naturel (voir Jones 1986).

Laurs et al. (1985) ont étudié la fréquence de déposition des incréments dans les otolithes du germon (Thunnus alalunga) en milieu naturel. Plusieurs spécimens de cette espèce ont été marqués par injection de tétracycline (marqueur fluorescent) et

par la suite étiquetés et relâchés en mer. L'analyse des otolithes des poissons qui ont été recapturés démontre que la déposition des incréments est quotidienne bien que cette espèce migre des eaux subtropicales aux eaux subarctiques. Victor (1982) a également démontré que le taux de déposition des incréments en milieu naturel pour deux espèces communes des récifs coralliens (Thalassoma bifasciatum et Halichoeres bivittatus) était quotidien. On peut présumer que généralement la validation en laboratoire du taux de déposition des incréments reflète bien celui existant en milieu naturel.

La périodicité de la formation des incréments des otolithes (sagittae) a été validée pour le maquereau bleu du nord-ouest de l'Atlantique. Deux expériences de validation en laboratoire ont été effectuées pour cette espèce. Premièrement, Migoya (1989) a fait éclore en laboratoire, à trois températures (13, 15, et 18 °C), des oeufs de maquereau et a suivi la croissance des larves jusqu'à 13 à 21 jours après l'éclosion. Elle a démontré que la déposition du premier incrément se faisait soit le jour de l'éclosion ou le lendemain, que les incréments étaient déposés de façon quotidienne, et que la température n'influçait pas le taux de déposition. De plus, D'Amours et al.(1990) ont effectué une expérience de validation chez les juvéniles de maquereau en gardant en captivité des juvéniles et en marquant leurs otolithes à l'aide d'une substance fluorescente. L'analyse des

otolithes a démontré que les incréments étaient également déposés de façon quotidienne.

La capacité de déterminer l'âge de poissons de stades larvaire et juvénile de façon précise permet d'obtenir des estimations de croissance et de mortalité plus précises et de discerner les effets des variables environnementales sur la première année de vie des poissons (Jones 1986). La croissance a été le phénomène auquel on a porté le plus d'attention et elle a été étudiée à des fins diverses. Plusieurs études ont décrit la croissance en milieu naturel des stades adulte, juvénile et larvaire de différentes espèces de poisson (e.g. Bolz et Lough 1988; Warlen 1988; Nishimura et Yamada 1988; Watanabe et al. 1988; D'Amours et al. 1990). D'autres ont étudié les effets de différents facteurs biotiques et abiotiques sur la croissance des poissons (Volk et al. 1984; Geen et al. 1985; Crecco et Savoy 1985; Al-Hossaini et Pitcher 1988) et ont mis en relation la température de l'eau et la croissance de larves (Methot et Kramer 1979; Campana et Neilson 1985).

La croissance a également été utilisée pour comparer différentes espèces et différentes populations d'une même espèce. Watanabe et al. (1988) ont comparé le taux de croissance du balaou du Japon (Cololabis saira) du nord-est et du nord-ouest de l'océan Pacifique. Warlen (1988) a comparé les courbes de croissance du menhaden écailleux (Brevoortia

patronus) provenant de trois sites différents dans le golfe du Mexique et il a comparé les courbes de croissance des larves qui éclosent tôt en saison avec celles qui éclosent plus tard dans la même saison sur deux années consécutives. Il en a conclu que la croissance du menhaden écailleux varie de façon spatiale et temporelle dans le golfe du Mexique. Les larves de hareng Atlantique (Clupea harengus harengus) qui éclosent en début de saison sont caractérisées par une croissance plus rapide que celle des larves écloses plus tard dans la saison (Jones 1985). Nishimura et Yamada (1988) ont trouvé des différences géographiques dans les courbes de croissance de la morue du Pacifique (Theragra chalcogramma). Sachant que la croissance des poissons varie en fonction de la quantité et de la qualité de nourriture présente dans le milieu, quelques auteurs ont associé les différences géographiques de croissance et les variations de croissance à l'intérieur de la même saison aux cycles de production primaire et secondaire des milieux (Jones 1985; Nøjse et al. 1987; Watanabe et al. 1988).

Plusieurs courbes de croissance permettent de modéliser la croissance des poissons (revue de Moreau 1987). Les courbes logistique, de Gompertz et de von Bertalanffy sont les plus couramment utilisées. La courbe de Gompertz a une forme en S avec une asymptote inférieure et supérieure et un point d'inflexion, mais les deux moitiés de la courbe ne sont pas antisymétriques. La courbe logistique a une forme sigmoïde avec une asymptote supérieure et un point d'inflexion. Les

deux moitiés de cette courbe sont antisymétriques. La courbe de von Bertalanffy a une asymptote supérieure mais n'a pas de point d'inflexion. Dans de récentes études, la courbe de von Bertalanffy a été utilisée pour décrire la croissance des stades adulte (e.g. Kilambi 1986; Thorogood 1987; Fable et al. 1987; Galloway et Kilambi 1988; Velasco et al. 1990), larvaire et juvénile de différentes espèces de poissons (e.g. Jones 1985; Hales 1987; Bolz et Lough 1988), tandis que les courbes logistique et Gompertz ont été utilisées surtout pour décrire la croissance des stades larvaire et juvénile à cause de la présence d'un point d'inflexion dans leur croissance (e.g. Weatherley 1987; Nishimura et Yamada 1988; Wespestad et Moksness 1990; D'Amours et al. 1990).

Différentes approches statistiques ont été utilisées pour comparer des courbes de croissance. Warlen (1988) a comparé deux courbes de Gompertz en considérant les paramètres des courbes comme étant des variables indépendantes dans une analyse de variance multivariée (MANOVA). Kappenman (1981) suggère une approche analytique des données, utilisant des paires de données âge-longueur pour des échantillons de poissons de chacune des deux populations, pour comparer les différentes courbes de croissance. Cerrato (1990) a démontré par simulation que, parmi les différents tests statistiques utilisés pour comparer les paramètres de von Bertalanffy (test de t , rapport de vraisemblance, chi-carré à une variable et T^2), la méthode du rapport de vraisemblance est l'épreuve la

plus adéquate. Selon Cerrato (1990), la méthode du rapport de vraisemblance est aussi la méthode la plus adéquate pour comparer des courbes de Gompertz (Cerrato, comm. pers.).

HYPOTHESE ET OBJECTIFS

L'hypothèse de la présente étude est que la différence attendue dans le taux de croissance des poissons entre les deux groupes se reflète dans la microstructure de leurs otolithes. Les objectifs spécifiques découlant de cette hypothèse sont: (1) de comparer la croissance des juvéniles d'âge 0 des deux groupes à l'aide d'un modèle de croissance optimal (paramètres comparés: taux de croissance, période de croissance maximale) entre les deux groupes reproducteurs de maquereaux bleus et de tenter de relier cette croissance aux cycles de production planctonique des deux aires de fraie; (2) de développer une méthode basée sur la microstructure des otolithes pour tenter de reconnaître avec exactitude le lieu de naissance du maquereau. Plusieurs applications pourraient être envisagées avec un tel outil. Il deviendrait ainsi possible d'évaluer le degré de retour au gîte (angl.:homing) et de mélange des deux groupes en hiver et l'impact de la pêche hivernale sur chacun des groupes.

MATERIEL ET METHODES

Collecte des échantillons

Les maquereaux juvéniles du groupe sud, de taille supérieure à 85 mm, ont été capturés entre le 15 juillet et le 15 août 1989 à l'aide d'une seine de plage, de filets maillants, d'un épervier et à la ligne, dans la région de Cape Cod, Massachusetts. Les données des maquereaux du groupe sud de taille inférieure à 85 mm, incluant les larves, nous ont été fournies par le Dr. Arthur W. Kendall (National Marine Fisheries Service, Seattle, USA). Les larves ont été capturées en juin 1978, entre Cape Cod, Massachusetts, et Cape Hatteras, Caroline du Nord, avec des filets bongos. Les maquereaux juvéniles de taille inférieure à 85 mm ont été capturés au New Jersey, en juillet 1978, avec une seine de plage (voir Kendall et Gordon (1981) pour plus de détails sur la capture de ces maquereaux). Les maquereaux juvéniles de taille supérieure à 85 mm ont été préservés par congélation ou dans l'éthanol anhydre, les deux méthodes de préservation les plus sécuritaires afin de prévenir la dégradation ou la dissolution des otolithes (Brothers 1987). L'éthanol a été changé dès le retour au laboratoire, soit deux à sept jours plus tard. Les maquereaux de stades larvaire et juvénile (i.e. de taille inférieure à 85 mm) ont été préservés dans l'éthanol 95 %.

Les maquereaux de stade larvaire et juvénile du groupe nord ont été capturés dans le golfe du Saint-Laurent près de Shippagan, N. B., en juillet et août 1988 et en août 1989. D'autres maquereaux juvéniles ont été capturés dans la baie Saint-Georges, N. E., de 1977 à 1980. Les maquereaux juvéniles ont été capturés à l'aide d'une seine de plage, de filets maillants, de trappes et à la ligne. Les larves ont été capturées avec un filet à plancton standard (500 μm) (voir D'Amours et al. (1990) pour plus de détails sur la capture des spécimens du groupe nord). Les spécimens capturés à Shippagan ont été préservés dans l'éthanol anhydre tandis que pour ceux capturés à la baie Saint-Georges, les otolithes ont été extraits des poissons frais puis gardés à sec jusqu'à ce qu'ils soient montés.

Etude du rétrécissement corporel et facteurs de conversion pour les différentes longueurs utilisées

Afin de tenir compte du rétrécissement des poissons juvéniles causé par la congélation et l'éthanol, 68 poissons, parmi ceux capturés à Cape Cod en 1989, ont été mesurés (longueur à la fourche et totale) et pesés à l'état frais. Trente-cinq de ces poissons ont été préservés par congélation à $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ et les 33 autres ont été préservés dans l'éthanol anhydre pendant quatre à cinq mois. Juste avant l'extraction des otolithes, ces mêmes poissons ont été mesurés et pesés à nouveau, nous permettant ainsi de calculer des facteurs de

correction pour chacune des méthodes de préservation dans le but de transformer les dimensions des poissons préservés en dimensions de poissons frais. Pour le groupe sud, étant donné que la mesure disponible pour les juvéniles de taille inférieure à 85 mm est la longueur standard (i.e. de la tête à la fin de la notochorde) préservée, un facteur de correction a été calculé pour convertir la longueur standard préservée en longueur à la fourche préservée. Ce facteur a été obtenu à partir des mesures prises sur 35 spécimens du groupe nord de taille inférieure à 85 mm et préservés dans l'éthanol.

Pour l'étude du rétrécissement larvaire, 26 larves du groupe nord ont été photographiées à l'état frais puis préservées dans l'éthanol pendant deux mois. Au moment de l'extraction des otolithes, les larves ont été photographiées de nouveau. Leurs longueurs standard et totale avant et après préservation ont été mesurées à partir des photographies avec un analyseur d'image OPRS de Biosonics (Version 1.10). En plus du facteur de correction pour la préservation, nous avons dû calculer, à partir de 26 larves du groupe nord capturées à l'été 1990, un facteur pour convertir la longueur standard préservée des larves en longueur totale avant la préservation, car la seule information disponible sur la taille des larves du groupe sud est la longueur standard préservée. Chez les larves de maquereau la nageoire caudale est arrondie sans présenter de fourche. A proprement parler on ne peut donc pas se référer à la longueur à la fourche chez les larves bien que l'on puisse

considérer que la longueur à la fourche et la longueur totale soient équivalentes dans ce cas.

Examen des microstructures d'otolithes

L'extraction, la préparation et l'examen des otolithes ont été réalisés selon la procédure suggérée par Campana et Neilson (1985). Cette procédure a précédemment été appliquée avec succès pour l'examen de la microstructure des otolithes de maquereaux larvaires (Migoya 1989) et juvéniles (D'Amours et al. 1990). Les sagittae, otolithes utilisés pour la détermination de l'âge, ont été extraits après quatre à cinq mois dans l'éthanol ou de congélation pour les poissons du groupe sud et après 2 à 3 mois dans l'éthanol pour ceux du groupe nord. Les sagittae ont ensuite été nettoyés et fixés sur des lames de microscope avec de la colle instantanée "Krazy Glue", côté convexe de l'otolithe face à la lame. Les otolithes droit et gauche ont été montés sur des lames différentes.

Préalablement au décompte des incréments quotidiens, les otolithes ont été polis avec du papier à poncer fin (3 et 30 μm) sur un seul côté. Les otolithes ont ensuite été observés à l'aide d'un microscope relié à un analyseur d'image OPRS de Biosonics. La partie centrale de l'otolithe a été lue à un grossissement de 1000x avec de l'huile à immersion, le reste a été lu à 250x. Chaque otolithe a été lu par deux personnes. Lorsqu'il y avait désaccord après la première lecture

l'otolithe était relu par les deux lecteurs. Le nombre de lectures dépassait rarement 3. Le décompte a été fait sur l'axe le plus court, selon D'Amours et al. (1990). La présence d'incréments sous-quotidiens, moins épais et moins distincts visuellement que les incréments quotidiens (Campana et Neilson 1985), a été notée. Ceux-ci n'ont pas été inclus dans le décompte. Outre le nombre d'incréments quotidiens, les mesures suivantes ont été prises: le rayon du noyau, le rayon au 20ième incrément (pour comparer la croissance initiale entre les groupes), et le rayon total de l'otolithe dans l'axe de lecture.

Pour 13 spécimens du groupe sud, le décompte des incréments quotidiens a été fait pour l'otolithe droit et gauche. Pour tous les autres spécimens seul l'otolithe qui, après préparation, montrait une microstructure plus claire a été lu. Trois décomptes indépendants des incréments quotidiens ont été effectués pour 25 otolithes du groupe sud afin de pouvoir évaluer la variabilité entre les décomptes.

