

(Communication présentée le 24 avril 1971.)

ÂGE ET CROISSANCE DE LA VANDOISE, LEUCISCUS LEUCISCUS (L.) DANS L'OURTHE ET LA BERWINE.

par Jean-Claude PHILIPPART (*)

Stagiaire de Recherche au Fonds National de la
Recherche Scientifique.

Résumé	78
I. Introduction	78
II. Description des rivières étudiées	82
III. Matériel d'étude et méthodes d'échantillonnage et d'analyse.	86
IV. Résultats	100
1. Description des écailles de la Vandoise et reconnaissance des marques annuelles de croissance	100
2. Patron saisonnier de croissance des écailles et périodicité de l'apparition des annuli	102
3. Structure d'âge des échantillons et de la population	107
4. Croissance linéaire	110
a) Relations corps-écaille et formules de rétro-calcul.	110
b) Croissance des classes d'âge	112
c) Courbes générales de croissance	114
d) Périodes de croissance	116
e) Validité du rétro-calcul	117
5. Croissance pondérale	119
6. Généralisation du patron de croissance de la Vandoise : équations de von Bertalanffy.	122
V. Discussion et conclusions	128
a) Croissance différentielle dans l'Ourthe et la Berwine.	129
b) Comparaison avec des rivières étrangères	133
VI. Summary	135
VII. Références bibliographiques	136

(*) Contribution du Laboratoire de l'Aquarium (Prof. J. Cl. Ruwet),
Institut de Zoologie de l'Université de Liège, 22, Quai Van Beneden,
B-4000 Liège/Belgique.

RÉSUMÉ

Nous avons étudié par la méthode scalimétrique l'âge et la croissance de la Vandoise, *Leuciscus leuciscus* (L.) dans la zone à Barbeau de l'Ourthe et de la Berwine.

L'étude du patron saisonnier de croissance des écailles a révélé que, dans les groupes d'âge inférieurs (0+, 1+, 2+, 3+ et 4+) les marques annuelles de croissance ou annuli apparaissent en moyenne vers la mi-mai, indépendamment de la reproduction qui a lieu en avril.

Au point de vue de la biomasse, le groupe d'âge 2+ est nettement dominant dans les captures; la forte mortalité qui affecte les groupes d'âge supérieurs, particulièrement 3+, semble être en relation avec l'acquisition de la maturité sexuelle et l'accomplissement de la première reproduction à l'âge de 2-3 ans.

La croissance linéaire a été calculée par la méthode du rétro-calcul au moyen de la formule de Le Cren (1947) après établissement des relations entre la longueur du corps (L.t.) et la longueur de l'écaille (radius antérieur dorsal). Ces relations corps-écaille ne sont allométriques et ne diffèrent pas significativement dans les populations de l'Ourthe (L.t. = 13,6Ra^{0,66907}) et de la Berwine (L.t. = 14,2Ra^{0,63435}). La croissance linéaire moyenne de la Vandoise dans l'Ourthe et la Berwine est décrite respectivement par les équations de von Bertalanffy suivantes :

$$L.t_n(\text{mm}) = 287 (1 - e^{-0,37(t-0,32)}) \text{ et } L.t_n(\text{mm}) = 247(1 - e^{-0,32t}).$$

En septembre-octobre les relations poids-longueur sont dans l'Ourthe : $P(\text{gr}) = 115,10^{-7} L.t.^{2,97}(\text{mm})$ et dans la Berwine : $P = 89.10^{-7} L.t.^{3,11}$; elles ne diffèrent pas significativement. Les courbes de croissance pondérale moyenne correspondantes sont décrites fidèlement par les équations suivantes :

$$P_n(\text{gr}) = 235 (1 - e^{-0,037(t-0,32)})^{2,97} \text{ et } P_n = 167 (1 - e^{-0,32t})^{3,11}.$$

La croissance de la Vandoise dans l'Ourthe apparaît comme l'une des plus rapides en Europe. Elle est par ailleurs toujours plus rapide que dans la Berwine. Plusieurs facteurs sont discutés pour expliquer ce phénomène : influence de la pollution de la Berwine, caractéristiques physico-chimiques et biologiques des milieux, influence de la densité de population.

I. INTRODUCTION

Dans plusieurs pays européens, principalement en Angleterre (travaux de Le Cren, Jones, K. H. Mann, Williams, Mac Cormack Frost et Kipling) et dans les pays de l'Est (Libosvarsky, Penaz, Lelek, Lusk, Balon, Gyurko, Penczak, Banarescu, etc ...) se développent et s'intensifient depuis une quinzaine d'années de nombreuses recherches écologiques sur la dynamique des popu-

lations de poissons d'eau douce, leur productivité, leur bioénergétique et leur importance quantitative dans les chaînes trophiques aquatiques. Au cours des cinq dernières années ces recherches ont été particulièrement stimulées dans le cadre du Programme Biologique International. Les aspects théoriques et méthodologiques de ces questions ont été exposés et discutés dans les ouvrages de Nikolskii, (1963, 1969), Gerking, (1967) Vibert et Lagler (1961) et Ricker 1958, 1968).

Sur le plan de l'écologie théorique, les poissons d'eaux douces constituent un groupe extrêmement intéressant (cfr. Le Cren, 1965) dont l'étude permet d'envisager au niveau des organismes supérieurs une approche relativement complète des problèmes et concepts fondamentaux de la « demökologie ». Les poissons constituent en outre un maillon essentiel dans les transferts d'énergie au sein des écosystèmes aquatiques ; les études actuelles sur les productivités et les flux d'énergie présentent un intérêt théorique considérable pour la compréhension du fonctionnement d'un type d'écosystème de complexité moyenne.

Dans une perspective pratique, les recherches sur la dynamique et la productivité des populations de poissons, intégrées dans des recherches limnologiques générales, contribuent à apporter la connaissance approfondie du biocycle des eaux douces indispensable pour l'établissement des bases écologiques de l'exploitation commerciale rationnelle de certaines espèces de poissons, de la gestion et de l'aménagement scientifiques des rivières et des lacs. Plus particulièrement, dans nos régions fortement peuplées, il s'agit de concilier dans le domaine de l'aménagement des rivières, d'une part, les exigences d'une politique des loisirs dans laquelle la pêche sportive ou d'amateur occupe une place importante et d'autre part les impératifs de la conservation qualitative et quantitative des biocénoses aquatiques et principalement des communautés piscicoles menacées par les pollutions, les pratiques de pêche irrationnelles et toutes les autres formes de l'intervention humaine, (dragage, rectification et canalisation de cours, assainissement par assèchement des bras morts servant de frayère, repeuplements piscicoles mal conçus, etc. ...).

En Belgique, peu d'études ont été consacrées aux problèmes que nous venons d'évoquer. On doit toutefois à Huet et Timmer-

mans de la Station de Recherches des Eaux et Forêts de Groenendaal d'avoir entrepris des recherches sur divers aspects de l'écologie des poissons d'eau douce. Il faut citer les travaux de ces auteurs sur la distribution des espèces de poissons dans les rivières en fonction de la pente (Huet, 1949), sur la composition de l'ichthyofaune et sur la densité des populations de poissons dans les rivières belges (Huet et Timmermans, 1966, 1963, Timmermans 1961) ainsi que sur plusieurs aspects de la dynamique des populations de la Truite, *Salmo trutta fario* L. (Timmermans, 1960, 1966).

Récemment, à l'Université de Liège, dans le cadre d'un programme de recherches limnologiques dans l'Ourthe liégeoise, Micha a étudié successivement la pollution de la rivière au point de vue de la mésofaune (Micha, 1970b), la structure et la biomasse des biocénoses animales benthiques (Micha 1971a), les caractéristiques qualitatives et quantitatives de la faune piscicole des rapides de la zone à Barbeau (Micha 1971b) et enfin la densité de population, l'âge et la croissance de l'Ombre, *Thymallus thymallus* (L.) et du Barbeau, *Barbus barbus* (L.) (Micha 1971c). En continuité avec les travaux de cet auteur, nous avons entrepris dans l'Ourthe et ses affluents ainsi que dans la Berwine, une étude générale de la dynamique et de la production des populations de poissons Cyprinidae et principalement des quatre espèces les plus abondantes : le Barbeau, *Barbus barbus* (L.), le Chevaine, *Leuciscus cephalus* (L.), le Hotu, *Chondrostoma nasus* (L.) et la Vandoise, *Leuciscus leuciscus* (L.). Le choix des Cyprinidae se justifie actuellement par le fait que de nombreux aspects de leur écologie sont encore très mal connus, la plupart des études réalisées jusqu'à présent ayant pour objet des espèces à valeur économique comme les Salmonidae, les Esocidae (Brochet), les Percidae (Perche) et certains Cyprinidae de pisciculture (Carpe) ou de pêche (Brême, Gardon).

Dans la première phase de notre recherche, nous avons étudié ces quatre espèces au point de vue de l'âge et de la croissance. Ces deux problèmes présentent une importance et un intérêt considérables sur le plan méthodologique (estimation de l'âge) et sur le plan écologique. La croissance est en effet un paramètre clé de la dynamique d'une population de poissons par son influ-

ence sur la fécondité, la mortalité et la production de celle-ci, en tant qu'agent principal de la régulation de la densité de population, du fait aussi de son étroite dépendance vis-à-vis des facteurs biotiques et abiotiques de l'environnement (voir Nikolskii, 1969, 1963 et Gerking, 1967).

Cet article est consacré à un exposé détaillé des résultats de notre étude sur l'âge et la croissance de la Vandoise; nous insistons particulièrement sur les aspects méthodologiques du problème.

La Vandoise, *Leuciscus leuciscus* (L.), se distribue largement dans toute l'Europe continentale au Nord des Alpes et des Pyrénées (sauf dans une grande partie de la Scandinavie) ainsi qu'en Angleterre où elle est autochtone et en Irlande où elle a été introduite (Day, 1889, Spilman, 1961, Thieneman, 1950). Espèce appartenant au groupe écologique des poissons rhéophiles (Cyprinidae d'eau vive de Huet), la Vandoise présente dans les rivières une distribution longitudinale étendue : on la trouve dans la zone salmonicole, dans la zone à Barbeau dont elle est typique et à l'intérieur de laquelle elle caractériserait une sous-zone du Gardon (Penczak, 1967), enfin dans la zone basse des rivières et même dans les eaux saumâtres des estuaires. Elle vit également dans certaines eaux stagnantes (Spilman 1961). Toutefois, malgré cette très large distribution, et sans doute en raison de son faible intérêt économique, la Vandoise est une espèce qui a été relativement peu étudiée. Les principaux aspects de son écologie déjà envisagés, sont, à côté des problèmes généraux de distribution géographique, de répartition écologique et de systématique (voir Penczak, 1967 et Krupka, 1969), la densité la stabilité et la mortalité des populations (Williams, 1965), l'âge et la croissance (Hartley, 1947, a et b, Healy, 1956; Mann K. H., 1965; Mann R. K. H., 1967; Williams, 1967; Penczak, 1967; Cragg-Hines et Jones, 1969; Krupka, 1969); la production des populations (Mann K. H., 1965; Mann, R. K. H., 1967; Mathews, 1971), les conditions et modalités de la reproduction (Bourgeois, 1963; Kennedy, 1969; Penczak, 1967), le régime alimentaire (Hartley, 1947; Mann K. H., 1965; Cragg-Hine, 1963).

II. DESCRIPTION DES RIVIÈRES ÉTUDIÉES

Les rivières sur lesquelles porte cette étude, l'Ourthe et la Berwine, sont des affluents de la Meuse, d'importance très différente mais relativement comparables au point de vue physico-chimique et biologique. Des informations complètes sur les caractéristiques topographiques, physiographiques et biologiques de ces rivières peuvent être trouvées dans les travaux de Huet (1942, 1950), de Huet et Timmermans (1966) et de Micha (1970 a, b, 1971 a, b, c) pour l'Ourthe et de Philippart (1970) pour la Berwine.

OURTHE.

Rappelons brièvement que l'Ourthe, grosse rivière dans la classification de Huet (1949), naît de la confluence de l'Ourthe occidentale et de l'Ourthe orientale, longues chacune d'environ 50 km et prenant leur source à une altitude de 500 m, au centre du plateau Ardennais constitué de roches acides qui communiquent à l'eau un pH nettement acide (pH 5.5) avec de faibles réserves alcalines. L'Ourthe s'écoule sur une distance de 135 km jusqu'à Liège (alt. 64 m) où elle se jette dans la Meuse. En traversant successivement des assises géologiques acides et alcalines et grâce à l'apport de petits affluents alcalins, le pH de l'eau et sa charge en éléments alcalins augmente pour atteindre dans la zone à Barbeau supérieure à laquelle s'est limitée cette étude des valeurs présentées dans le tableau 1. Cette portion de la rivière de pente moyenne comprise entre 1,08 et 1,51 p/1000 et de largeur et de profondeur variant respectivement de 20 à 50 M et de 0 à 2 m correspond au 83 derniers km du cours inférieur.

Dans cette zone, le substrat rocheux-caillouteux des rapides est colonisé par des populations très denses d'algues vertes et bleues ainsi que par la macrophyte amarée *Ranunculus fluitans* Lmk dont le degré de recouvrement varie, selon les stations, entre 20 et 50 % de la surface. La mésofaune benthique des rapides est diversifiée et comprend en moyenne 30 taxons par station, dont la biomasse varie entre 110,9 et 311,2 kg/ha (Micha, 1970b, 1971a). L'ichthyofaune de l'Ourthe est représen-

tée par 24 espèces appartenant à 10 familles (Micha, 1971b; Huet et Timmermans, 1966). Dans les rapides de la zone à Barbeau, les *Cyprinidae* représentent en moyenne 50 % du nombre des espèces et près de 70-80 % de leur biomasse (poids frais). Malgré des effectifs relativement faibles (3,5 %), le Barbeau, *Barbus barbus* (L.) constitue la moitié (52 %) de la biomasse piscicole. Viennent dans l'ordre décroissant de leur biomasse, la Truite, *Salmo trutta* (L.), le Hotu, *Chondrostoma nasus* (L.), le Chevaine, *Leuciscus caphalus* (L.), la Vandoise, *Leuciscus leuciscus* (L.), le Goujon *Gobio gobio* (L.), l'Ombre, *Thymallus thymallus* (L.), l'Anguille, *Anguilla anguilla* (L.) et le Gardon, *Rutilus rutilus* (L.). La Loche Franche, *Noemacheilus barbatulus* (L.), le Chabot, *Cottus gobio* (L.) et le Vairon, *Phoxinus phoxinus* (L.) sont très abondants. L'Ablette de rivière, *Alburnus alburnus* (L.) est assez rare tandis que l'Ablette spiralin, *Alburnoides bipunctatus* (Bl.) et l'Épinoche, *Gasterosteus aculeatus* (L.), sont communes. Le Brochet, *Esox lucius* L. et la Perche, *Perca*

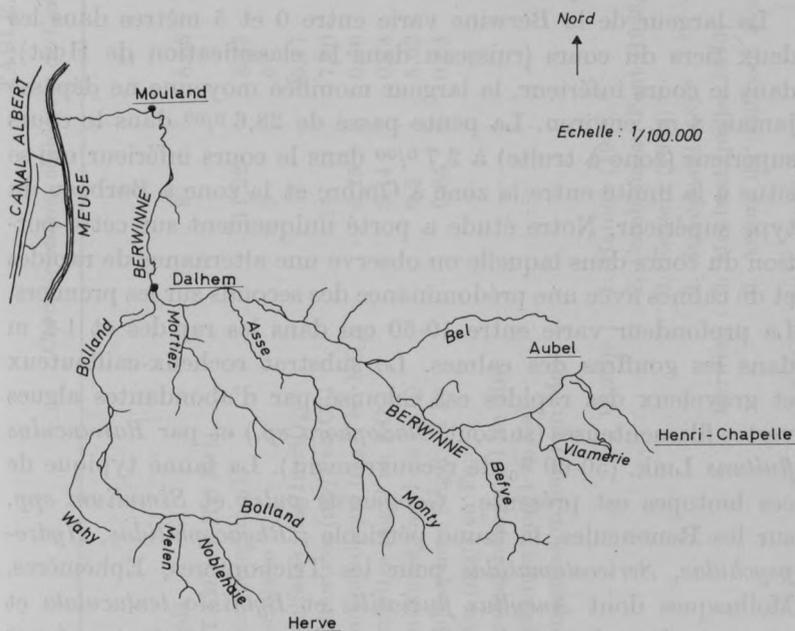


Fig. 1. — Réseau hydrographique de la Berwinne.

fluviatilis (L.) sont peu fréquents dans les rapides prospectés. (Micha 1971b).

BERWINE. (Fig. 1).

La Berwine coule sur une distance d'environ 29 km à travers les prairies et les vergers du Pays de Herve. Depuis sa source (alt. 270 m) jusqu'à sa confluence avec la Meuse près de Visé (alt. 54 m), elle reçoit de nombreux affluents et traverse successivement des terrains Crétacés, Carbonifériens et Dévonien ce qui entraîne l'alcalinité élevée de l'eau (pH = 8.1; Tam = 3) et une grande richesse en éléments et composés minéraux (tableau 1).

La Berwine a subi en 1966 et en 1967 une importante pollution organique (eaux usées de laiterie) aux graves conséquences piscicoles (Micha et Ruwet, 1970; Philippart 1970). Au moment où cette étude a été réalisée, il ne subsistait plus au point de vue chimique qu'une légère pollution à caractère domestique, dans les localités principales traversées.

La largeur de la Berwine varie entre 0 et 5 mètres dans les deux tiers du cours (ruisseau dans la classification de Huet); dans le cours inférieur, la largeur mouillée moyenne ne dépasse jamais 8 m. environ. La pente passe de 28,6 ‰ dans le cours supérieur (zone à truite) à 2,7 ‰ dans le cours inférieur qui se situe à la limite entre la zone à Ombre et la zone à Barbeau du type supérieur. Notre étude a porté uniquement sur cette portion du cours dans laquelle on observe une alternance de rapides et de calmes avec une prédominance des seconds sur les premiers. La profondeur varie entre 10-50 cm dans les rapides et 1-2 m dans les gouffres des calmes. Le substrat rocheux-caillouteux et graveleux des rapides est colonisé par d'abondantes algues vertes filamenteuses (surtout *Cladophora sp.*) et par *Ranunculus fluitans* Lmk. (50-60 % de recouvrement). La faune typique de ces biotopes est présente : *Gammarus pulex* et *Simulium spp.* sur les Renoncules, la faune pétricole : *Rhyacophilidae*, *Hydropsychidae*, *Sericostomatidae* pour les Trichoptères, Ephémères, Mollusques dont *Ancylus fluviatilis* et *Bythinia tentaculata* et *sangsues*. Le substrat des calmes, sablo-vaseux, est occupé par les Oligochètes, les larves de *Chironomidae* et d'autres espèces

TABLEAU 1

Caractéristiques chimiques de l'eau dans l'Ourthe e a Berwine

	1	2	3	4	5	6
pH	8	8,05	8,20	7,50	8,1	8,18
TAM (ml Hcl N/1)			—	1,02	4	3,02
oxygène (mg/l)	11,22	8,47	8,68	14,16	9,60	10,04
sulfures	0	0	0	0	0	0
sulfates (mg/l en SO ₄)	—	25,87	24,37	18,75	156	78
chlorures (mg/l en Cl')	14	17,50	14	18,46	29	20
ammoniaque (mg/l en NH ₄)	0,25	0,36	0,33	0,72	0,25	0,16
nitrites (mg/l en NO ₂)	0,14	0,14	0,14	0,040	0,235	0,045
nitrates (mg/l en NO ₃)	6,5	5,92	6,72	11,75	11,87	9,80
phosphore (mg/l en P)	0,65	0,63	0,95	1.	—	6,17
fer (mg/l en Fe)	—	—	—	0,048	0,472	0,415
manganèse (mg/l en Mn)	—	—	—	0	0,092	0,045
calcium (mg/l en Ca)	—	—	—	14,62	95,175	77,197
magnésium (mg/l en Mg)	—	—	—	6,90	15,106	7,55

Ourthe : 1. Hamoir (1968) *
 2. Comblain-au-Pont (1968) *
 3. Esneux (1968) *
 4. Streupas (1968) *

Berwine : 5. Moulant (juillet 1970)
 6. Amont du confluent avec la Befve (Juillet 1970).

* Voir Micha, 1970a.

L'ichthyofaune du cours inférieur de la Berwine (Mouland) ne diffère pas qualitativement de celle de l'Ourthe. Toutefois, l'abondance relative des espèces, mesurée par leur nombre et leur biomasse, diffère considérablement, *Barbus barbus* (L.) *Salmo trutta* L. et *Thymallus thymallus* (L.), espèces très abondantes dans les rapides de la zone à Barbeau de l'Ourthe (69 % de la biomasse totale) sont présents dans la Berwine en très faible densité (3,4 % de la biomasse). Par contre, le Gardon, *Rutilus rutilus* (L.) représente près de la moitié de la biomasse piscicole et est l'espèce dominante en nombre et en poids. Se succèdent par ordre décroissant de biomasse : *Leuciscus cephalus* (L.) (19,5 %), *Chondrostoma nasus* (L.) (10 %), *Leuciscus leuciscus* (L.) (7,1 %) *Gobio gobio* (L.) (6,4 %) *Anguilla anguilla* (L.) (6 %), *Perca fluviatilis* L. (3,5 %). *Noemacheilus barbatulus* (L.) et *Gasterosteus aculeatus* L. sont très communes et *Alburnus alburnus* (L.) *Phoxinus phoxinus* (L.) et *Alburnus alburnoides* (Bloch) communes. *Cottus gobio* (L.) et *Scardinius erythrophthalmus* (L.) sont assez rares.