Les otolithes du groupe nord et sud ont été lus par deux groupes de deux lecteurs différents. Une lecture comparative de 27 otolithes a donc été effectuée dans le but de vérifier la concordance des décomptes entre les deux groupes de lecteurs.

Analyses statistiques et modélisation

Afin de réaliser une comparaison adéquate de la croissance entre les deux groupes, nous avons évalué trois effets pouvant introduire un biais dans cette comparaison. Ces effets étaient (1) l'effet de la position bilatérale de l'otolithe (gauche ou droit) sur la détermination de l'âge, (2) l'effet d'année (comparaison de la relation longueur-âge entre différentes années) et (3) l'effet du lecteur. Nous avons aussi déterminé si la relation entre la croissance de l'otolithe et la croissance somatique était semblable pour les deux groupes. Pour la comparaison de la relation longueur-âge entre différentes années et de la relation longueur à la fourche-rayon total de l'otolithe entre les deux groupes, les variances des résidus étaient homogènes. Pour toutes les autres comparaisons, l'homogénéité des variances était respectée (F_{\max} , $p > 0.05$). Les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel SAS (Statistical Analysis System, SAS Institute Inc. 1987).

Des courbes de Gompertz, logistique et de von Bertalanffy (voir Ricker 1979: p. 705) ont été ajustées aux données de longueur à l'âge de chacun des groupes à l'aide de la procédure de régression non-linéaire (NLIN) de SAS avec l'option Marquardt. Seuls les poissons âgés de moins de 90 jours ont été utilisés dans la modélisation afin d'uniformiser

l'étendue d'âge entre les deux groupes. Les équations des trois courbes peuvent être représentées de la façon suivante:

Courbe de Gompertz:

$$(1) \quad dL/dt = kL (\log_e L_\infty - \log_e L) \quad \text{forme différentielle}$$

$$(2) \quad L_t = L_\infty e^{-e^{-k(t-t_0)}} \quad \text{forme intégrale}$$

Courbe logistique:

$$(3) \quad dL/dt = kL/L_\infty (L_\infty - L) \quad \text{forme différentielle}$$

$$(4) \quad L_t = L_\infty (1 + e^{-k(t-t_0)})^{-1} \quad \text{forme intégrale}$$

Courbe von Bertalanffy:

$$(5) \quad dL/dt = k(L_\infty - L) \quad \text{forme différentielle}$$

$$(6) \quad L_t = L_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)}) \quad \text{forme intégrale}$$

où L_t est la longueur à la fourche (en mm) à l'âge t (en jours), L_∞ est la longueur à la fourche asymptotique (i.e. à la fin de la saison de croissance, en mm), k est le taux de croissance instantané lorsque $t=t_0$ pour l'équation (2) et lorsque $L_t=0$ pour l'équation (4), et t_0 est l'abscisse du point d'inflexion de la courbe (âge de croissance maximale) pour les équations (2) et (4) et représente l'âge lorsque la courbe de croissance croise l'axe des x pour l'équation (6). Un facteur

de pondération égal à l'inverse de l'âge a été introduit dans l'analyse des moindres carrés afin d'homogénéiser la variance (Box et al. 1978). Le modèle qui explique la plus grande proportion de la variance de la longueur à la fourche (i.e. qui présente le plus grand r^2) tout en présentant une dispersion adéquate des résidus fut celui retenu.

Les paramètres des courbes de chacun des groupes ont été comparés entre eux par l'observation du chevauchement des intervalles de confiances à 95%. Les courbes de croissance ont été comparées statistiquement entre les groupes avec la méthode du rapport de vraisemblance, tel que proposé par Cerrato (1990).

RESULTATS

Etude du rétrécissement corporel et facteur de conversion pour les différentes longueurs utilisées

La préservation dans l'éthanol et par congélation des maquereaux juvéniles a causé un rétrécissement moyen de 2,4% et de 3,6% de la longueur à la fourche, respectivement, pour la période de 4 à 5 mois de préservation. Une correction de +2,4% pour les poissons préservés dans l'éthanol et de +3,7% pour ceux préservés par congélation a été utilisée pour tenir compte de l'effet du rétrécissement sur la longueur à la fourche (Tableau 1). Le pourcentage de correction correspond au

Tableau 1: Facteurs de correction pour la préservation. L représente la longueur moyenne (± 1 E.T.) à la fourche pour les maquereaux juvéniles et la longueur moyenne (± 1 E.T.) totale pour les larves.

préservation	stade	long. frai. (mm) <u>L</u>	long. préser. (mm) <u>L</u>	% de perte	facteur de correction	n
éthanol	juvénile	126 \pm 13,5	123 \pm 12,8	2,4	1,024	33
congélation	juvénile	111 \pm 11,7	107 \pm 11,4	3,6	1,037	35
éthanol	larvaire	5,2 \pm 0,94	4,9 \pm 0,91	5,8	1,061	26

pourcentage qu'il faut additionner à la longueur préservée pour obtenir la longueur fraîche. Une correction de +3,4% (% de différence=3,3, n=35) a été appliquée aux juvéniles du groupe sud de taille inférieure à 85 mm, pour convertir la longueur standard préservée en longueur à la fourche préservée avant de corriger pour le rétrécissement dû à la préservation.

Chez les larves, la préservation dans l'éthanol a causé un rétrécissement de 5,8% de la longueur totale fraîche (Tableau 1). Pour les larves du groupe sud, une correction de +13,0% (% de différence=11,5, n=26) a permis de convertir la longueur standard préservée en longueur totale fraîche.

Microstructure

L'examen de la microstructure des sagittae droit et gauche de 13 poissons a permis de déterminer que l'effet de la position bilatérale de l'otolithe sur le décompte des incréments quotidiens n'était pas significatif (ANOVA, $p > 0,1$). Par conséquent, l'otolithe droit ou gauche peut être utilisé pour déterminer l'âge du poisson.

Un coefficient de variation de 3.78% a été observé entre les différents décomptes d'incrément quotidiens d'un même otolithe lu par les mêmes lecteurs. La comparaison des décomptes d'incrément quotidiens entre les deux groupes de lecteurs a permis d'observer que le groupe de lecteurs des

otolithes du groupe nord avait des décomptes plus élevés que celui du groupe sud. Une différence systématique de 5,8% dans la détermination de l'âge a été détectée entre les deux groupes de lecteurs (Figure 1). L'âge des poissons du groupe sud a donc été corrigé par un facteur de 1,061.

La moyenne des rayons du noyau des otolithes était significativement plus élevée pour le groupe nord (test de t, $p < 0,01$; Tableau 2) et la moyenne des rayons au 20ième incrément des otolithes était significativement plus élevée pour le groupe sud (test de t, $p < 0,001$; Tableau 2). Pour ces deux comparaisons il y a un fort recouvrement des valeurs entre les groupes.

Relation entre la longueur à la fourche du poisson et le rayon total de l'otolithe.

La relation entre la longueur à la fourche des maquereaux juvéniles et le rayon total de leur otolithe, pour chacun des groupes, est présentée à la Figure 2. Aucune différence significative n'a été détectée entre les droites décrivant la relation de chacun des groupes (test d'homogénéité des pentes, $p > 0,05$; analyse de covariance, $p > 0,1$).

FIGURE 1

Comparaison des décomptes d'incréments quotidiens entre les deux groupes de lecteurs.

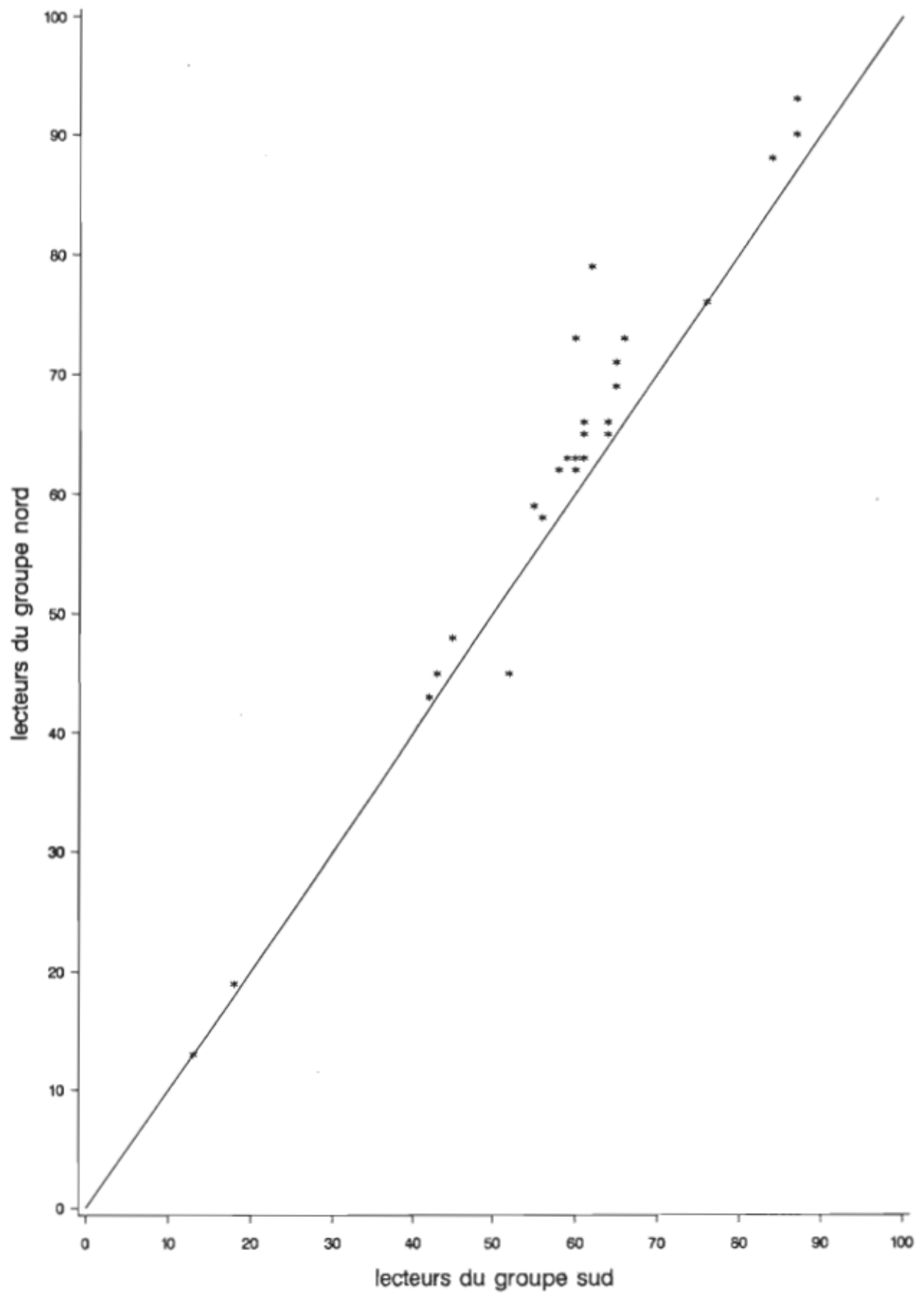


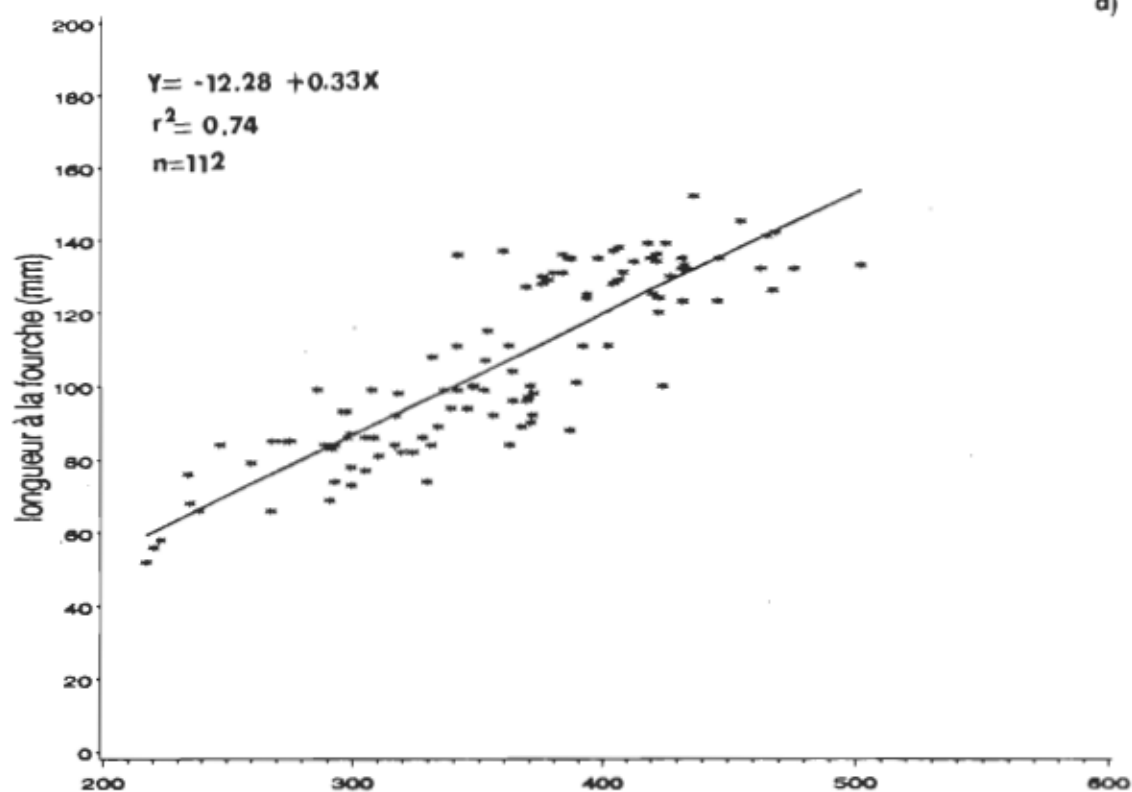
Tableau 2: Rayon moyen (± 1 E.T.) du noyau et au 20ième incrément des otolithes des groupes nord et sud. Les moyennes des rayons sont significativement différentes (test de t, $p < 0,01$) entre les deux groupes.

	NORD			SUD		
	rayon moyen (μm)	étendue	n	rayon moyen (μm)	étendue	n
noyau	8,2 $\pm 0,7$	7,0-10,0	30	7,7 $\pm 0,79$	5,0-9,4	156
20e incrément	68,1 $\pm 13,9$	39,7-96,9	112	80,2 $\pm 15,1$	38,8-116,1	121

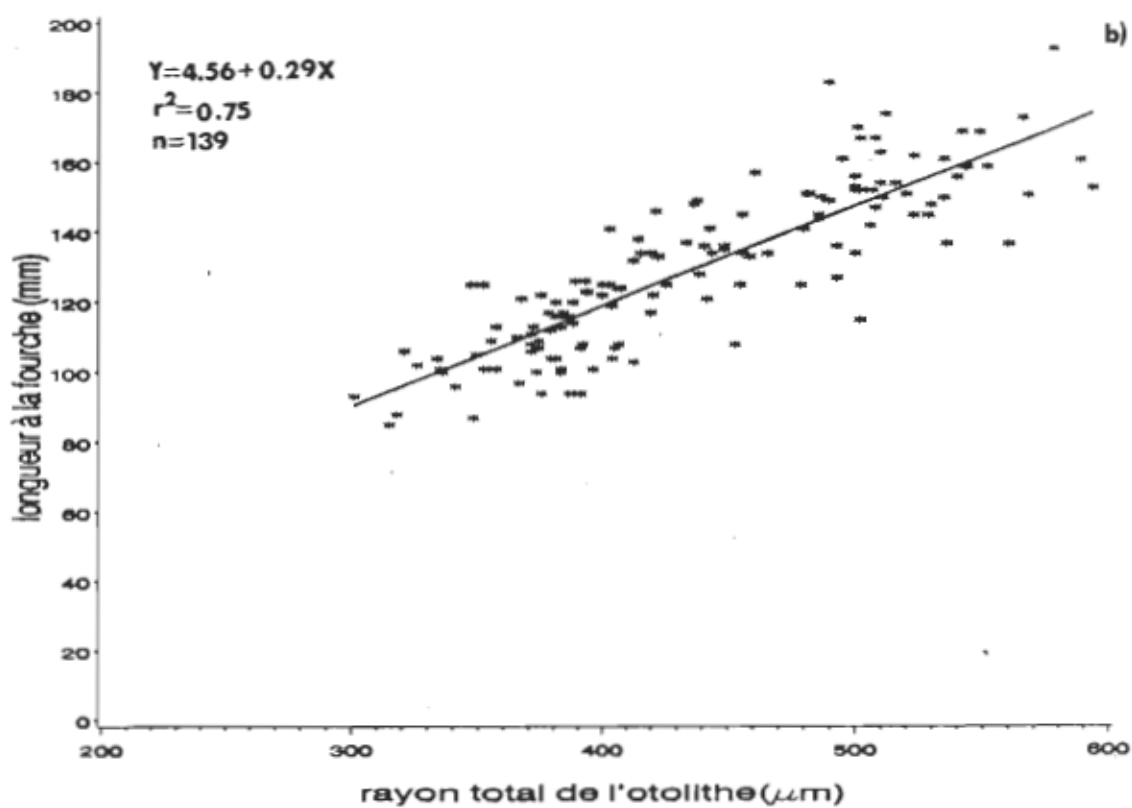
FIGURE 2

Relation entre la longueur à la fourche des poissons et le rayon total de l'otolithe a)pour le groupe nord et b)pour le groupe sud.

a)



b)



Dates d'éclosion et de ponte

Les distributions des dates d'éclosion estimées à partir de la date de capture et l'âge des poissons sont présentées à la Figure 3. La date moyenne d'éclosion pour les poissons du groupe nord est le 30 juin (écart type: 9 jours) et la période s'échelonne du 13 juin au 24 juillet. Pour le groupe sud, la date moyenne d'éclosion est le 27 mai (écart type: 8 jours) et la période d'éclosion s'échelonne du 10 mai au 2 juillet. Ces deux distributions sont significativement différentes l'une de l'autre (Kolmogorov-Smirnov, $p < 0.01$).

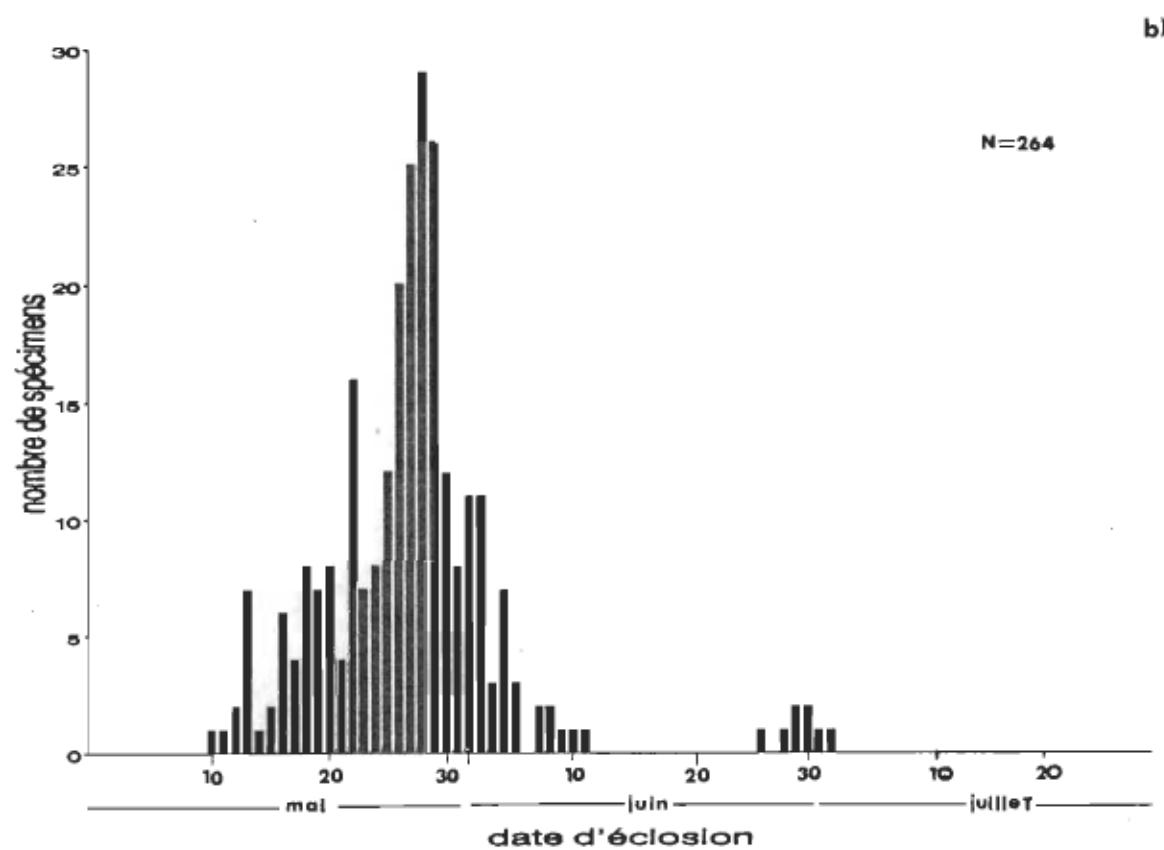
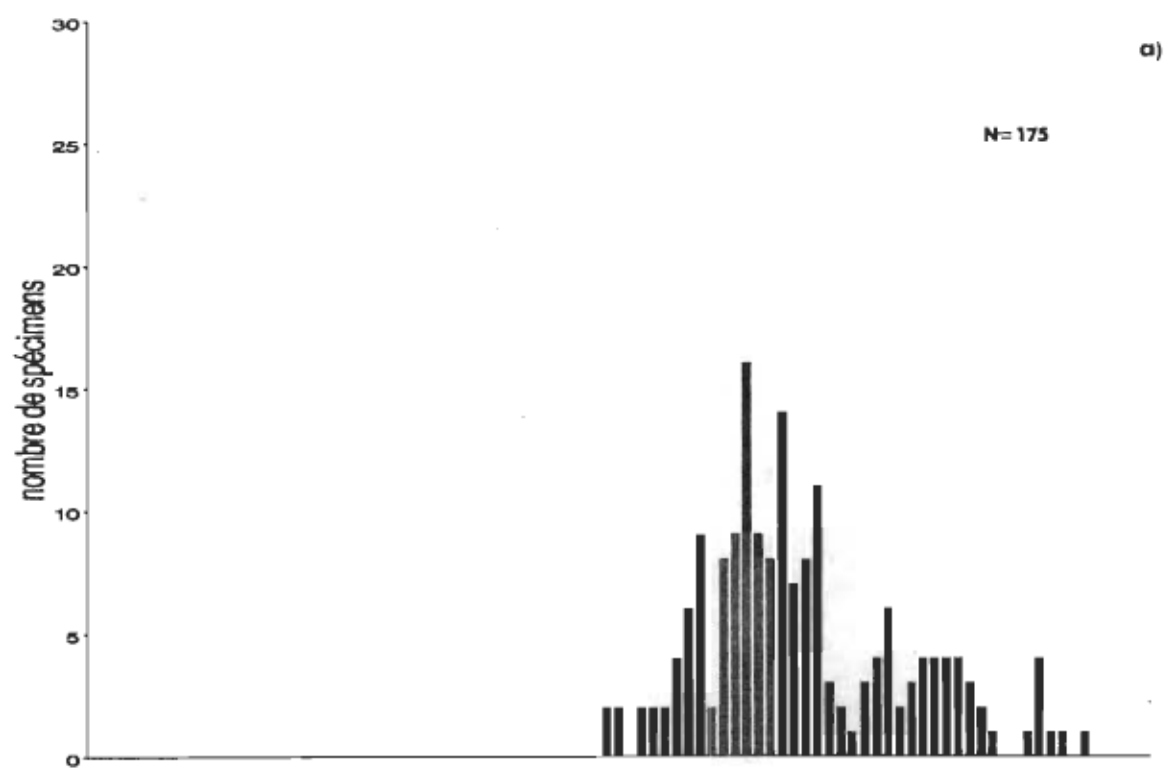
On estime qu'une période d'incubation moyenne de 7 jours est nécessaire aux oeufs de maquereau pour éclore (Sette 1943). Donc, pour le groupe nord, la date moyenne de ponte est le 23 juin (écart type: 9 jours) et la période de ponte s'étend du 6 juin au 17 juillet. Pour le groupe sud, la date moyenne de ponte est le 20 mai (écart type: 8 jours) et la période de ponte s'étend du 3 mai au 25 juin.

Courbes de croissance

Puisque les données utilisées pour décrire la croissance du maquereau proviennent d'années différentes, nous avons évalué la variabilité interannuelle. Pour le groupe nord, des données de deux années différentes (1988 et 1989) se chevauchent sur une même étendue d'âge. Pour le groupe sud,

FIGURE 3

Distribution des dates d'éclosion des maquereaux bleus a) du groupe nord et b) du groupe sud.



des problèmes logistiques nous ont empêché de réaliser cette analyse. Les relations entre la longueur à la fourche et l'âge des poissons pour chacune de ces deux années sont présentées à la Figure 4. Une différence significative a été détectée entre les deux droites décrivant cette relation (test d'homogénéité des pentes, $p=0,001$) et les pentes des deux droites étaient significativement différentes de 0 (Test de t, $p< 0,02$). La faible valeur du r^2 de la relation de 1988 comparé à celle de la relation de 1989 tend à démontrer une différence entre les patrons de croissance de ces deux années

L'ajustement des trois modèles aux données de croissance du groupe nord procure une bonne description de la relation longueur-âge (Tableau 3, Figure 5,6 et 7). Cependant, pour le groupe sud, le modèle de von Bertalanffy n'arrive pas à converger, tandis que les modèles de Gompertz et logistique procurent eux aussi une bonne description de la relation longueur-âge (Tableau 3). Les paramètres résultant de l'ajustement des trois modèles aux données du groupe nord et sud sont présentés au Tableau 4.

Choix du modèle

L'incapacité du modèle de von Bertalanffy de converger pour les données du groupe sud nous indique que ce modèle ne convient pas aux données. Le modèle logistique surestime la longueur aux âges inférieurs à 30 jours et sous-estime la

FIGURE 4

Relation entre la longueur à la fourche et l'âge des poissons du groupe nord pour l'année 1988 et 1989. La ligne continue et les étoiles symbolisent l'année 1988 et la ligne pointillée et les carrés symbolisent l'année 1989.