III. MATÉRIEL D'ÉTUDE ET MÉTHODES D'ÉCHANTILLONNAGE ET D'ANALYSE

Tous les poissons qui font l'objet de cette étude ont été capturés par la méthode de pêche électrique au moyen d'un groupe électrogène de marque Sabo (Type 6.700, puissance 6,7 kWatts) produisant un courant continu de 220 volts et d'intensité variant de 0,5 à 3 ampères suivant la conductivité de l'eau et les caractéristiques du substrat de la rivière.

Le tableau 2 donne le détail des captures de Vandoises effectuées dans l'Ourthe et la Berwine entre août 1969 et Juin 1970. Tous les échantillons de l'Ourthe proviennent exclusivement des rapides de la zone à Barbeau ; ceux de la Berwine proviennent de biotopes mixtes de cette même zone. On note, suivant les stations, de grandes variations dans l'abondance des captures, qui dans l'Ourthe restent en général toujours très faibles (cf. Micha 1971b).

TABLEAU 2

Échantillons de Vandoises récoltés dans l'Ourthe et la Berwine en 1969 et 1970.

Pêche ou lot n°	Rivière Localité	Date	N*
<i>Ourthe</i>			
1	Chanxhe (Pont)	12-8-1969	0
2	Comblain-au-Pont I	16-9-1969	1
3	Comblain-au-Pont II	16-9-1969	5
4	Fêchereux	23-9-1969	49
5	Rivage (embouchure Amblève)	25-9-1969	26
6	Hamoir-Lassus	3-10-1960	14
7	Hamoir (aval)	7-10-1969	13
8	Hony (Barrage)	11-10-1969	8
9	Bomal	16-10-1969	12
10	Fronville	20-10-1969	138
11	Esneux	22-10-1969	0
12	Bomal (embouchure de l'Aisne)	27-3-1970	2
13	Bomal (Aisne)	22-4-1970	4
14	Hamoir (embouchure Neblon)	30-4-1970	1
15	Rivage (Amblève aval barrage)	6-5-1970	4
16	Hotton	13-5-1970	19
17	Bomal	15-6-1970	—
			296
<i>Berwine</i>			
18	Mouland I	5-9-1969	89
19	Mouland II	10-10-1969	78
20-21	Mouland III	16 et 17- 6-1970	73
			240

* les alevins (L.t. < 0.8 cm) n'ont pas été dénombrés systématiquement et ne sont pas repris dans ce tableau.

Au cours des pêches 20 et 21 dans la Berwine, nous avons procédé à une estimation de la densité et de la biomasse absolues des populations par la méthode des efforts de pêche successifs (Two catch method, Seber et Le Cren, 1967).

Tous les poissons capturés sont dénombrés, mesurés et pesés (après anesthésie dans un bain de MS 222 à 0,20 gr/l), exceptés les individus de petite taille (L.t. < 80 mm), trop abondants dans certaines stations pour faire l'objet d'une manipulation systématique. Dans ce cas, un sous-échantillon des alevins est toujours prélevé, conservé dans du formol à 4 % et étudié de manière plus précise au laboratoire.

On mesure la longueur totale des poissons (*longitudo totalis*, L.t.) entre l'extrémité du museau placé contre la butée d'une règle graduée en mm et l'extrémité du plus grand lobe de la nageoire caudale étalée en position naturelle. L'erreur absolue sur ces mesures est estimée à 0,5 cm maximum. Sur quelques lots d'individus, deux longueurs ont été mesurées :

- la longueur totale (L.t.);
- la longueur à la fourche (« Fork length », L.f.) entre l'extrémité la plus antérieure du museau et l'échancrure médiane de la nageoire caudale. Le calcul de la relation $L.f. = 0,94 L.t.$ permet la comparaison de nos résultats avec ceux obtenus par d'autres auteurs et exprimés en L.f.

Les poissons sont pesés individuellement au moyen de pesons de marque Salter dont la gamme de poids varie de 0 à 200 gr et de 0 à 1000 gr. L'erreur absolue sur les pesées est d'environ 5 gr., les individus étudiés pesant rarement plus de 200 gr.

Le sexe des poissons n'a pas été systématiquement déterminé en raison du dimorphisme sexuel peu prononcé et afin d'éviter par des captures définitives toute perturbation importante dans les stations choisies pour l'étude de la densité des populations. Toutefois, le sexe et le degré de maturation sexuelle des poissons recueillis en 1970, au moment de la reproduction, ont été déterminés soit par simple examen morphologique externe chez les poissons ovés ou laités, soit après dissection et examen macroscopique des gonades.

Le tube digestif des poissons disséqués est prélevé et conservé

dans une solution formolée à 10 % en vue de l'examen ultérieur du contenu digestif et des parasites.

Des lots d'écaillés destinées à l'estimation scalimétrique de l'âge et à l'étude de la croissance sont régulièrement prélevés dans un sous-échantillon des Vandoises capturées. Tous les poissons de taille supérieure à 180 mm L.t., peu abondants, sont systématiquement retenus pour le prélèvement d'écaillés. Dans les classes de longueur inférieures, toutes bien représentées dans les captures, on retient pour le prélèvement d'écaillés un sous-échantillon minimum de 12 poissons par classe de longueur de deux centimètres (Vibert, 1963). En moyenne, nous prenons autant que possible une quinzaine de poissons par classe de deux centimètres. Les écaillés, au nombre de 4 à 5, sont prises au moyen d'une pincette dans les deux premières rangées d'écaillés au-dessus de la ligne latérale gauche, à hauteur de l'anus. La qualité des écaillés (régularité de la forme, absence de régénération, etc...) prélevées sur les poissons de taille supérieure à 180 mm est régulièrement vérifiée au moment de l'opération : on réduit ainsi toute perte d'information sur des individus âgés naturellement peu nombreux et d'un grand intérêt.

Les écaillés sont conservées jusqu'au moment de leur étude, soit au congélateur, soit à sec dans des récipients ou dans des pochettes en papier soigneusement étiquetés. Au moment de leur étude, les lots d'écaillés de chaque poisson sont nettoyées à l'eau, séchées, placées entre deux lames microscopiques réunies par une bande de papier adhésif transparent et observées au binoculaire (5-40 ×).

Estimation de l'âge.

L'âge de la Vandoise a été estimé par la méthode Petersen et par la méthode scalimétrique; ces deux méthodes ont été comparées.

Dans la méthode Petersen, on établit graphiquement la distribution de la fréquence des longueurs des poissons dans les échantillons récoltés. Dans une telle distribution, toujours plurimodale, chaque mode significatif permet de localiser un groupe d'âge de la population; les poissons dont la taille est située au voisinage d'un mode sont placés dans le groupe d'âge

correspondant (voir Tesch, 1968). Les captures opérées dans les diverses localités n'étant jamais suffisamment abondantes pour être traitées séparément, tous les échantillons récoltés en Septembre et Octobre 1969 ont été regroupés en un lot unique. Dans la Berwine, le regroupement d'échantillons d'origine spatiale différente ne pose pas de problème puisque tous proviennent d'une même localité, Mouland. Dans l'Ourthe par contre, les échantillons proviennent de différentes localités parfois distantes de plusieurs dizaines de Km. : on court ainsi le risque de regrouper des poissons ayant des croissances différentes. Il faut souligner cependant que toutes les stations prospectées sont situées dans la zone à Barbeau supérieure et présentent une grande similitude de facies physiographique, physico-chimique, floristique et faunistique, garantissant dans une large mesure la similitude des conditions de vie et de croissance pour les poissons et celle de la structure de leurs populations. Par ailleurs, la croissance des poissons de nos régions est considérablement ralentie dès septembre, ce qui autorise le regroupement des échantillons de Septembre à Octobre.

Les estimations de l'âge par la méthode Petersen reposent sur des considérations statistiques et sont souvent approximatives, particulièrement lorsque les modes de la distribution sont rapprochés ou partiellement superposés (poissons à croissance lente, poissons des groupes d'âge supérieurs, échantillons petits). Nous avons donc eu recours à la méthode scalimétrique qui permet l'estimation de l'âge individuel des poissons grâce à la lecture des écailles. Le principe général de cette méthode, d'ailleurs non limitée aux poissons, est simple (voir DE BONT, 1967). Il est possible en effet d'estimer l'âge d'un organisme vivant lorsque celui-ci possède des structures anatomiques rigides, durables et à croissance continue et plus ou moins illimitée qui subissent à intervalles réguliers et constants des modifications morphologiques permanentes. Celles-ci sont produites sous l'effet de variations périodiques cycliques de facteurs physiologiques endogènes (cycle de croissance, cycle de reproduction) et/ou de facteurs de l'environnement naturel (température, photopériode, facteurs trophiques). Il en résulte la formation de stries ou de marques de croissance, (généralement annuelles dans les régions tempérées

et froides) dues aux variations saisonnières de la vitesse de croissance des structures considérées. Chez les poissons, les écailles, les otolithes (sagitta), les os operculaires, les os de la ceinture scapulaire, les rayons épineux des nageoires présentent de telles propriétés et sont donc très largement utilisés pour l'estimation de l'âge. (On peut trouver un complément d'information sur cette méthode dans l'ouvrage de Chugunova, 1963 et les articles de De Bont, 1967, Bryugzin, 1963 et Tesch, 1968).

Les estimations de l'âge par la méthode scalimétrique reposent sur une connaissance précise de la morphologie des écailles. Les écailles de la Vandoise sont décrites et les critères de reconnaissance des marques annuelles de croissance sont exposés dans le chapitre des résultats. Nous avons adopté la terminologie suivante.

Focus, nucleus ou foyer. Le focus est le point focal de l'écaille autour duquel sont disposés les circuli et vers lequel convergent les radii (Planches I, II et III).

Circuli (rings, striae, sclerites, growth rings, ridges). Les circuli sont des crêtes osseuses concentriques couvrant la face supérieure de la plupart des écailles des poissons téléostéens. Ils apparaissent sous la forme d'étroites lignes sombres concentriques qui marquent les stades successifs de la croissance marginale de l'écaille.

Radii. Les radii sont des canaux radiaires situés dans la couche supérieure compacte de l'écaille; les radii primaires sont issus du focus et joignent le bord de l'écaille, les radii secondaires prennent naissance à l'extérieur du focus, à différents niveaux de l'écaille. Le nombre et la disposition des radii sur l'écaille sont des caractéristiques spécifiques.