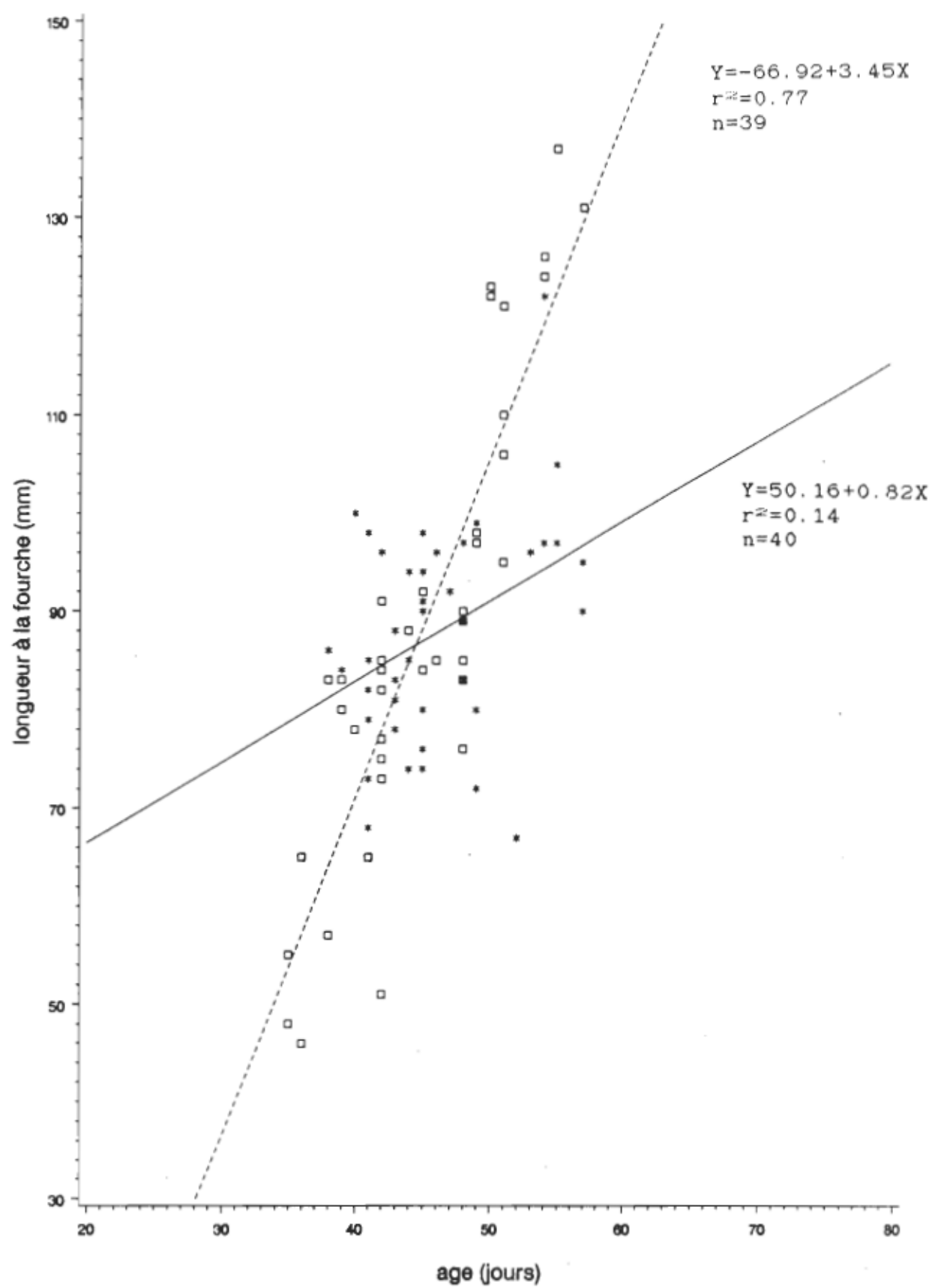


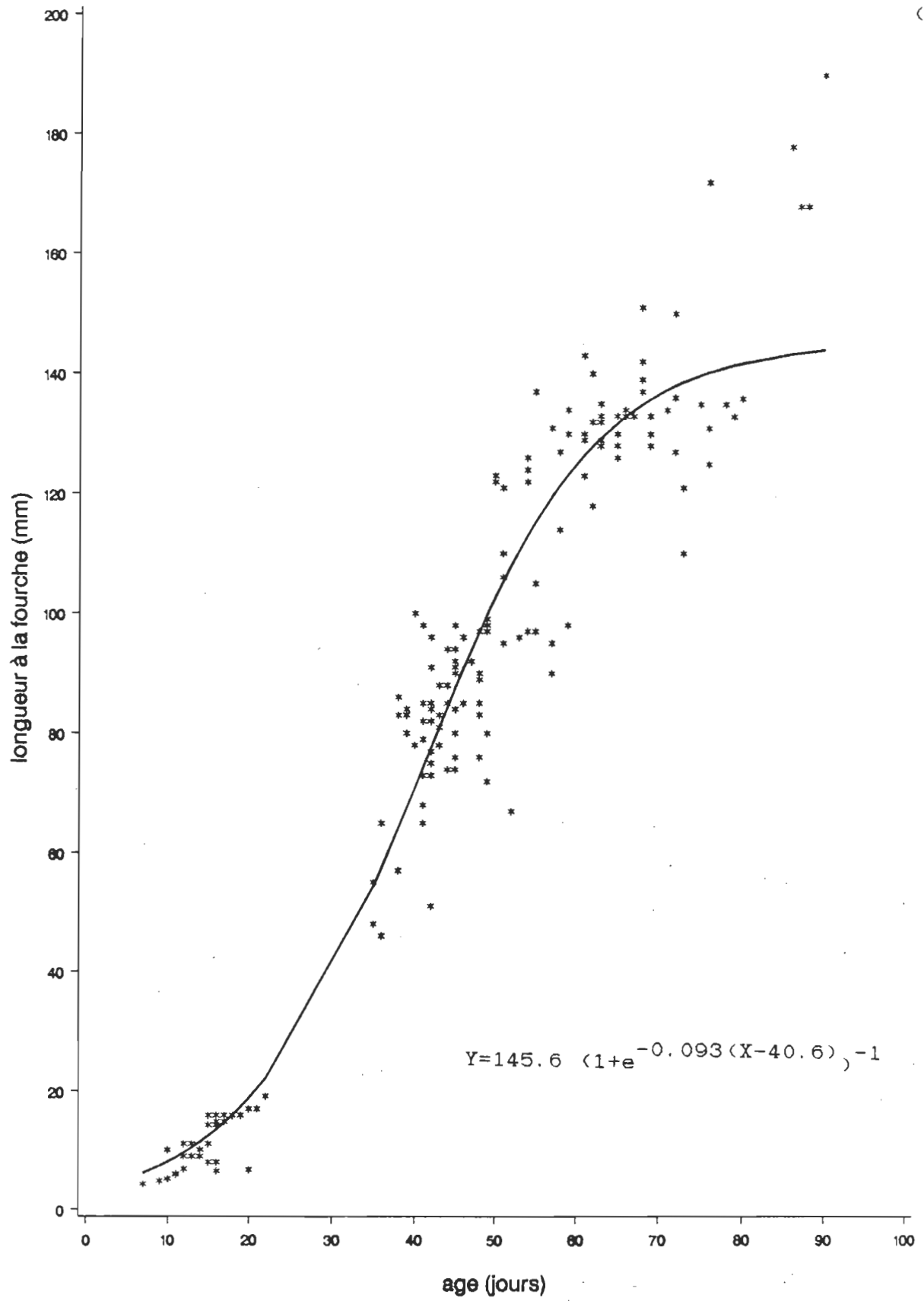
Tableau 3: Coefficients de détermination (r^2) des modèles de Gompertz, logistique et von Bertalanffy ajustés aux données de longueur à l'âge des groupes nord et sud.

groupe	Gompertz	logistique	von Bertalanffy
NORD	0,9849	0,9835	0,9814
SUD	0,9886	0,9881	pas de convergence

FIGURE 5

Modèle logistique ajusté aux données de longueur à l'âge des maquereaux juvéniles (0-an) du groupe nord: a) courbe de croissance et équation, b) distribution des résidus.

(A)



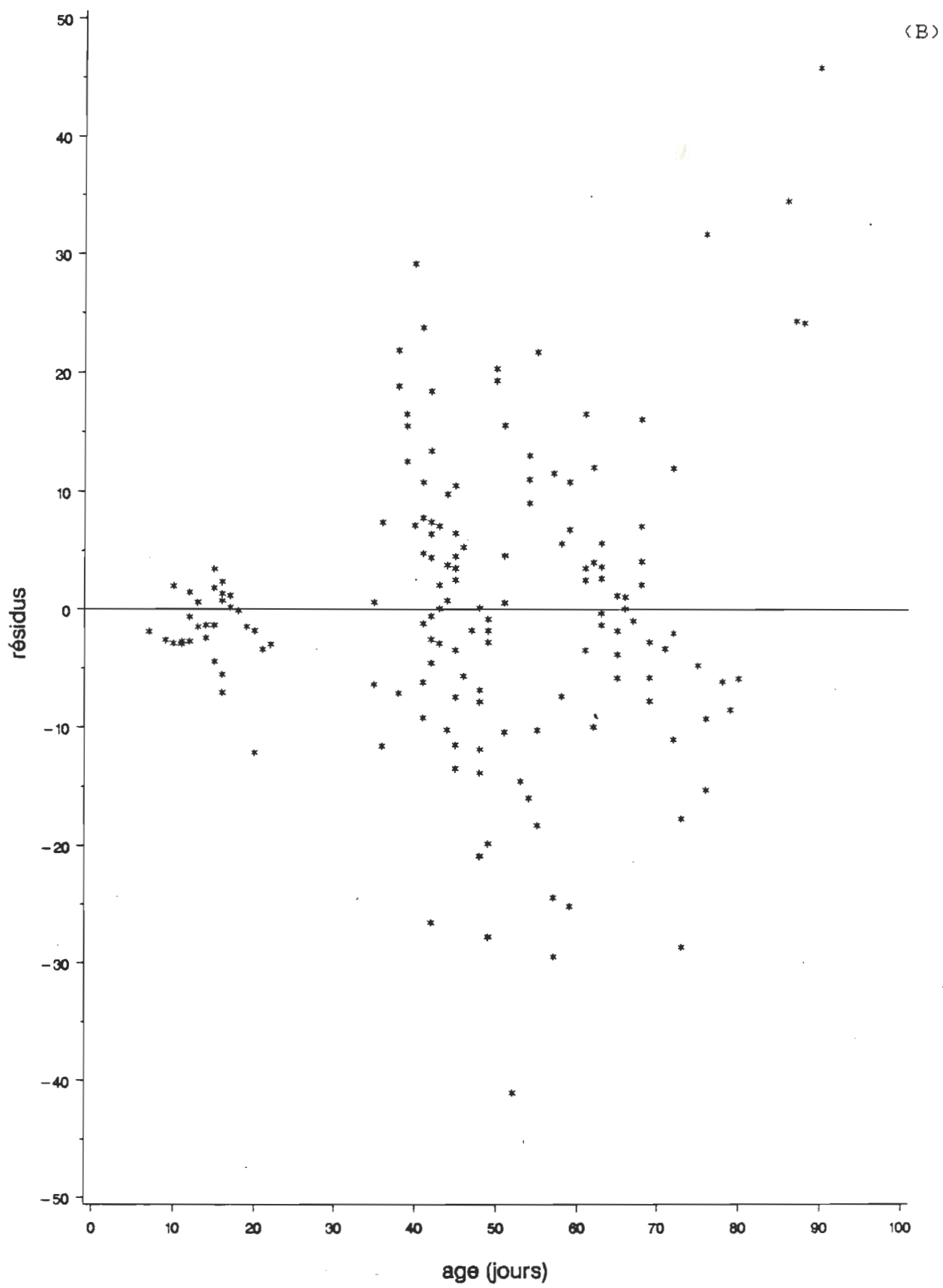
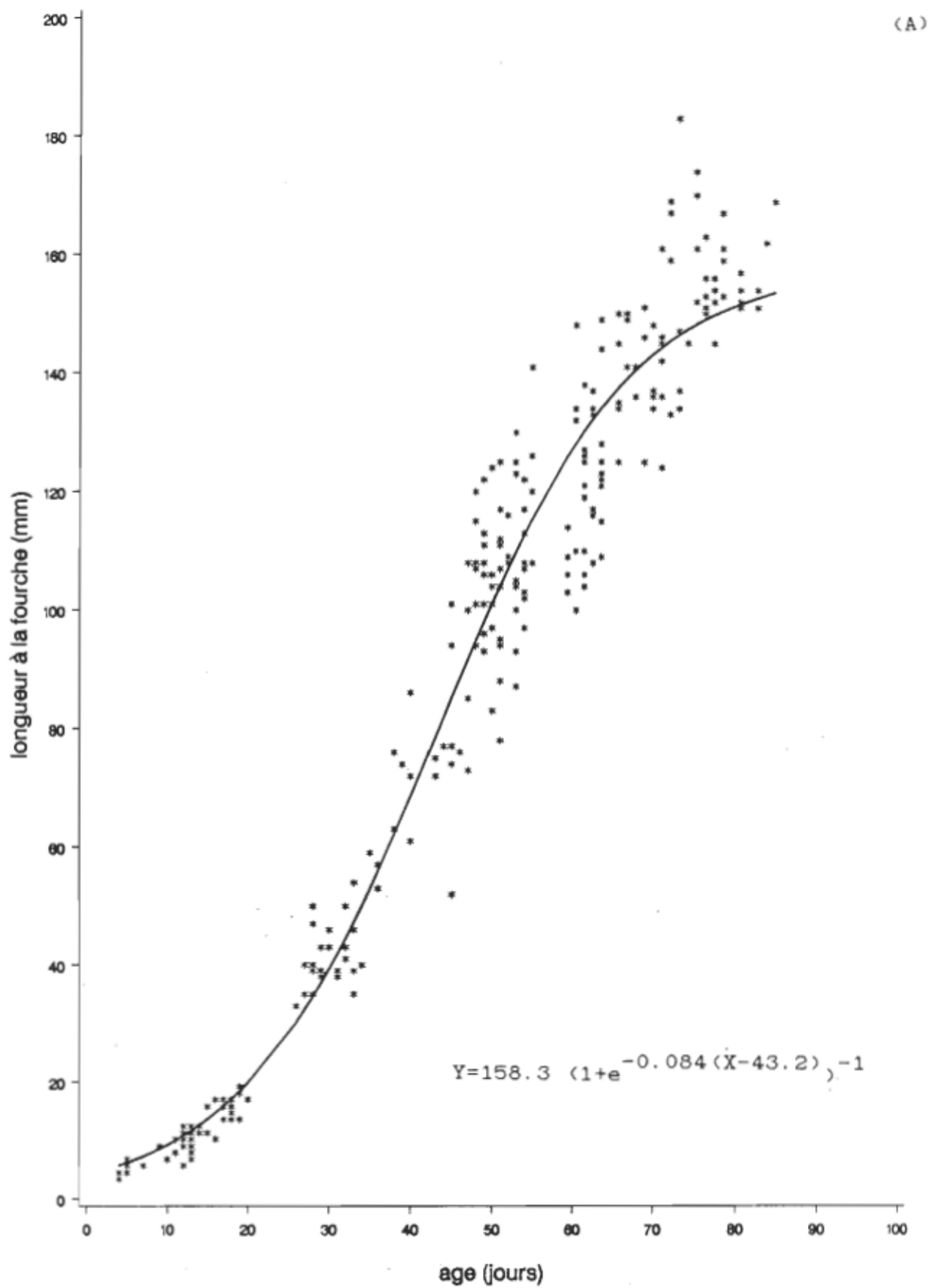


FIGURE 6

Modèle logistique ajusté aux données de longueur à l'âge des maquereaux juvéniles (0-an) du groupe sud: a) courbe de croissance et équation, b) distribution des résidus.



(B)

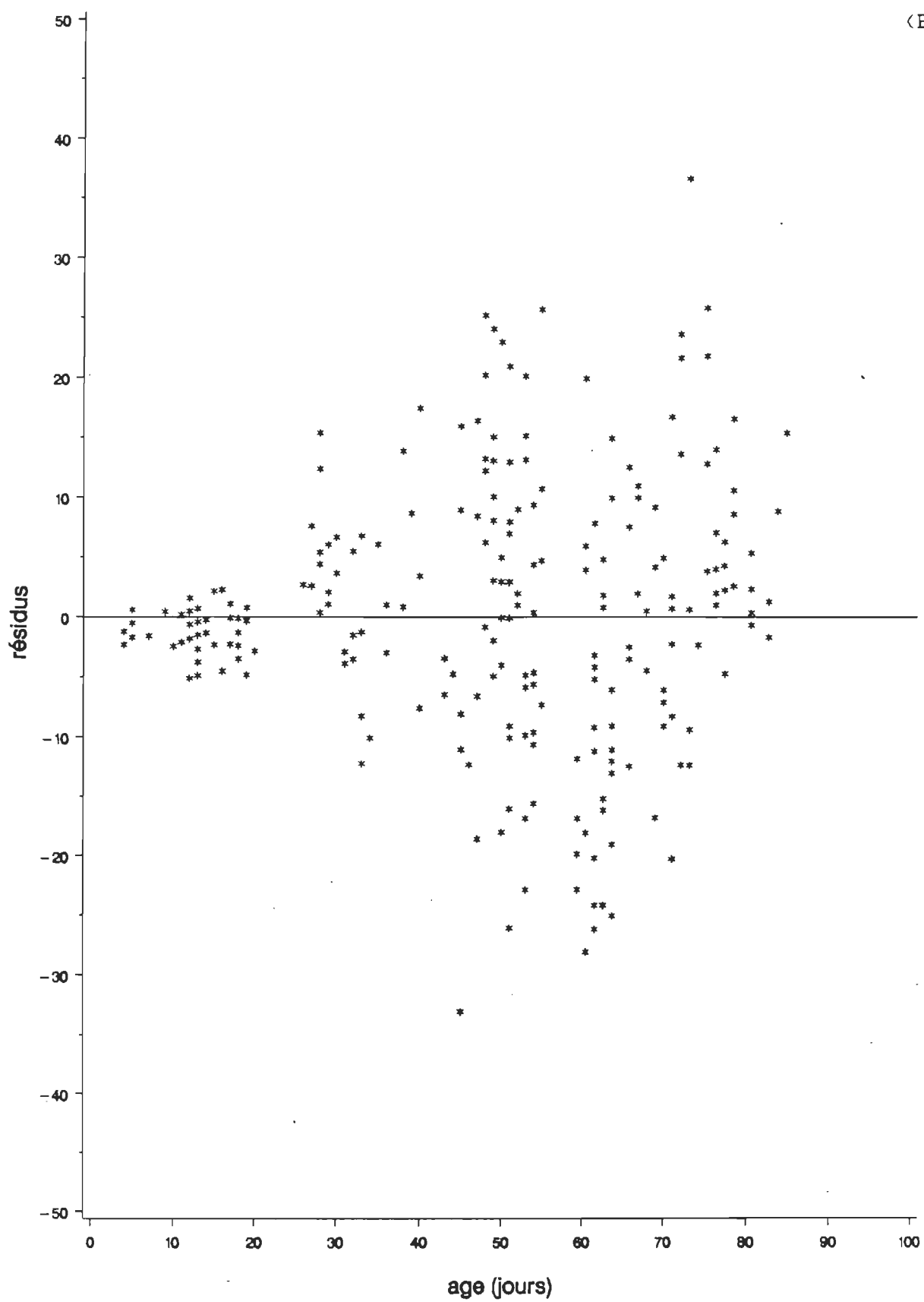
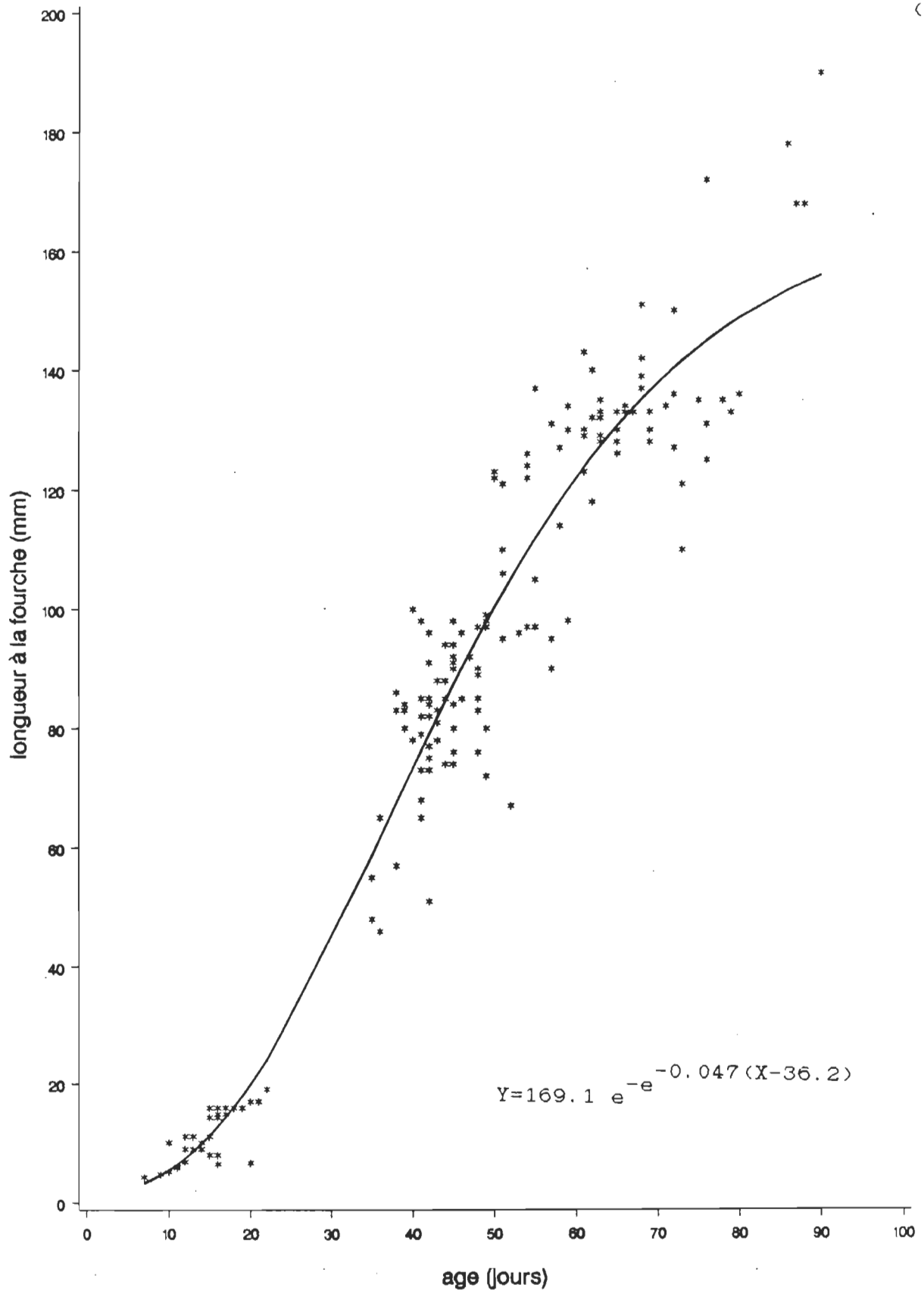


FIGURE 7

Modèle de Gompertz ajusté aux données de longueur à l'âge des maquereaux juvéniles (0-an) du groupe nord: a) courbe de croissance et équation, b) distribution des résidus.

(A)



(B)

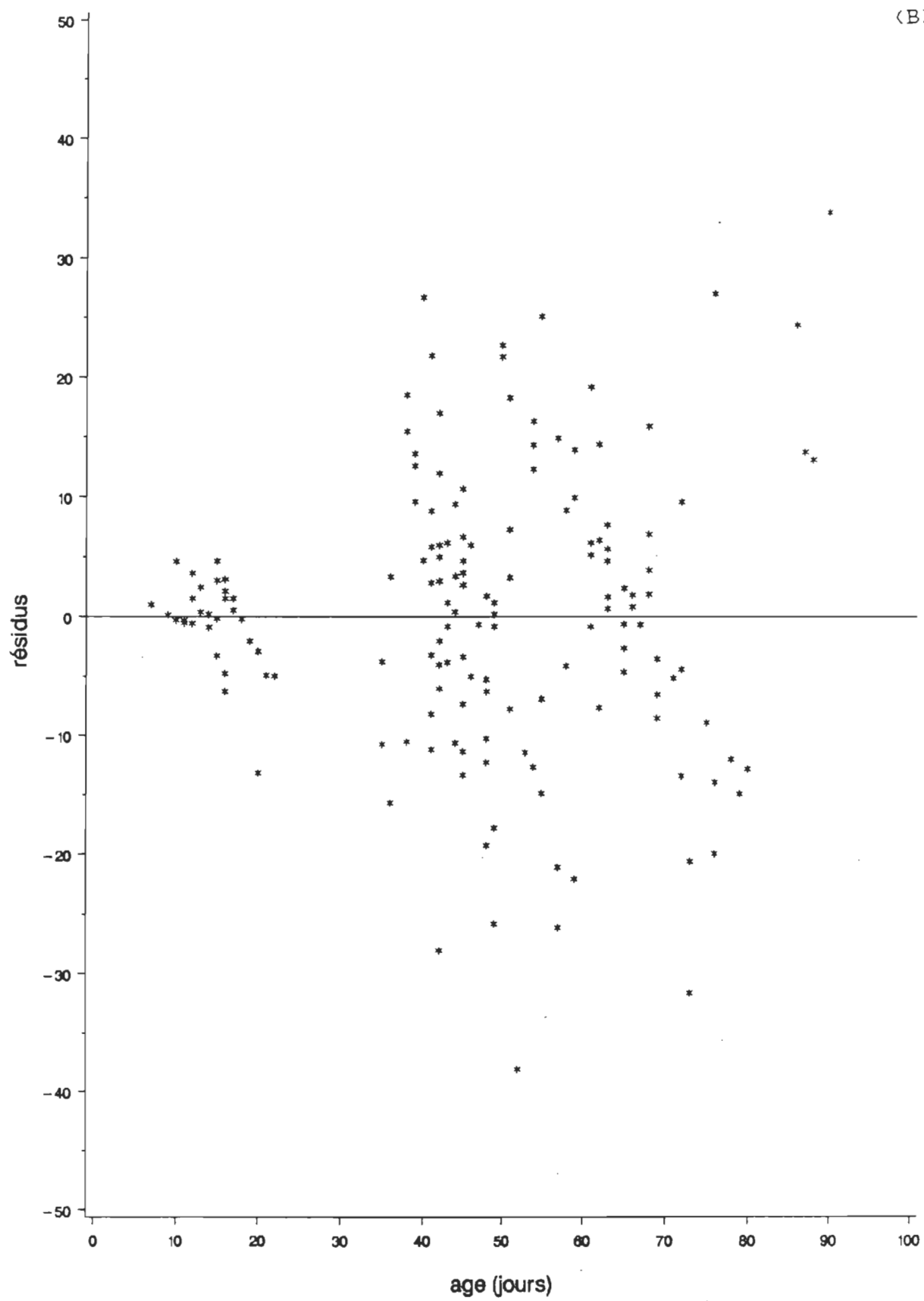


Tableau 4: Estimations et intervalles de confiance à 95% des paramètres des modèles de Gompertz, logistique et von Bertalanffy ajustés aux données de longueur à l'âge des groupes nord et sud. L_{∞} =longueur à la fourche asymptotique (mm), k =taux de croissance instantané lorsque $t=t_0$ pour le modèle de Gompertz et lorsque $L_t=0$ pour le modèle logistique et âge lorsque la courbe croise l'axe des x pour le modèle de von Bertalanffy, t_0 =point d'inflexion de la courbe (jours).

groupe	paramètres	Gompertz		logistique		von Bertalanffy	
		estimations	intervalle de confiance à 95%	estimations	intervalle de confiance à 95%	estimations	intervalle de confiance à 95%
NORD	L_{∞}	169,1	157,5 - 180,6	145,6	139,2 - 151,9	621,6	139,3 - 1104
	k	0,047	0,042 - 0,052	0,093	0,085 - 0,100	0,004	0,0005 - 0,007
	t_0	36,2	34,2 - 38,2	40,6	39,2 - 42,0	9,6	8,5 - 10,7
SUD	L_{∞}	192,5	181,7 - 203,3	158,3	153,4 - 163,2		
	k	0,040	0,037 - 0,043	0,084	0,080 - 0,088	pas de convergence	
	t_0	39,7	37,8 - 41,6	43,2	42,0 - 44,4		

longueur aux âges supérieurs à 80 jours pour les données du groupe nord (Figure 5 a et b) et surestime la longueur aux âges inférieurs à 25 jours pour le groupe sud (Figure 6 a et b).