Zone annuelle de croissance (annual zone). Une zone annuelle de croissance est une région concentrique de l'écaille correspondant à une année entière de croissance.

Anneau de croissance (band, band of rings) : Un anneau de croissance correspond à une étroite région concentrique de l'écaille formée pendant une certaine période de l'année. Dans les régions tempérées et froides une zone annuelle de croissance comprend en règle générale deux anneaux de croissance :

un anneau de croissance rapide (fast growth band ou band of wide rings) formé de circoli largement espacés (circoli de croissance rapide ou wide rings) constituant un anneau clair et ii) un anneau de croissance lente (slow growth band ou band of narrow rings) formé de circoli densément rapprochés (circoli de croissance lente ou narrow rings) constituant un anneau plus sombre. Ces termes éliminent toute référence aux éventuelles saisons correspondant aux phases de croissance rapide et lente.

Chez de nombreuses espèces, la croissance rapide se produit au printemps et au début de l'été et la croissance lente en automne et en hiver. On emploie alors les termes « anneau de croissance estival » ou « anneau clair estival » (summer band) et « anneau de croissance hivernal » ou « anneau sombre hivernal » (winter band) pour désigner respectivement les anneaux de croissance rapide et lente. C'est le cas chez les *Salmonidae* (Jones 1953). La terminologie la plus générale est toutefois recommandée par Berg et Grimaldi (1965) lorsque la périodicité de l'apparition des anneaux de croissance lente et rapide n'est pas rigoureusement établie ou respectée.

Check. Le terme « check » désigne toute interruption dans la disposition régulière des circoli, utilisée pour estimer l'âge des poissons (Cfr. Cragg-Hines et Jones, 1969).

Annulus (annual mark). Les annuli sont des marques annuelles de croissance utilisées pour l'estimation de l'âge.

L'annulus au sens strict n'est pas une structure particulière de l'écaille, comme le circulus ou le radius, mais est défini par Berg et Brimaldi (1965) comme étant la ligne idéale de discontinuité entre deux zones annuelles de croissance successives. Cette discontinuité, qui correspond chez la plupart des poissons des régions tempérées et froides à un arrêt hivernal de la croissance de l'écaille (d'où l'expression stop growth annulus ou annulus de fin de croissance proposée par Berg et Grimaldi, 1965), est soulignée par un ensemble de structures et de caractères morphologiques (succession contrastée d'un anneau sombre de croissance lente hivernale et d'un anneau clair de croissance estivale rapide, cutting-over, érosion etc ..., voir chapitre IV). Ces caractères sont variables selon les espèces et chez une même

espèce selon l'âge du poisson, son origine, voire selon la région de l'écaille considérée.

Au sens large, annulus est synonyme de check et désigne une interruption annuelle dans la disposition régulière des circuli, résultant soit d'une discontinuité de croissance (annulus au sens strict) soit d'une autre perturbation (ralentissement de la croissance, érosion) produite, par exemple, au moment de la reproduction (marque de fraie).

Erosion. Les érosions qui affectent systématiquement ou occasionnellement les écailles des poissons consistent en une résorption du tissu marginal de l'écaille sur une partie plus ou moins grande de son pourtour. Les érosions sont en relation avec divers facteurs; privation de nourriture pendant l'hiver, avitaminose (Wallin, 1957), reproduction (Jones, 1953), pollution, accident etc ...

Faux annulus, annulus accessoire, double annulus (false check).

Toute modification brusque des conditions de l'environnement du poisson (chute estivale de la température, pollution, migration avec changement de milieu) et toute perturbation naturelle ou accidentelle de son milieu intérieur (produite par une maturation sexuelle, une modification du régime alimentaire, une maladie, une blessure, un parasite) entraînent un ralentissement de la croissance de l'écaille et la formation sur celle-ci d'une marque pouvant présenter l'aspect d'un annulus et être confondu avec lui.

Ces faux annuli, double annuli ou annuli accessoires sont en général irréguliers, discontinus et rarement disposés de manière parfaitement concentriques. Lorsqu'ils résultent d'un accident local, une blessure de faible importance par exemple, les faux annuli n'apparaissent que sur un nombre limité d'écailles.

Marques de fraie. Les marques de fraie (spawning marks) sont des annuli vrais ou le plus souvent des annuli accessoires résultant généralement d'érosion et produits au moment de la reproduction du poisson.

Annuli larvaires. Les annuli larvaires (fry ou larval rings, Nikolskii, 1963) sont des faux annuli observables chez certains

poissons en-deça du premier annulus vrai; leur apparition est liée à un changement de régime alimentaire au cours des premiers stades de la vie (passage d'un régime planktonophage à un régime benthophage par exemple). Leur reconnaissance est difficile.

Régénération. Les écailles perdues accidentellement et les portions d'écaille perdues suite à une érosion importante, sont régénérées mais de manière anarchique : les circuli, radii et annuli perdus ne sont jamais reconstitués. Les zones de régénération sont très caractéristiques et aisément reconnaissables.

Notation de l'âge. L'âge individuel des poissons est estimé à partir du nombre d'annuli vrais et désigné par les signes conventionnels 1+, 2+, 3+ etc ... (Tesch, 1968) : le chiffre arabe désigne le nombre d'années de croissance entières (nombre d'annuli) et le signe + symbolise la croissance au-delà du dernier annulus. Les groupes d'âge réunissant tous les poissons de même âge sont désignés de la même manière.

Les écailles déformées, régénérées, opaques ou présentant des annuli indistincts ou douteux, des annuli accessoires, des traces importantes d'érosion sont éliminées : on évite ainsi des estimations d'âge (et des mesures scalimétriques) erronées et qui présentent d'autant plus à conséquence que les échantillons sont petits.

La validité des estimations scalimétriques de l'âge est vérifiée par comparaison avec les résultats de la méthode Petersen et par l'étude de la croissance saisonnière des écailles qui met en évidence la périodicité de l'apparition des marques annuelles.

Calcul de la croissance.

Nous avons étudié la croissance de la Vandoise par la méthode du rétro-calcul (back-calculation). Du fait de la faible densité de population de la Vandoise dans l'Ourthe, nous ne disposions pas d'échantillons mensuels importants et représentatifs des différents groupes d'âge. Dans ces conditions, il n'était pas possible d'entreprendre une étude détaillée de la croissance saisonnière en suivant l'évolution mensuelle de la taille et du poids moyens des groupes d'âge (Méthode Petersen). Il était

par ailleurs intéressant de tester chez la Vandoise la méthode du rétro-calcul rarement appliquée à cette espèce (Krupka 1969).

Rappelons brièvement le principe de cette méthode décrite et discutée dans de nombreux ouvrages et articles (Tesch, 1968, Chugunova, 1963, De Bont, 1967, Whitney et Carlander, 1956, Le Cren, 1947, Briugzin 1963).

La méthode du rétro-calcul, mise au point par le biologiste norvégien Einar Lea (1910 in Tesch, 1968) est fondée sur l'existence d'un synchronisme entre la croissance du corps d'un poisson (principalement sa croissance linéaire) et la croissance de ses écailles, liées de plus par une relation définie et spécifique ou moins pour chaque population (Briugzin, 1963). Connaissant la relation corps-écaille, on peut grâce aux marques annuelles des écailles, reconstituer l'histoire de la croissance individuelle du poisson. Pratiquement on mesure chez chaque individu, selon une dimension fixée, les distances entre le foyer de l'écaille et les annuli successifs qui correspondent à la fin de chaque année de croissance. On introduit ces valeurs dans une formule qui exprime la relation entre la croissance du corps et la croissance de l'écaille et l'on déduit finalement les tailles corporelles correspondant à chaque annulus.

Les relations corps-écaille sont de trois types (Briugzin, 1963) :

a) *relations linéaires* : la croissance du corps peut être directement proportionnelle ($L = b R$) à celle de l'écaille ou indirectement proportionnelle ($L = a + bR$). L et R sont respectivement la longueur du corps et la longueur de l'écaille; a et b sont des constantes.

b) *relations curvilinéaires* du type puissance ou allométriques ($L = aR^b$) ou polynomiales ($L = a + bs + cs^2$);

c) *sigmoïdes*.

Selon la forme de la relation corps-écaille on emploie diverses formules de rétro-calcul. Dans le cas d'une croissance du type

$L = bR$ on emploie la formule de Lea (1910) : $L_n = L \frac{R_n}{R}$ dans

laquelle L et R sont respectivement les longueurs actuelles du

corps et de l'écaille, R_n et L_n les longueurs de l'écaille au n^e annulus et les longueurs du corps calculées correspondantes. Cette formule de proportionnalité directe ne s'applique qu'à un nombre réduit de cas.

Lorsque la relation corps-écaille est du type $L = a + bR$, on applique la formule de Fraser (1916) et Lee (1920 in Tesch, 1968) : $L_n = c + R_n/R$ ($L-a$) dans laquelle a est un coefficient de correction de la non proportionnalité directe de la relation corps-écaille.

Pour toute croissance relative du type $L = a R^b$ ou sous forme logarithmique : $\text{Log } L = \text{log } a + b \text{ Log } R$, Monastyrski (1930) propose la formule de rétro-calcul : $\text{Log } L_n = \text{log } a + b \text{ Log } R_n$ (a et $b = \text{constantes}$). Diverses modifications ont été apportées à cette formule. Enfin, la formule de Le Cren (1947) : $\text{Log } L_n = \text{Log } L + b (\text{Log } R_n - \text{Log } R)$ ou sous une forme équivalente : $L_n = L R_n^b / R^b$ est une combinaison pour les relations corps-écaille allométriques de la formule de proportionnalité directe de Lea et de la formule allométrique de Monastyrski. Cette formule présente l'avantage d'être à la fois précise et aisée à manipuler.

Les écailles à mesurer sont examinées au moyen d'un microprojecteur réglé au micromètre de manière de fournir un grandissement linéaire constant de 25 fois. L'image est recueillie sur un écran de papier millimétré (15 cm de diamètre). Dans le champ antérieur de la face supérieure de l'écaille, on mesure sur l'image et selon une direction constante (fixée grâce à un système d'axes orthogonaux tracés sur le papier millimétré) les distances entre le focus de l'écaille et son bord antérieur (longueur totale de l'écaille ou radius antérieur Ra) et entre focus et les annuli successifs (longueurs R_1, R_2, R_3 etc ...) Pour chaque individu, 3 écailles régulières sont mesurées à partir desquelles on calcule des moyennes.