Pour le groupe nord, le modèle de Gompertz sous-estime la longueur aux âges supérieurs à 80 jours (Figure 7 a et b) et sous-estime la longueur aux âges inférieurs à 10 jours pour le groupe sud (Figure 8 a et b). Néanmoins, le modèle de Gompertz est celui qui décrit la relation longueur-âge de la façon la plus adéquate. Pour cette raison, le modèle de Gompertz a été retenu.

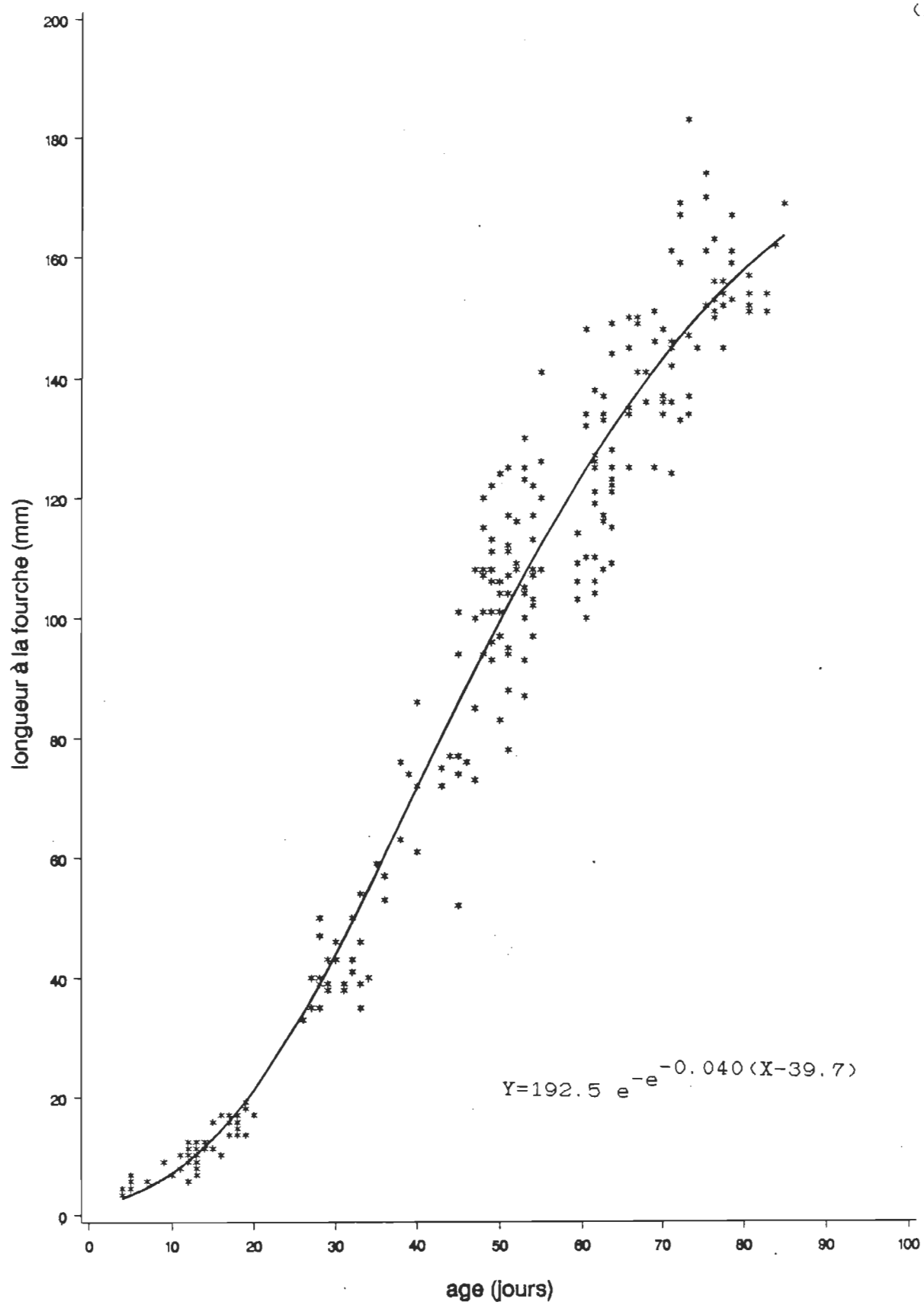
Comparaison de la croissance entre les groupes

La croissance journalière maximale (au point d'inflexion de la courbe de Gompertz) des maquereaux juvéniles du groupe nord est de 2,92 mm/jour entre l'âge 35,7 jours et 36,7 jours et de 2,83 mm/jour, pour le groupe sud entre l'âge 39,2 jours et 40,2 jours. Les taux de croissance quotidienne moyens, calculés sur des intervalles de 10 jours entre les âges 10 jours et 90 jours, sont plus élevés pour les maquereaux du groupe nord jusqu'au point d'inflexion de la courbe (t_0), puis deviennent par la suite plus élevés pour ceux du groupe sud (Tableau 5).

FIGURE 8

Modèle de Gompertz ajusté aux données de longueur à l'âge des maquereaux juvéniles (0-an) du groupe sud: a) courbe de croissance et équation, b) distribution des résidus.

(A)



(B)

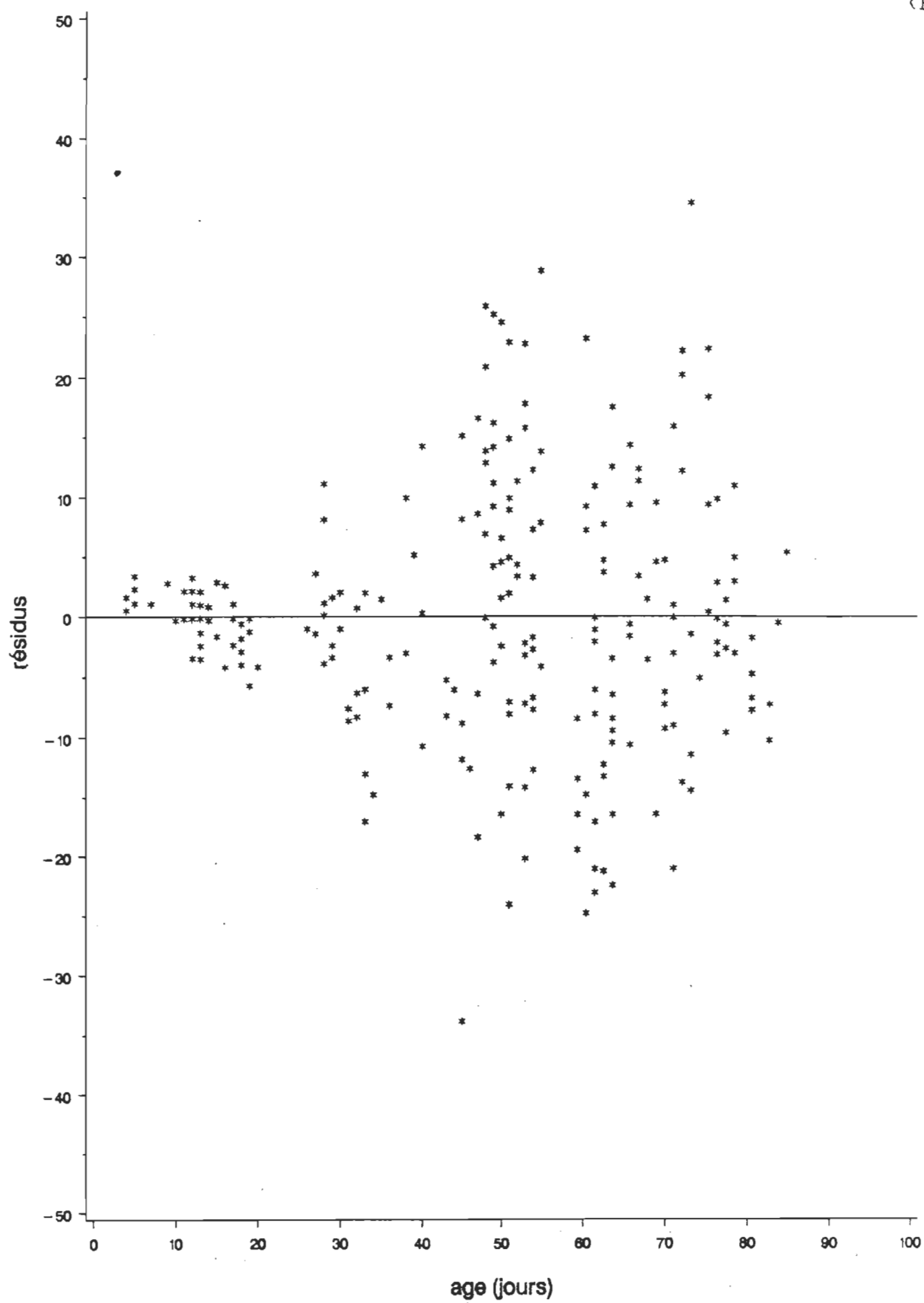


Tableau 5: Taux de croissance quotidienne moyen calculée par intervalles de 10 jours entre l'âge 10 jours et 90 jours pour les groupes nord et sud.

groupe	AGE (jours)								
	10	20	30	40	50	60	70	80	90
NORD									
long. à la fourche (mm):	5,50	19,86	44,33	73,22	100,20	121,90	137,78	148,75	156,04
taux de croissance quotidienne moyen (mm/j):	1,44	2,45	2,89	2,70	2,17	1,59	1,10	0,73	
					1,88				
SUD									
long. à la fourche (mm):	7,22	21,30	43,97	71,48	99,00	123,17	142,58	157,28	167,97
taux de croissance quotidienne moyen (mm/j):	1,41	2,27	2,75	2,75	2,42	1,94	1,47	1,07	
					2,01				

Les courbes de croissance ne montrent pas de différence significative entre les groupes (rapport de vraisemblance proposé par Cerrato (1990), $p > 0,05$). Les paramètres du modèle de Gompertz, lorsque comparés un à un entre les groupes, semblent indiquer que les groupes de maquereau ont des courbes de croissance différentes (Tableau 4); les intervalles de confiance à 95% de la longueur asymptotique (L_{∞}) sont disjoints et ceux du paramètre k et du point d'inflexion (t_0) se chevauchent très peu. Cependant, lorsque les trois paramètres sont en interaction dans le modèle, les courbes de croissance ne montrent que de faibles différences entre elles (Figure 9).

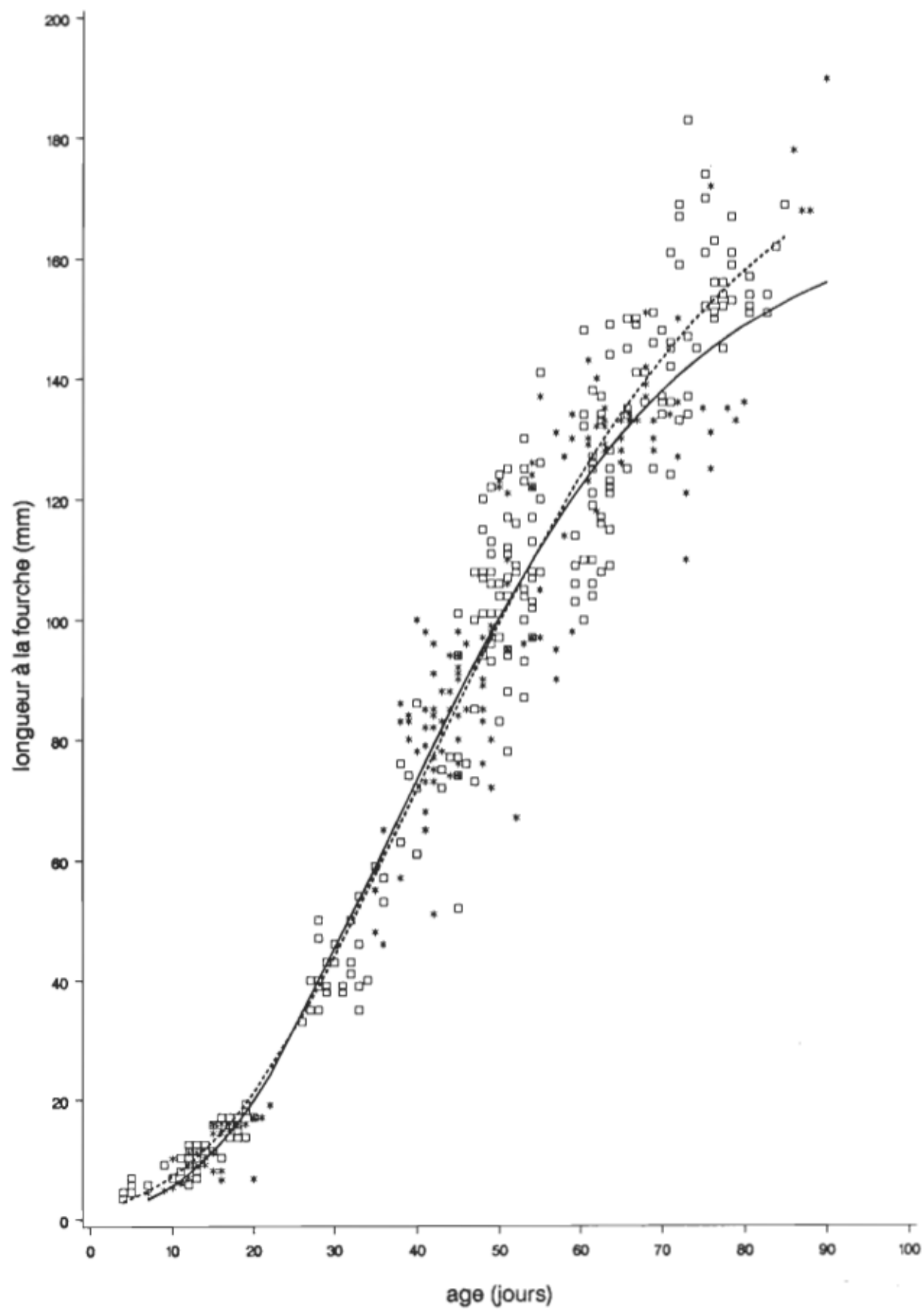
La plus grande différence entre les courbes de croissance de chacun des groupes semble être au niveau de la longueur asymptotique. Cependant, étant donné le manque de grands spécimens, il est impossible de juger si la valeur de L_{∞} estimée par le modèle correspond à la longueur asymptotique réelle des groupes de maquereaux juvéniles.