Les mesures d'écaille sont exprimées en $\text{mm} \times 25$. Pour calculer les relations corps-écaille, les longueurs d'écailles (en $\text{mm} \times 25$) sont groupées en classes par intervalle de 5 mm. On détermine alors la longueur moyenne du corps dans les classes de longueur d'écaille constituées. On calcule ensuite par la méthode des moindres carrés la régression de la longueur moyenne du

TABLEAU 3

*Croissance linéaire rétro-calculée de la Vandoise, Leuciscus leuciscus (L.)
dans l'Ourthe*

Classe d'âge	Groupe d'âge	Nombre de poissons	Longueur moyenne à la capture (L.t. en mm)	Longueur moyenne rétro-calculée à la fin de l'année de croissance (L.t. en mm)																
				1	2	3	4	5	6	7	8	9								
1969	0+	24	65 ± 5* (43-80)**																	
1968	1+	24	120 ± 6 (90-131)	51																
1967	2+	43	178 ± 6 (139-210)	67	130															
1966	3+	5	204 ± 24 (166-220)	68	145	184														
1964	5+	15	252 ± 13 (222-266)	71	125	177	219	242												
1963	6+	3	263 ± 13 (250-274)	58	129	175	214	238	256											
1962	7+	7	267 ± 17 (255-275)	61	127	182	209	237	255	263										
1961	8+	2	277 (277-278)	75	127	173	216	237	255	264	272									
1960	9+	1	278	77	137	197	224	247	253	260	268	273								
N = 124 Nombre de poissons utilisés pour le calcul des L _n				100	76	33	28	28	13	10	3	1								
Longueur moyenne générale rétro-calculée				63 ± 2* (59-86)**	130 ± 4 (92-171)	179 ± 6 (144-201)	216 ± 6 (193-235)	240 ± 5 (216-257)	255 ± 5 (239-262)	263 ± 5 (249-269)	271 ± 7 (268-273)	273								
Accroissements linéaires moyens annuels (A _n)				63	67	49	37	24	15	8	8	2								
Vitesse spécifique de croissance, C _l				106,3	37,7	20,7	11,1	6,2	3,1	3	0,7	—								
Vitesse instantanée de croissance G _l				—	0,724	0,320	0,188	0,105	0,061	0,031	0,030	0,007								
Caractéristiques de croissance Ch _l				—	45,61	41,60	33,65	22,68	14,55	7,90	7,89	1,90								
							43,60 juvénile			19,69 adulte		5,00 sénile								

* intervalle de confiance de la moyenne à 95 %.

** limites de variation individuelle.

corps en fonction de la longueur moyenne des classes de longueur d'écaille (Whitney et Carlander, 1956, Le Cren 1947).

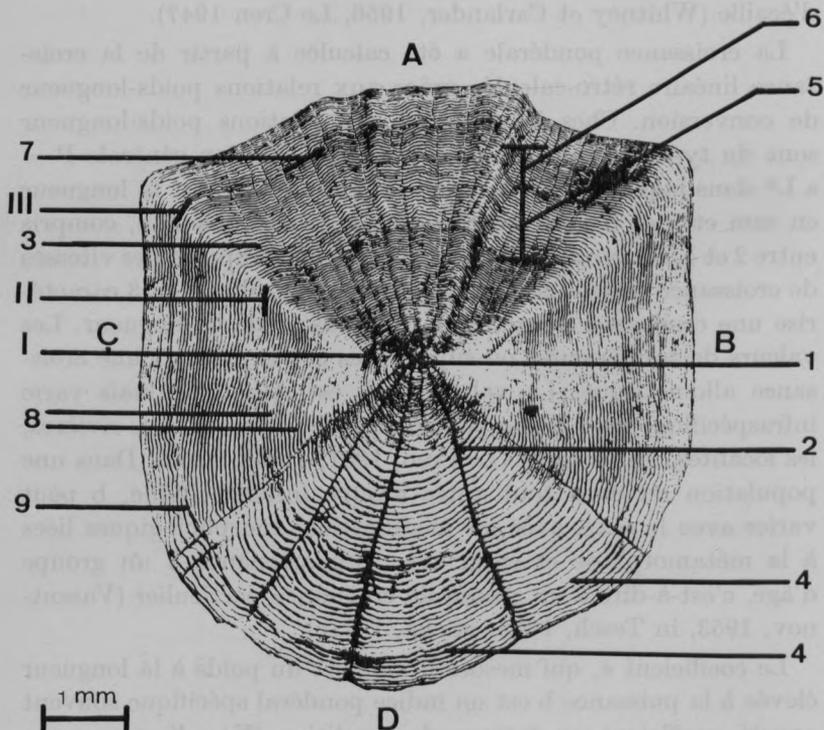
La croissance pondérale a été calculée à partir de la croissance linéaire rétro-calculée grâce aux relations poids-longueur de conversion. Chez les poissons, les relations poids-longueur sont du type puissance et décrites par la relation générale $P = aL^b$ dans laquelle P est le poids en grammes, L est la longueur en mm et a et b sont des constantes. Le coefficient b, compris entre 2 et 4, souvent proche de 3, représente le rapport des vitesses de croissance spécifiques pour le poids et la taille; $b = 3$ caractérise une croissance isométrique du poids et de la longueur. Les valeurs de b inférieures ou supérieures à 3 expriment une croissance allométrique. La valeur de b est spécifique mais varie infraspécifiquement d'une population à l'autre selon les rivières, les localités, les biotopes (Le Cren, 1951, Tesch, 1968). Dans une population ou dans tout autre groupe infraspécifique, b peut varier avec le sexe, avec les modifications morphologiques liées à la métamorphose et enfin avec l'appartenance à un groupe d'âge, c'est-à-dire à un stanza de croissance particulier (Vasentnov, 1953, in Tesch, 1968; Micha, 1971c).

Le coefficient a, qui mesure le rapport du poids à la longueur élevée à la puissance b est un indice pondéral spécifique souvent appelé coefficient ou facteur de condition (K) : K mesure la corpulence du poisson et dépend de multiples facteurs écologiques et physiologiques qui influencent l'état de nutrition et la santé de celui-ci (quantité de nourriture disponible variable avec la saison et le milieu, degré de développement des gonades, actions des parasites, maladies).

Les relations poids-longueur ont été analysées graphiquement puis calculées par un procédé analogue à celui décrit pour le calcul des relations corps-écaille.

Dans les échantillons de septembre et octobre réunis, les longueurs des poissons sont groupées en classes par intervalle de 5 mm; le poids moyen de ces classes est déterminé et la relation entre le poids moyen et la longueur moyenne par classe est calculée (Le Cren, 1954).

PLANCHE I



Pl. I. — Morphologie de l'écaïlle de la Vandoise. Individu de 210 mm L.t., capturé dans l'Ourthe en septembre 1969. Age : 3+. L'écaïlle est vue par sa face supérieure. On distingue quatre champs. Le champ antérieur (A) est recouvert, en position naturelle, par l'écaïlle précédente tandis que les champs latéraux (B = champ dorsal; C = champ ventral) sont en grande partie masqués, en position naturelle, par les écaïlles des rangées dorsales et ventrales. Seul le champ postérieur (D) est découvert en position naturelle : il est protégé par l'épiderme pigmenté.

1 : nucleus.

2 : radius primaire.

3 : radius secondaire.

4 : circuli ou crêtes (lignes sombres).

5 : anneau de croissance rapide (croissance estivale).

6 : anneau de croissance lente (croissance automnale); 5 et 6 constituent la troisième zone annuelle de croissance de l'écaïlle.

7 : annulus; trois annuli sont reconnaissables et notés I, II, III: poisson dans sa quatrième année de croissance. On remarque en périphérie de l'écaïlle dans le champ antérieur un resserrement des circuli qui correspond au ralentissement automnal de la croissance.

8 : circuli intercalaires.

9 : circuli incomplets et recouplement ou cutting-over.

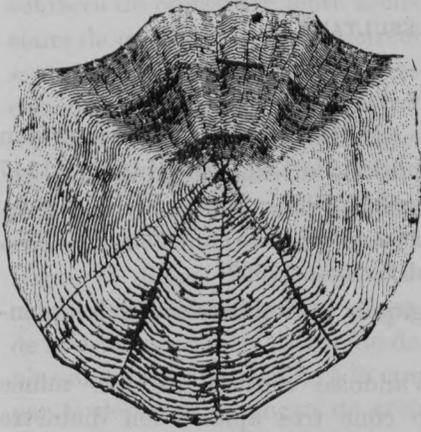


PLANCHE II

Pl. II. — Écaille d'une Vandoise de 160 mm âgée de 2+. Origine : Ourthe, septembre 1969.

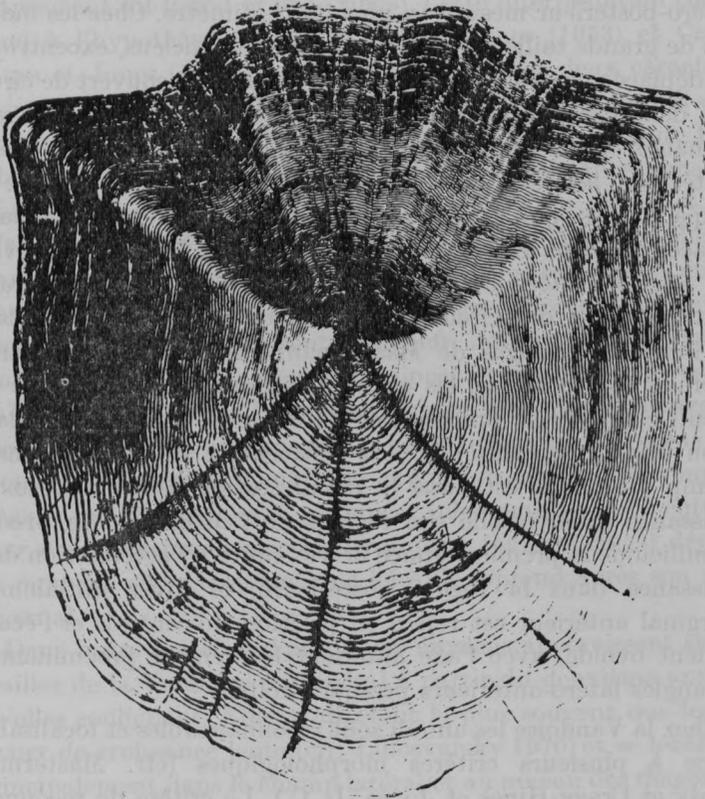


PLANCHE III

Pl. III. — Écaille d'une Vandoise de 280 mm âgée de 10+. Les annuli apparaissent assez distinctement dans le champ antérieur sous l'aspect de liserés clairs dépourvus de circuli. Les érosions qui affectent les champs latéraux entraînent le resserrement des annuli qui deviennent difficilement reconnaissables dans ces champs.

IV. RÉSULTATS

1. *Description des écailles de la Vandoise.*

Les écailles de la Vandoise ont été décrites par Masterman (1923) et utilisées pour l'estimation de l'âge par Hartley (1947 a, b), Healy (1956), Vostradovsky (1961), Mann K. H. (1965), Mann R. K. H. (1967), Williams (1965, 1967), Penczak (1967), Cragg-Hines et Jones (1969) et Krupka (1969).