DISCUSSION

Les résultats de cette étude indiquent que les deux groupes de maquereau ont une croissance similaire durant leur première saison de croissance et que la microstructure des otolithes n'est pas un outil valable pour identifier le groupe d'origine des maquereaux. Donc contrairement à ce qui était

FIGURE 9

Courbe de croissance de Gompertz pour le groupe nord et le groupe sud. Groupe nord: ligne continue et étoiles, groupe sud: ligne pointillée et carrés.



attendu, les maquereaux juvéniles du groupe nord ne jouissent pas, entre leur naissance et l'âge de 90 jours, d'un taux de croissance plus élevé leur permettant d'atteindre presque la même taille que ceux du groupe sud. La légère différence dans le taux de croissance observée chez les maquereaux du groupe nord avant le point d'inflexion de la courbe de croissance ne leur permet pas, au niveau du bilan global de la première saison de croissance, de rattrapage sur la taille des maquereaux du groupe sud. Dans une étude complémentaire à celle-ci, le test de randomisation n'indique aussi pas de différence significative entre ces deux mêmes courbes de croissance (P. Gagnon, Pêches et Océans Canada, comm. pers.).

La différence la plus marquée entre les courbes de croissance des maquereaux des deux groupes semble être au niveau de la longueur à la fourche qui est plus grande pour ceux du groupe sud, à la fin de la saison de croissance. Une différence de 23,4 mm est observée dans la taille à la fin de la première saison de croissance. Cependant, étant donné le manque de grands spécimens (i.e. à la fin de la saison de croissance) l'extrapolation du L_{∞} par le modèle ne correspond pas nécessairement à celui de la population. C'est ce qui explique la différence entre L_{∞} du groupe nord de la présente étude (169,1 mm) et celui obtenue par D'Amours et al. (1990) en incluant des données de grands spécimens (180,8 mm). On peut tout de même s'attendre à une différence plus grande que ce que nous indique les courbes de croissance, car la courbe décrit

presque entièrement la saison du groupe nord alors que pour le groupe sud la courbe décrit la croissance jusqu'au début du mois d'août, c'est-à-dire entre un et deux mois avant la fin de leur saison de croissance. Cependant, Grégoire et Castonguay (1989) ont calculé une différence de seulement 15 mm entre les longueurs rétrocalculées au premier annulus des otolithes des deux groupes.

Il faut aussi noter que les maquereaux du groupe sud ont été capturés dans la partie nord de leur aire de fraie où ils naissent un mois plus tard que dans la partie sud (Sette 1943). En conséquence, la différence observée en considérant la courbe de croissance complète (i.e. incluant les grands spécimens) du groupe sud serait la différence minimale entre les groupes. Cependant, la différence de taille entre les maquereaux des deux groupes à la fin de la première saison de croissance ne se reflète pas de façon distinctive dans la microstructure des otolithes.

La différence de L_{∞} entre les deux groupes ne semble pas provenir de différences de taux de croissance, mais du plus grand nombre de jours durant lesquels s'effectue la première saison de croissance des poissons du groupe sud. Nous sommes incapable d'identifier ce plus grand nombre de jours sur les otolithes des maquereaux du groupe sud pour deux raisons. 1) L'arrêt de croissance est un phénomène graduel qui ne peut pas être identifié avec précision sur l'otolithe. 2) De plus des

problèmes de résolution surviennent à la marge des otolithes de poissons de plus de 100 jours, de sorte qu'un décompte des incréments quotidiens de poissons d'âge 0 devient problématique en fin de saison de croissance.

Les résultats de la présente étude sont en contradiction avec ceux de MacKay (1979). Il avait conclu que la taille des maquereaux juvéniles des deux groupes, à la fin de la première saison de croissance, était similaire, et donc que les maquereaux du groupe nord montraient une croissance plus rapide. Cependant la courbe de croissance de MacKay était spéculative étant donné qu'il ne connaissait pas l'âge des poissons et qu'il avait donc dû le présumer à partir d'une date de ponte arbitraire. La courbe de croissance du groupe nord était décrite par trois échantillons de longueur à la fourche moyenne provenant de 24 spécimens. La courbe de croissance du groupe sud utilisée dans son étude était celle de Sette (1943), et Kendall et Gordon (1981) ont démontré le manque de précision de cette courbe. La variabilité interannuelle de la croissance peut aussi expliquer une partie des différences entre les résultats de MacKay (1979) et ceux de la présente étude.

La courbe de croissance de Gompertz est celle qui procure de façon générale la meilleure description de la relation longueur-âge de chacun des groupes. Cependant, elle tend à sous-estimer la taille des poissons à son asymptote supérieure pour le groupe nord et à son asymptote inférieure pour le

groupe sud. Ces mauvais ajustements observés dans les courbes de croissance peuvent résulter de la mise en commun de données de longueur-à-l'âge de poissons provenant de différentes années. Pour le groupe nord, tous les poissons de moins de 80 jours ont été capturés en 1988 et 1989, tandis que ceux de plus de 80 jours ont été capturés entre 1977 et 1980. Tous les poissons du groupe sud de moins de 50 jours ont été capturés en 1978 alors que ceux de plus de 50 jours ont été capturés en 1989. Bien que cette mise en commun de données provenant de différentes années puisse avoir un effet sur les paramètres de croissance, à cause de la variabilité interannuelle dans le taux de croissance, elle était nécessaire afin de répondre à l'objectif de cette étude. Ces mauvais ajustements peuvent aussi résulter du fait que le décompte des incréments quotidiens dans l'axe le plus court de l'otolithe peut sous-estimer l'âge des poissons (Wild et Foreman 1980) et que nous avons dû assumer, pour le groupe sud, que la détermination de l'âge des poissons de moins de 50 jours était exacte, malgré l'absence de validation de la détermination de l'âge par Kendall et Gordon (1981).

L'augmentation de la variance en fonction de l'âge observée dans les distributions des résidus peut s'expliquer en partie par l'augmentation de la variance dans les décomptes d'incrément quotidiens et par la variabilité naturelle dans la croissance des poissons. Cette variabilité naturelle pourrait

résulter de la présence de poissons à croissance lente et à croissance rapide au sein des groupes de maquereaux juvéniles.

Quatre sources de biais sont à considérer dans l'évaluation de la représentativité des deux séries de données de croissance. Premièrement, les techniques d'échantillonnage des poissons peuvent avoir biaisé à un degré inconnu cette représentativité. Par exemple, les poissons à croissance lente et à croissance rapide ont pu être échantillonnés dans des proportions plus élevées que dans la population entière, comme l'ont suggéré D'Amours et al (1990). C'est-à-dire qu'une plus grande proportion de poissons à croissance rapide dans l'échantillon que dans la population causerait une surestimation de la croissance de la population tandis que dans le cas inverse (i.e. une plus grande proportion de poissons à croissance lente dans l'échantillon) causerait une sous-estimation. L'effet de ce biais devrait être évalué avant d'affirmer qu'il y a réellement une différence en faveur du groupe nord dans les taux de croissance quotidienne moyenne avant le point d'inflexion de la courbe de croissance.

Deuxièmement, le regroupement des données provenant d'années différentes, en plus de pouvoir produire un mauvais ajustement des modèles aux données de croissance, peut aussi affecter la représentativité des patrons de croissance. Malgré tous les inconvénients associés au regroupement de données

d'années différentes, ce regroupement était préférable à l'absence de données.

Troisièmement, la réduction de la disponibilité des poissons vers la fin de la saison de croissance, due à leur retrait des zones côtières, ne permet pas la détermination de l'asymptote supérieure réelle de la courbe de croissance de chacun des groupes. Ce retrait est probablement progressif et dépendant de la taille des individus (i.e. les plus gros individus quittent en premier) et selon le moment de l'échantillonnage pour les deux groupes, un biais additionnel pourrait ainsi être incorporé. Une meilleure détermination de l'asymptote supérieure de chacune des courbes permettrait de comparer plus adéquatement leur première saison de croissance, mais ne permettrait pas une différenciation entre les deux groupes car la microstructure des otolithes ne reflète pas de façon significative les différences qui pourrait y être observées.

Enfin, la mortalité sélective en fonction de la taille des individus en début de saison pourrait aussi affecter la représentativité des données. Cette mortalité sélective favoriserait la survie des plus gros individus et aurait ainsi pour effet de surestimer la croissance de la population. Puisque la mortalité sélective n'est pas connue chez les maquereaux bleus juvéniles, on assume dans la présente étude qu'elle n'a pas d'effet sur la représentativité des données.

La multitude d'engins utilisés pour la capture des maquereaux (épervier, filets maillants, seine de plage, trappes, filet à plancton, ligne) a permis d'obtenir une étendue de taille suffisante pour décrire presque entièrement leur première saison de croissance.

Comme l'ont souligné D'Amours et al. (1990), le patron de déposition des incréments qui devait être utilisé pour déterminer l'âge des poissons n'était pas clair à cause de la présence d'incrémentes sous-quotidiens. Puisque nous n'avons pas participé à la validation directe du patron de déposition des incréments des otolithes, il a donc été nécessaire de se familiariser et de mémoriser le patron d'incrémentes par l'observation de la microstructure d'otolithes dont le décompte des incréments avait été effectué par D'Amours et al. (1990), sur la base d'une validation directe. Une légère différence dans l'interprétation du patron de déposition des incréments peut donc expliquer la différence observée dans la détermination de l'âge entre les deux groupes de lecteurs. Le fait que cette différence soit systématique appuie cette explication et démontre bien qu'il y a cohérence dans la détermination de l'âge entre les deux groupes de lecteurs.

Il est donc recommandé de conserver des otolithes dont on est certain de la détermination de l'âge afin de pouvoir s'y référer ultérieurement. Nous n'avons pu étudier avec plus de profondeur cette différence systématique observée entre les

deux groupes de lecteurs parce que les otolithes étalons, dont l'âge avait été déterminé par D'Amours et al. (1990), avaient été irrémédiablement endommagés par l'huile à immersion utilisée (marque:Leitz, pour fluorescence). Brothers (1987) a observé le même phénomène.

Certaines dimensions de la microstructure des otolithes, tel que le rayon du noyau et le rayon au 20ième incrément, auraient pu permettre une différenciation entre les groupes d'origine des maquereaux. Cependant, malgré que des différences significatives aient été observées pour ces deux dimensions entre les groupes, un fort recouvrement des distributions des valeurs nous empêche de les utiliser pour reconnaître le groupe d'origine des maquereaux. On remarque également qu'en dépit que le rayon du noyau des otolithes soit plus grand pour le groupe nord, la longueur des poissons à l'âge de 10 jours est 24% plus grande pour le groupe sud. Une sous-estimation de l'âge des larves du groupe sud par Kendall et Gordon (1981) pourrait expliquer cette différence.

L'estimation des périodes de fraie du maquereau bleu, qui s'étend de mai à la fin juin pour le groupe sud et de la mi-juin à la mi-juillet pour le groupe nord, concorde avec les résultats de Sette (1943). En se basant sur la présence d'oeufs et de larves, ce dernier a estimé que le groupe nord frayait de juin à la mi-août avec un maximum à la fin juin-début juillet et que le groupe sud frayait de la mi-avril à la

mi-juin avec un maximum à la mi-mai. La date moyenne de ponte pour le groupe nord, soit le 23 juin, correspond exactement à celle que Ouellet (1987) a calculé sur la base des concentrations maximales des oeufs de stade 1 dans le plancton.

Malgré que les périodes de ponte soient significativement différentes entre les deux groupes, le rétrocalcul de ces dates ne permettrait pas d'identifier le groupe d'origine de maquereaux adultes. La faible différence dans les décomptes d'incréments qui permettrait cette identification ne pourrait plus être mise en évidence à cause de la diminution de la précision des décomptes dans la partie de l'otolithe correspondant à la période de croissance lente. Durant cette période, qui correspond à la période hivernale pour les espèces des régions tempérées, les incréments sont tellement compressés qu'il est difficile de les identifier de façon distincte (Campana et Neilson 1985).

Puisque la relation entre la longueur à la fourche des poissons et le rayon total de l'otolithe n'est pas significativement différente entre les groupes, il est donc adéquat de relier la croissance des maquereaux à la croissance de leur sagittae dans le but de comparer la croissance entre les groupes. De plus, cette relation permet de suivre l'historique de la croissance individuelle des poissons (e.g. Rosenberg et Haugen 1982, Penney et Evans 1985) et d'étudier la mortalité sélective en fonction de la taille des poissons

juvéniles (e.g. Post et Prankevicius 1987). Cependant, suite aux récentes études qui ont montré que le rapport poisson/dimension de l'otolithe varie systématiquement avec le taux de croissance somatique, l'approche suggérée par Campana (1990), la méthode de recoupement biologique, devra être utilisée pour la réalisation de ces études.

Peu de travaux ont porté sur les cycles annuels de production (primaire et secondaire) des deux aires de fraie. Dans les travaux qui ont été réalisés sur la production de ces aires, plusieurs ne sont pas directement comparables, en ce qui concerne les valeurs absolues des résultats, entre les deux aires à cause de l'utilisation de méthodes d'échantillonnage. O'Reilly et Busch (1984) ont décrit le cycle annuel de production primaire pour l'aire de fraie du groupe sud. Legendre (1971) n'a décrit qu'une partie du cycle annuel de production primaire de l'aire de fraie du groupe nord, du mois de mai au mois d'août, ce qui couvre presque entièrement la saison de croissance de ce groupe. L'information disponible dans ces travaux montre que les maquereaux des deux groupes ne frayent pas au moment d'un pic de production primaire (phytoplancton). Dans le cas présent, l'information concernant les pics de production secondaire aurait été plus adéquate, mais il a été impossible de trouver cette information dans la littérature.

Les résultats de la présente étude indiquent que les maquereaux des groupes nord et sud n'atteignent pas la même taille à la fin de la première saison de croissance. Les maquereaux du groupe nord ne jouissent donc pas d'un taux de croissance plus élevé que celui des maquereaux du groupe sud, contrairement à ce qui avait été émis dans l'hypothèse de départ. Cette différence de taille à la fin de la première saison de croissance proviendrait du plus grand nombre de jours durant lesquels s'effectue la première saison de croissance des maquereaux du groupe sud. Cependant ce plus grand nombre de jours sur les otolithes des maquereaux du groupe sud ne peut être identifié à cause de l'impossibilité de déterminer avec précision sur l'otolithe l'arrêt de croissance à la fin de la saison et des problèmes de résolution qui font en sorte que le décompte des incréments quotidiens d'un otolithe de poisson de plus de 100 jours devient problématique. Les résultats de cette étude indiquent ainsi clairement que la microstructure des otolithes correspondant à la première saison de croissance ne permet pas de distinguer le groupe d'origine des maquereaux bleus du nord-ouest de l'Atlantique.

BIBLIOGRAPHIE

- Alhossaini, M. et T. J. Pitcher. 1988. The relation between daily rings, body growth and environmental factors in juvenile plaice, Pleuronectes platessa L., otoliths. J. Fish Biol. 33:409-418.
- Beamish, R. J. et G. A. McFarlane. 1983. The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. Trans. Am. Fish. Soc. 112:735-743.
- Bolz, G. R. et R. G. Lough. 1983. Growth of larvae Atlantic cod, Gadus morhua, and haddock, Melanogrammus aeglefinus, on Georges Bank, Spring 1981. Fish. Bull. U.S. 81:827-836.
- Bolz, G. R. et R. G. Lough. 1988. Growth through the first six months of Atlantic cod, Gadus morhua, and haddock, Melanogrammus aeglefinus, based on daily otolith increments. Fish. Bull. U.S. 86:223-235.
- Box, G. E., W. G. Hunter et J. S. Hunter. 1978. Statistics for experimenters. Wiley Series in Probability and Statistics. John Wiley and Sons, New York, NY. 653 p.
- Brothers, E. B., C. P. Mathews et R. Lasker. 1976. Daily growth increments in otoliths from larval and adult fishes. Fish. Bull. U.S. 74:1-8.

- Brothers, E. B. 1987. Methodological approaches to the examination of otoliths in ageing studies. In The age and growth of fish, R. C. Summerfelt and G. E. Hall ed. Iowa State University Press, Ames, Iowa.
- Campana, S. E. et J. D. Neilson. 1985. Microstructure of fish otoliths. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42:1014-1032.
- Campana, S. E. et P. C. F. Hurley. 1989. An age- and temperature-mediated growth model for cod (Gadus morhua) and haddock (Melanogrammus aeglefinus) larvae in the Gulf of Maine. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46:603-613.
- Campana, S. E. 1990. How reliable are growth back-calculations based on otoliths? Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47:2219-2227.
- Castonguay, M. 1987. Growth of American and European eel leptocephali as revealed by otolith microstructure. Can. J. Zool. 65:875-878.
- Castonguay, M., P. Simard et P. Gagnon. 1991. Usefulness of Fourier analysis of otolith shape for Atlantic mackerel (Scomber scombrus) stock discrimination. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48:296-302.

- Cerrato, R. M. 1990. Interpretable statistical tests for growth comparisons using parameters in the von Bertalanffy equation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47:1416-1426.
- Crecco, V. A. et T. F. Savoy. 1985. Effects of biotic and abiotic factors on growth and relative survival of young American shad, Alosa sapidissima, in the Connecticut River. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42:1640-1648.
- D'Amours, D., J. G. Landry et T. C. Lambert. 1990. Growth of juvenile (0-group) Atlantic mackerel (Scomber scombrus) in the Gulf St. Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47:2212-2218.
- Fable, W. A., A. G. Johnson et L. E. Barger. 1987. Age and growth of spanish mackerel, Scomberomorus maculatus, from Florida and the Gulf of Mexico. *Fish. Bull. U.S.* 85:777-783.
- Fowler, A. J. 1989. Description, interpretation and use of microstructure of otoliths from juvenile butterflyfishes (family Chaetodontidae). *Mar. Biol.* 102:167-181.
- Galloway, M. L. et R. V. Kilambi. 1988. Thermal enrichment of a reservoir and the effects on annulus formation and growth of largemouth bass, Micropterus salmoides. *J. Fish Biol.* 32:533-543.

- Geen, G. H., J. D. Neilson et M. Bradford. 1985. Effects of pH on early development and growth and otolith microstructure of chinook salmon, Oncorhynchus tshawytscha. Can. J. Zool. 63:22-27.
- Geffen, A. J. 1987. Methods of validating daily increment deposition in otoliths of larval fish. In The age and growth of fish, R. C. Summerfelt and G. E. Hall ed. Iowa State University Press, Ames, Iowa.
- Graves, J. E. et A. E. Dizon. 1989. Mitochondrial DNA sequence similarity of Atlantic and Pacific albacore tuna (Thunnus alalunga). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46:870-873.
- Grégoire, F. et M. Castonguay. 1989. Etude de dimensions au premier annulus d'otolithes de maquereau bleu (Scomber scombrus) du nord-ouest de l'Atlantique. Rapp. Tech. Can. Sci. Halieut. Aquat. 1680:vi+15p.
- Hales, L. S. Jr. 1987. Distribution, abundance, reproduction, food habits, age, and growth of round scad, Decapterus punctatus, in the South Atlantic Bight. Fish. Bull. U.S. 85:251-268.
- Isakov, V. I. 1976. On some results of biological studies on mackerel from Northwest Atlantic. CAFSAC Res. Doc. 76/52. 14p.

- Jones, C. 1985. Within-season differences in growth of larval Atlantic herring, Clupea harengus harengus. Fish. Bull. U.S. 83:289-298.
- Jones, C. 1986. Determining age of larval fish with the otolith increment technique. Fish. Bull. U.S. 84:91-103.
- Kappenman, R. F. 1981. A method for growth curve comparisons. Fish. Bull. U.S. 79:95-101.
- Kendall, A. W. et D. Gordon. 1981. Growth rate of Atlantic mackerel (Scomber scombrus) larvae in the middle Atlantic Bight. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 178:337-341.
- Kendall, A. W., Jr. M. E. Clarke, M. M. Yoklavich et G. W. Boehlert. 1987. Distribution, feeding, and growth of larval walleye pollock, Theragra chalcogramma, from Shelikof strait, Gulf of Alaska. Fish. Bull. U.S. 85:499-521.
- Kilambi, R. V. 1986. Age, growth and reproduction strategy of the snakehead, Ophicephalus striatus Bloch, from Sri Lanka. J. Fish Biol. 29:13-22.
- Laurs, R. M., R. Nishimoto et J. A. Wetherall. 1985. Frequency of increment formation on sagittae of North Pacific albacore (Thunnus alalunga). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42:1552-1555.

- Legendre, L. 1971. Production primaire dans la Baie des Chaleurs (Golfe Saint-Laurent). *Naturaliste can.* 98:743-773.
- MacKay, K. T. et E. T. Garside. 1969. Meristic analysis of Atlantic mackerel, Scomber scombrus, from the North American coastal population. *J. Fish. Res. Board. Can.* 26:2537-2540.
- MacKay, K. T. 1979. Synopsis of biological data of Northern population Atlantic mackerel (Scomber scombrus). *Fish. Mar. Serv. Tech. Rep.* 885,vi+26p.
- Maguire, J.-J., Y. C. Chagnon, M. Castonguay et B. Mercille. 1987. A review of mackerel management areas in the Northwest Atlantic. *CAFSAC Res. Doc.* 87/71. 31p.
- Methot, R. D. et D. Kramer. 1979. Growth of northern anchovy, Engraulis mordax, larvae in the sea. *Fish. Bull. U.S.* 77:413-423.
- Migoya, M. C. 1989. Etude de la croissance des larves de maquereau bleu de l'Atlantique (Scomber scombrus), à partir de l'examen de la microstructure des otolithes. Thèse de M. Sc. Université du Québec à Rimouski, Juin 1989. 90p.
- Moreau, J. 1987. Mathematical and biological expression of growth in fishes: recent trends and further developments.

In The age and growth of fish, R. C. Summerfelt and G. E. Hall ed. Iowa State University Press, Ames, Iowa.

Næje, T. F., B. Jonsson, L. Klyve et O. T. Sandlund. 1987. Food and growth of age-0 smelts, Osmerus eperlanus, in a Norwegian fjord lake. J. Fish Biol. 30:119-126.

Nishimura, A. et J. Yamada. 1988. Geographical differences in early growth of walleye pollock, Theragra chalcogramma, estimated by back-calculation of otolith daily growth increments. Mar. Biol. 97:459-465.

O'Reilly, J. E. et D. A. Busch. 1984. Phytoplankton primary production on the northwestern Atlantic shelf. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 183:255-268.

Ouellet, P. 1987. Mackerel (Scomber scombrus) egg abundance in the southern Gulf of St. Lawrence from 1979 to 1986, and the use the estimate for stock assessment. Doc. Rech. CSCPCA 87/62, 40p.

Pannella, G. 1971. Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. Science (Wash., DC) 173:1124-1127.

Penney, R. W. et G. T. Evans. 1985. Growth histories of larval redfish (Sebastes spp.) on an offshore Atlantic fishing bank

determined by otolith increment analysis. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42:1452-1464.

Post, J. R. et A. B. Prankevicius. 1987. Size-selective mortality in young-of-the-year yellow perch (Perca flavescens): evidence from otolith microstructure. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44:1840-1847.

Ralston, S. et H. A. Williams. 1988. Numerical integration of daily growth increments: an efficient means of ageing tropical fishes for stock assessment. Fish. Bull. U.S. 87:1-16.

Ricker, W. E. 1979. Growth rates and models. In W. S. Hoar, D. J. Randall, et J. R. Brett (eds). Fish Physiology Vol. VIII. Academic Press. p. 677-743.

Rosenberg, A. A. et A. S. Haugen. 1982. Individual growth and size-selective mortality of larval turbot (Scophthalmus maximus) reared in enclosures. Mar. Biol. 72:73-77.

SAS Institute inc. 1987. SAS user's guide: Statistics. version 5. SAS Institute Inc., Cary, NC. 956 p.

Sette, O. E. 1943. Biology of the Atlantic mackerel (Scomber scombrus) of North America. Part I: Early life history,

including the growth, drift, and mortality of egg and larval populations. U.S. Fish Wildl. Serv. Fish. Bull. 50:149-237.

Sette, O. E. 1950. Biology of the Atlantic mackerel (Scomber scombrus) of North America. Part II: Migrations and habits. U.S. Fish Wildl. Serv. Fish. Bull. 51:251-358.

Thorogood, J. 1987. Age and growth rate determination of southern bluefin tuna, Thunnus maccoyii, using otolith banding. J. Fish Biol. 30:7-14.

Thorrold, S. R. et D. McB. Williams. 1989. Analysis of otolith microstructure to determine growth histories in larval cohorts of a tropical herring (Herklotsichthys castelnaui). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46:1615-1624.

Velasco, J. C., P. A. Rincón et J. Lobón-Cervía. 1990. Age, growth and reproduction of the cyprinid Rutilus lemmingii (Steindachner, 1866) in the River Huebra, Central Spain. J. Fish Biol. 36:469-480.

Victor, B. C. 1982. Daily otolith increments and recruitment in two Coral-reef Wrasses, Thalassoma bifasciatum and Halichoeres bivittatus. Mar. Biol. 71:203-208.

Volk, E. C., R. C. Wissmar, C. A. Simenstad et D. M. Eggers. 1984. Relationship between otolith microstructure and growth

of juvenile Chum Salmon (Oncorhynchus keta) under different prey rations. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41:126-133.

Warlen, S. M. 1988. Age and growth of larval Gulf Menhaden, Brevoortia patronus, in the northern Gulf of Mexico. Fish. Bull. U.S. 86:77-90.

Watanabe, Y., J. L. Butler et T. Mori. 1988. Growth of Pacific saury, Cololabis saira, in the northeastern and northwestern pacific ocean. Fish. Bull. U.S. 86:489-498.

Weatherley, N. S. 1987. The diet and growth of 0-group dace, Leuciscus leuciscus (L.), and roach, Rutilus rutilus (L.), in a lowland river. J. Fish Biol. 30:237-247.

Wespestad, V. G. et E. Moksness. 1990. Observations on growth and survival during the early life history of pacific herring Clupea pallasii from Bristo Bay, Alaska, in a marine Mesocosm. Fish. Bull. U.S. 88:191-200.

Wild, A. et T. J. Foreman. 1980. The relationship between otolith increments and time for yellowfin and skipjack tunas marked with tetracycline. Inter-Am. Trop. Tuna. Comm., Bull. 17:507-560