Leurs caractères morphologiques sont illustrés par les planches I à II.

L'écaille cycloïde de la Vandoise consiste en une mince lamelle osseuse, en forme de cône très aplati; son diamètre antéro-postérieur mesure au plus un centimètre. Chez les individus de grande taille (250 à 300 mm L.t.) le nucleus, excentrique, est déplacé vers le champ antérieur; celui-ci est couvert de circuli très densément rapprochés et est soutenu par cinq à six radii primaires et par de nombreux radii secondaires. Dans le champ postérieur, les radii primaires, puissants, sont au nombre de cinq à six; les circuli, réguliers et continus, y sont plus largement espacés que dans les autres régions de l'écaille. En effet, au niveau des angles postéro-latéraux, à la limite des champs latéraux, s'interrompent des circuli bilatéraux ou intercalaires (bilateral ou intercalary ridges de Masterman, 1923); dans les champs latéraux et antérieurs, les circuli bilatéraux alternent avec des circuli complets se prolongeant autour de l'écaille. Cependant, selon Masterman (L.c.) le fort espacement des circuli dans le champ postérieur est aussi la manifestation d'un processus de croissance différentielle des régions de l'écaille qui se produit au milieu de la première année de vie. Suite à l'accélération de la croissance dans la région postérieure, le foyer initialement marginal antérieur est rejeté en position subcentrale et l'écaille devient ovoïde, avec l'axe antérieur légèrement proéminent et les angles latéro-antérieurs presque droits.

Chez la Vandoise les annuli sont reconnaissables et localisables grâce à plusieurs critères morphologiques (cfr. Masterman, Healy et Cragg-Hines et Jones, L. C.). Le critère de reconnaissance le plus général est la succession contrastée des anneaux

sombres de croissance lente à circuli rapprochés et des anneaux clairs de croissance rapide à circuli espacés (Pl. I). Même en l'absence de différences saisonnières marquées dans l'espacement des circuli — fait assez fréquent chez la Vandoise — la succession régulière de ceux-ci est perturbée de place en place par d'étroits anneaux concentriques de circuli irréguliers, discontinus, dénommés par Masterman « annual rings », « checks » ou « rings » par Hartley et « bands of narrow rings » par Healy, Williams et Cragg-Hines et Jones. Dans cette étude, nous avons interprété ces circuli rapprochés (narrow rings) comme étant la phase initiale de la croissance estivale rapide de l'écaille, succédant de manière plus ou moins discontinue à la croissance hivernale lente et suivie par le dépôt de l'anneau de croissance rapide à circuli espacés proprement dit (band of wide rings). Cette interprétation correspond à l'hypothèse de Wallin (1957), Jones (1953) et Cragg-Hines et Jones (1969). La combinaison de ces deux caractéristiques permet une localisation précise des premiers annuli dans les champs latéraux et surtout dans le champ antérieur. Dans celui-ci, les annuli des dernières années de croissance apparaissent comme de fins liserés clairs, dépourvus de circuli et très réfringents en lumière transmise (« light boundary » de Masterman). Dans le champ postérieur, les deux ou trois circuli mis en place au début de l'année de croissance et correspondant au « band of narrow rings » sont épais (cfr. Jones 1953) et contrastent avec les circuli antérieurs, minces et dessinant un espace clair semi-circulaire. Dans les régions latéro-postérieures de l'écaille, l'annulus se reconnaît à partir de un ou deux ans à la présence d'un grand nombre de circuli incomplets (« incomplete rings » de Masterman), recoupés (phénomène de « cutting-over ») par les premiers circuli complets (narrow rings) déposés au moment où la croissance de l'écaille reprend après son arrêt hivernal.

Dans notre matériel d'étude, les érosions apparaissent sur les écailles de la Vandoise en général à partir du deuxième annulus qu'elles soulignent. Elles n'affectent le plus souvent que les anneaux de croissance lente (cfr. Libosvasky 1970) et se localisent principalement dans le champ latéral et au niveau des diagonales antérieures où leur intensité est maximum. Les érosions sont

faibles dans le champ antérieur et pratiquement inexistantes dans le champ postérieur. Les facteurs responsables des érosions chez la Vandoise — comme d'ailleurs chez la plupart des Cyprinidae — sont fort discutés. Pour certains auteurs (Williams, 1967, Hartley, 1947 a, b, Jones 1953) les érosions sont des résorptions de l'écaille produites au moment de la reproduction et correspondant à des marques de fraie; pour d'autres auteurs (Wallin 1957, Lieder 1959, Libosvasky, 1970) les érosions chez les *Cyprinidae* peuvent apparaître indépendamment de la reproduction par exemple à la suite de mauvaises conditions hivernales de nutrition. Wallin (1957) a produit expérimentalement des érosions chez le Gardon *Rutilus rutilus* (L.) par avitaminose. Nous ne disposons pas actuellement d'informations suffisantes pour prendre position dans cette question en ce qui concerne la Vandoise.

2. Patron saisonnier de croissance des écailles et périodicité de l'apparition des annuli.

L'étude du patron saisonnier de croissance des écailles (voir Gragg-Hines et Jones, 1969, pour la Vandoise, et Libosvasky, 1970, pour la truite, *Salmo trutta*) permet de vérifier que les annuli sont réellement des marques annuelles de croissance dont l'apparition est limitée à une période relativement courte de l'année. Ce type d'étude peut donc apporter une première confirmation du bien-fondé des estimations scalimétriques de l'âge pour une espèce donnée dans un milieu particulier.

Pratiquement, on examine des échantillons mensuels d'écailles pour déterminer l'importance de la croissance de celles-ci au-delà du dernier annulus complet apparent. Pour ce faire, on compte le nombre de circoli extérieurs au dernier annulus dans un champ de l'écaille (région de la diagonale antérieure dorsale chez la Vandoise) et pour chaque échantillon mensuel et chaque groupe d'âge, on exprime les résultats sous la forme de distributions de fréquence du nombre de circoli extérieurs.

En étudiant les échantillons récoltés dans l'Ourthe, à l'embouchure de ses affluents et dans la Berwine en septembre et octobre 1969 ainsi qu'en avril, mai et juin 1970, nous avons construit les histogrammes en bâtonnets de la figure 2 illustrant la crois-

sance saisonnière des écailles aux périodes les plus intéressantes du cycle annuel de croissance.

Dans les classes d'âge 1968 et 1967 de l'Ourthe (groupes 1+ et 2+ en 1969) l'annulus, absent en avril, n'est pas encore apparent à la mi-mai. A cette époque, dans le groupe 2+, le nombre moyen de circuli extérieurs au deuxième annulus

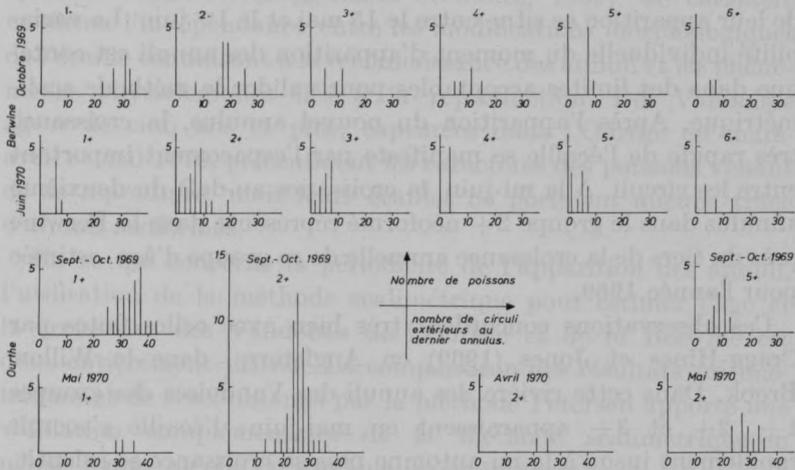


Fig. 2. — Distribution de la fréquence du nombre de circuli extérieurs au dernier annulus sur les écailles de la Vandoise dans l'Ourthe et la Berwine.

($n = 28$) ne diffère pas significativement du nombre correspondant ($n = 25$) observé en 1969 dans ce même groupe d'âge; ceci traduit l'arrêt de la croissance de l'écaïlle — et vraisemblablement celle du poisson — pendant une période hivernale qui s'étend des mois d'octobre et novembre jusqu'au mois de mai de l'année suivante. Ainsi, dans la Berwine, l'annulus périphérique des classes d'âge 1969 et 1968 est parfaitement mis en place à la mi-juin; son apparition remonte à une époque antérieure car le nombre de circuli extérieurs au premier et au deuxième annulus nouvellement constitués est déjà important; cette croissance représente huit et sept circuli contre respectivement trente et dix-neuf circuli dans les groupes d'âge 1+ et 2+ en octobre 1969, soit $1/4$ et $1/3$ de ces nombres. L'examen du maté-

riel récolté au printemps 1971 dans cette même rivière a confirmé qu'à la mi-mai les nouveaux annuli ne sont pas encore apparents.

A partir de ces observations, nous pouvons tirer les conclusions suivantes valables pour l'année 1970. Dans les deux rivières étudiées, c'est au cours des mois de mai et juin que les annuli apparaissent chez les jeunes Vandoises (groupes 1+, 2+, 3+ et 4+); on peut considérer que la date moyenne approximative de leur apparition se situe entre le 15 mai et le 1^{er} juin. La variabilité individuelle du moment d'apparition des annuli est contenue dans des limites acceptables pour valider la méthode scalimétrique. Après l'apparition du nouvel annulus, la croissance très rapide de l'écaïlle se manifeste par l'espacement important entre les circuli. A la mi-juin, la croissance au-delà du deuxième annulus dans le groupe 2+ néoformé représente dans la Berwine près du tiers de la croissance annuelle de ce groupe d'âge, estimée pour l'année 1969.

Ces observations concordent très bien avec celles faites par Cragg-Hines et Jones (1969) en Angleterre, dans le Willow Brook. Dans cette rivière, les annuli des Vandoises des groupes 1+, 2+ et 3+ apparaissent en mai-juin; l'écaïlle s'accroît rapidement jusqu'à la mi-automne puis sa croissance se ralentit, cesse pendant la mauvaise saison et ne reprend qu'au printemps. Par contre, dans d'autres rivières anglaises, les annuli de la Vandoise apparaissent en juin-juillet au moment de la reproduction; ils sont interprétés comme des marques de fraie (Hartley, 1947, Williams, 1967). Dans l'Ourthe et la Berwine, comme dans le Willow Brook, la reproduction de la Vandoise a lieu en mars-avril: l'apparition de l'annulus est donc indépendante de ce phénomène, et ce d'autant plus que les annuli sont parfaitement reconnaissables chez les individus immatures du groupe 1+.

L'examen des résultats relatifs aux poissons des groupes d'âge supérieurs (5+, 6+, etc ...) ne conduit pas à des conclusions précises. Le matériel est naturellement peu abondant, le ralentissement de la croissance avec l'âge réduit le nombre de circuli dans chaque zone annuelle de croissance, les variations saisonnières de l'espacement des circuli sont peu prononcées, de sorte que la localisation des annuli extérieurs et leur interprétation sont toujours difficiles. Dans les groupes d'âge 4+, 5+ et 6+

on trouve, en juin, des poissons dont l'annulus néoformé est clairement apparent, mais la proportion des individus qui n'ont pas encore accédé au groupe d'âge supérieur est importante. Le retard dans l'apparition des marques annuelles chez les poissons âgés par rapport aux jeunes poissons est un fait généralement observé dans la famille des Cyprinidae et en particulier chez la Vandoise (Cragg-Hines et Jones, 1969). Ce caractère confirme l'indépendance entre les modifications morphologiques de l'écaille conduisant à la reconnaissance des annuli et les phénomènes physiologiques liés à la reproduction. Des Vandoises âgées de cinq ans et plus, capturées dans l'Ourthe en mars-avril et mai 1970, présentaient les caractères des poissons venant de se reproduire, mais leurs écailles ne portaient aucune trace d'annuli néoformés.

En ce qui concerne la périodicité de l'apparition des annuli, l'utilisation de la méthode scalimétrique pour estimer l'âge et la croissance des Vandoises de l'Ourthe et de la Berwine est donc entièrement justifié. La comparaison des résultats scalimétriques et de ceux obtenus par la méthode Petersen apporte une validation complémentaire de la méthode scalimétrique en même temps qu'elle en souligne les avantages.

L'histogramme (a) de la figure 3 montre la distribution de la fréquence des longueurs (L.t.) dans le lot unique des Vandoises récoltées dans l'Ourthe en septembre et octobre 1969 (N = 273).

Les pics de la distribution plurimodale désignés par 0+, 1+ et 2+ correspondent respectivement aux groupes d'âge 0+, 1+ et 2+; les longueurs sont distribuées normalement autour d'une valeur modale égale à 67,5 mm pour 0+, 117,5 mm pour 1+ et 177,5 mm pour 2+. Au-delà de 2+, aucun groupe d'âge n'est plus reconnaissable avec certitude. L'histogramme (b) représente la distribution de la fréquence des longueurs dans les différents groupes d'âge différenciés par scalimétrie (sous-échantillon de 124 Vandoises). Les groupes d'âge 0+ (mode 67,5), 1+ (modes 117,5 et 127,5 mm) et 2+ (modes 172,5 mm et 187,5 mm) sont parfaitement distincts, leurs limites externes se superposant à peine. La bonne concordance entre les estimations d'âge obtenues par la méthode Petersen et par la méthode scalimétrique atteste la validité de chacune d'elle; en particulier,

la méthode Petersen donne une sécurité statistique suffisante pour l'estimation de l'âge individuel des jeunes Vandoises (2-3 ans) à partir de leur taille. Dans la Berwine au contraire la méthode Petersen s'avère totalement inefficace : en raison de la

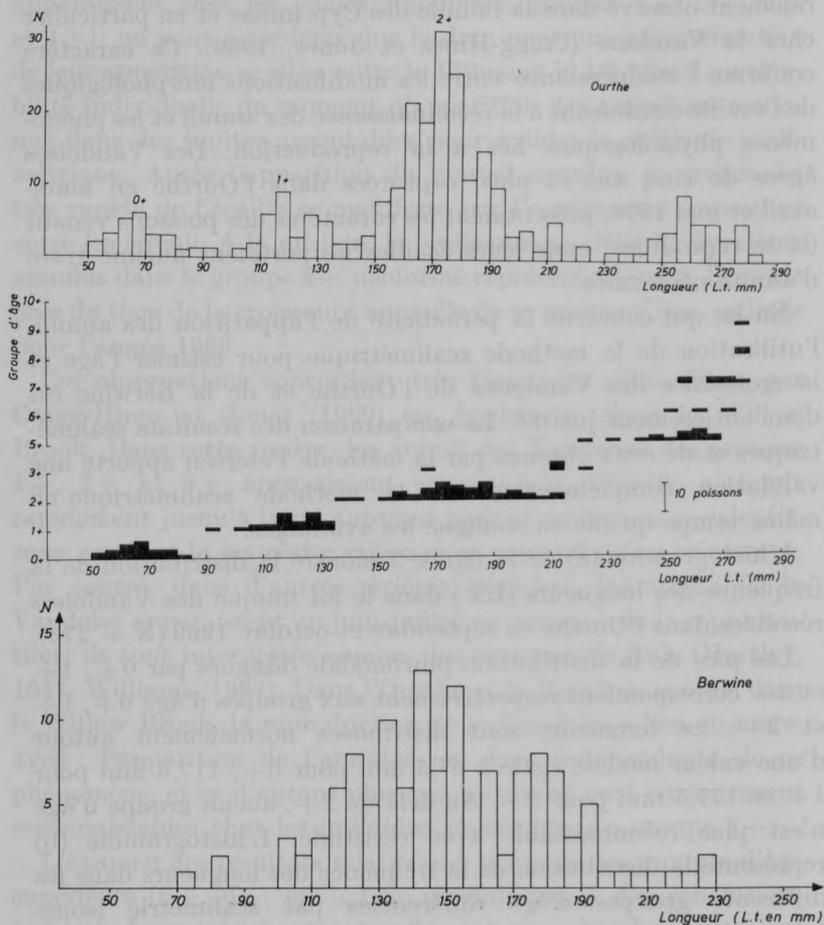


Fig. 3. — Distribution de la fréquence des longueurs (histogrammes Petersen) chez la Vandoise :

- a) échantillons totaux de l'Ourthe ($N = 273$) en septembre-octobre 1969;
- b) groupes d'âge du sous-échantillon de l'étude scalimétrique ($N = 124$)
- c) échantillons totaux de la Berwine et septembre-octobre 1969.

lenteur de la croissance dans cette rivière, les groupes d'âge (exceptés 0+ et 1+) se chevauchent en grande partie (Fig. 3(c)).

3. Structure d'âge des échantillons et de la population.

Dans le sous-échantillon des 124 Vandoises de l'Ourthe dont l'âge est estimé par la scalimétrie, les groupes d'âge sont présents dans les proportions suivantes : 0+ : 18,5 %; 1+ : 17,9 %; 2+ : 34,7 %; 3+ : 4 %; 4+ : 0 %; 5+ : 11,2 %; 6+ : 2,4 %; 7+ : 5,6 %; 8+ : 1,6 %; 9+ : 0,8 % et 10+ : 0,8 %. En admettant que les groupes d'âge sont représentés dans les différentes classes de longueur du sous-échantillon (N = 124) dans les mêmes proportions que dans celles de l'échantillon total (N = 273), on peut aisément déduire la structure d'âge de celui-ci et dans la mesure où il est lui-même représentatif de la population, on peut estimer la structure d'âge moyenne et la biomasse relative des groupes d'âge de la population des Vandoises de l'Ourthe. On obtient donc par extrapolation les nombres absolus et les pourcentages suivants exprimant l'importance relative des groupes d'âge (Fig. 4) :

1+ : 34 (13,7); 2+ : 170 (68,3); 3+ : 8 (3,2); 4+ : 0 (0,0); 5+ : 19 (7,6); 6+ : 4 (1,6); 7+ : 9 (3,6); 8+ : 3 (1,2); 9+ : 1 (0,4); 10+ : 1 (0,4).

Le groupe 2+ est nettement dominant, le groupe 3+ est mal représenté et le groupe 4+ assez curieusement est absent; les groupes d'âge supérieurs (à partir de 5+) ne constituent qu'une faible fraction de la population.

Les proportions des groupes d'âge 0+ et 1+ ne sont pas représentatives de leurs proportions réelles dans les populations où ils sont beaucoup plus abondants. On rappellera que la plupart des alevins du groupe 0+ (L.t. < 80 mm) n'ont pas été systématiquement mesurés et comptés. La méthode de capture par pêche électrique ne permet pas de toute façon d'avoir une idée précise de l'importance absolue de ce groupe d'âge. Le cas du groupe 1+ est différent. Les Vandoises du groupe 1+ dont la taille se situait au moment de leur capture en septembre-octobre aux environs de 10-12 cm, étaient systématiquement comptés et mesurés. Mais on sait par ailleurs que la pêche électrique est sélective quant à la taille des poissons, les petits

individus étant capturés moins aisément que les moyens et que les grands individus. Ainsi, dans la Berwine où règnent des conditions idéales de pêche électrique, la probabilité de capturer des Vandoises de 105 à 155 mm est 0,23 alors que celle de capturer des individus dont la taille est comprise entre 155 et 205 mm est de 0,71. Ces probabilités sont calculées par la méthode de Seber et Le Cren (1967) à partir du rapport $CI/C2$ des captures lors de deux efforts de pêche successifs.

La rareté des Vandoises dont la taille est supérieure à 220 mm (groupe 3+ et plus) est imputable à plusieurs causes. En premier lieu il faut tenir compte de la sélectivité de la pêche électrique résultant de la difficulté d'accès aux zones très rapides ou très profondes de la rivière où se localisent en général les poissons âgés. Cependant, dans la Berwine où ce facteur d'inefficacité n'intervient guère, on observe un phénomène identique : les Vandoises de taille supérieure à 200 mm ne représentent que 5 à 10 % des captures. Une réduction des effectifs due à un accroissement du taux de mortalité résultant de la pêche à la ligne est également possible ; la taille légale de capture de la Vandoise est en effet fixée à 15 centimètres, (Longueur maximum soit $L.t. = \pm 16$ cm) et la pêche peut être un facteur de mortalité important lorsque la densité de la population est faible. Toutefois, la Vandoise n'apparaît pas comme un poisson fort recherché par les pêcheurs. L'explication principale semble être une réduction naturelle des effectifs de ces classes de longueur et de ces groupes d'âge suite à un accroissement du taux de mortalité naturelle à partir de trois-quatre ans, en relation avec l'acquisition de la maturité sexuelle et avec la première fraie qui se produit vers cet âge (voir supra).

Le manque de données concernant les groupes d'âge 3+ et 4+ ne permet pas une estimation du taux de mortalité à divers âges à partir de la distribution d'abondance des différents groupes d'âge, grâce à la méthode de Ricker (« catch curve » Ricker, 1958). On observe cependant le caractère exponentiel décroissant de cette courbe de capture-survie (Fig. 4) en passant du groupe 2+ aux groupes 5+ et 6+. L'allure de la courbe se précise si on considère l'importance des groupes d'âge en biomasse.

Dans une étude sur le Chevaire et le Hotu de l'Ourthe (Philippart, 1970) nous avons également observé que les groupes d'âge 3+ et 4+ étaient représentés par un nombre d'individus

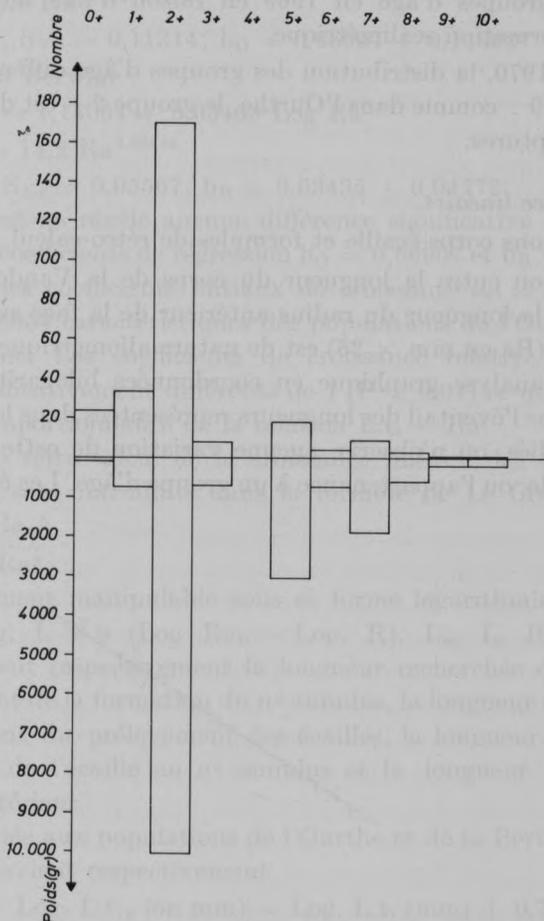


Fig. 4. — Abondance numérique et biomasse des groupes d'âge de la Vandoise dans l'Ourthe en septembre-octobre 1969.

inférieur à celui des groupes d'âge supérieurs 5+ et 6+. L'éventualité d'une erreur systématique dans les estimations scalimétriques de l'âge étant exclue, la seule explication de ce phénomène est d'admettre que les années 1965 et 1966 ont été très

défavorables pour le recrutement de ces trois espèces dans l'Ourthe. Cette hypothèse est à vérifier.

Dans la Berwine, il est difficile de préciser l'importance relative des groupes d'âge en 1969 en raison d'une importante perte d'information scalimétrique.

En juin 1970, la distribution des groupes d'âge diffère peu de celle de 1969 : comme dans l'Ourthe, le groupe 2+ est dominant dans les captures.

4. Croissance linéaire.

a. Relations corps-écaille et formules de rétro-calcul.

La relation entre la longueur du corps de la Vandoise (L.t. en mm) et la longueur du radius antérieur de la face supérieure de l'écaille (Ra en mm \times 25) est de nature allométrique, comme le révèle l'analyse graphique en coordonnées bilogarithmiques (fig. 5). Dans l'éventail des longueurs représentées dans les échantillons étudiés, on n'observe aucune variation de cette relation avec la taille, ou l'appartenance à un groupe d'âge. Les équations

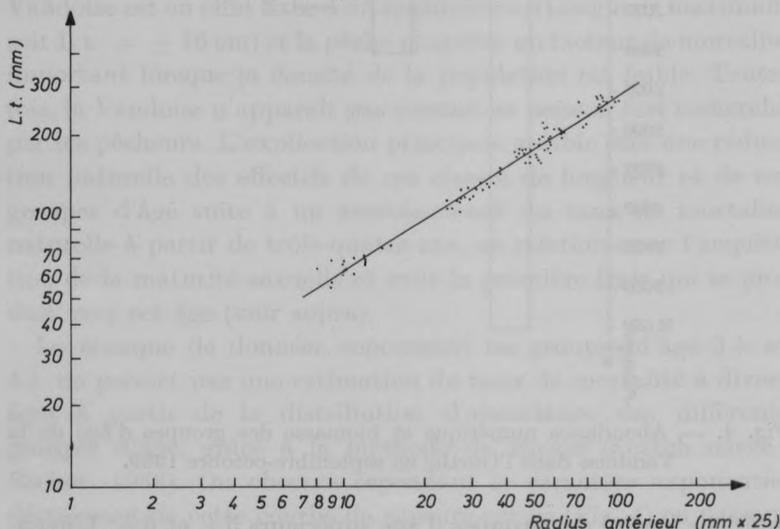


Fig. 5. — Relation entre la longueur du corps et la longueur du radius antérieur de l'écaille (Ra) chez la Vandoise dans l'Ourthe (1969) (coordonnées bilogarithmiques). Les points représentent des valeurs individuelles.

de régression correspondantes sous forme logarithmique et sous forme puissance sont respectivement, pour l'Ourthe :

$$\text{Log. L.t.} = 1,10458 + 0,66907 \text{ Log Ra}$$

$$\text{L.t.} = 13,6 \text{ Ra}^{0,66907}$$

$$N = 127; S_{Yx} = 0,11314; b_O = 0,66907 \pm 0,14602$$

et pour la Berwine :

$$\text{Log L.t.} = 1,15054 + 0,63435 \text{ Log Ra}$$

$$\text{ou L.t.} = 14,2 \text{ Ra}^{0,63435}$$

$$N = 45; S_{Yx} = 0,05567; b_B = 0,63435 \pm 0,04772.$$

Le t-test ne révèle aucune différence significative ($P > 0,05$) entre les coefficients de régression $b_O = 0,66907$ et $b_B = 0,63435$, ni entre les coefficients initiaux de croissance $a_O = 1,50458$ et $a_B = 1,15054$ caractéristiques des populations de l'Ourthe et de la Berwine. Les coefficients de croissance relative b_O et b_B sont significativement différents de 1 ($P < 0,01$) ce qui confirme la non proportionnalité de la relation L.t. — Ra.

Pour le rétro-calcul de la croissance linéaire, les coefficients b_O et b_B sont introduits dans la formule de Le Cren (1947) :

$$L_n = L \frac{\text{Ra}_n^b}{\text{Ra}^b}$$

plus aisément manipulable sous sa forme logarithmique : $\text{Log. } L_n = \text{Log. } L + b (\text{Log } \text{Ra}_n - \text{Log. } \text{Ra})$. L_n , L , Ra_n et Ra représentent respectivement la longueur recherchée du poisson au moment de la formation du n^{e} annulus, la longueur du poisson au moment du prélèvement des écailles, la longueur du radius antérieur de l'écaille au n^{e} annulus et la longueur totale du radius antérieur.

Appliquée aux populations de l'Ourthe et de la Berwine, cette formule devient respectivement :

$$\text{Ourthe : Log. L.t.}_n \text{ (en mm)} = \text{Log. L.t. (mm)} + 0,77$$

$$(\text{Log } \text{Ra}_n - \text{Ra}).$$

$$\text{Berwine : Log. L.t.}_n \text{ (en mm)} = \text{Log. L.t. (mm)} + 0,63$$

$$(\text{Log } \text{Ra}_n - \text{Log. Ra}).$$

Krupka (1969) a également utilisé le rétro-calcul pour étudier la croissance de la Vandoise dans la rivière Turiec en Tchécoslovaquie. Cet auteur mesure le radius postérieur de l'écaille et emploie dans un procédé graphique la formule de Lee-Fraser

avec un coefficient de correction de 18 mm proposé par Balon (1964) (in Krupka, 1969).

b. *Croissance des classes d'âge.*

Les tableaux 3 et 4 résument les observations sur la croissance moyenne des classes d'âge 1960-1969 dans l'Ourthe et 1963-1969 dans la Berwine. Dans l'Ourthe, seules les fluctuations de la croissance pendant la première année de vie ont une amplitude justifiant une comparaison statistique des longueurs rétro-calculées. Nous retenons principalement les longueurs 51 mm, 67 mm et 71 mm dans les classes d'âge 1968, 1967 et 1964. Statistiquement, la valeur 51, moyenne de 24 mesures, est significativement inférieure ($P < 0,05$) aux valeurs 67 et 71 calculées à partir de 43 et de 15 mesures.

La lenteur de la croissance des alevins de la classe d'âge 1968 peut être due à un retard de la reproduction, lié à la persistance de mauvaises conditions climatiques au printemps, mais d'autres facteurs peuvent intervenir. Des conditions plus favorables en 1967 auraient permis la croissance active du groupe 0+. Mais la comparaison des accroissements linéaires moyens annuels des groupes d'âge en 1967 ne suggère pas de manière évidente que la croissance de ceux-ci ait été influencée dans le même sens. L'absence du groupe 4+ dans l'échantillon étudié ne permet pas en effet une comparaison valable des résultats.

Dans la Berwine la croissance des classes d'âge est uniforme.

Dans aucune rivière nous n'avons décelé le phénomène Lee (Lee, 1930, in Tesch, 1968) qui correspond à la réduction des tailles moyennes rétro-calculées des poissons âgés par rapport à celles des poissons jeunes. Parmi les individus d'une population, il peut exister une corrélation positive entre une vitesse de croissance initiale rapide et un faible espoir de vie. Dans ces conditions, les poissons âgés sont donc les individus à croissance la plus lente dans chaque classe d'âge; cette croissance est plus lente que la croissance linéaire moyenne réelle de la classe d'âge.

Nous n'avons pas davantage décelé le phénomène inverse de croissance compensatoire (Bryugzin, 1963) qui se manifeste par l'accélération de la croissance des poissons âgés ayant grandi lentement pendant leurs premières années de vie.

TABLEAU 4

Croissance linéaire rétro-calculée de la Vandoise, *Leuciscus leuciscus* (L.)
dans la Berwine.

Classe d'âge	Groupe d'âge	Nombre de poissons	Longueur moyenne à la capture (L.t. en mm)	Longueur moyenne rétro-calculée à la fin de l'année de croissance (L.t. en mm)							
				1	2	3	4	5	6		
1969	0 +	1	70								
1968	1 +	9	128 ± 8* (116-145)**	68	121						
1967	2 +	13	150 ± 10 (102-179)	63							
1966	3 +	5	172 (151-199)	66	133	162					
1965	4 +	6	188 (180-202)	70	118	160	177				
1964	5 +	4	195 (180-244)	56	108	144	169	187			
1963	6 +	3	216 (208-227)	63	113	153	173	197	212		
N = 41											
Nombre de poissons utilisés pour le rétro-calcul des L_n				40	31	18	13	7	3		
Longueur moyenne générale rétro-calculée				65 ± 4* (45-100)**	120 ± 8 (111-159)	156 ± 9 (126-193)	174 ± 10 (151-203)	191 ± 14 (171-214)	212 ± 26 (205)		
Accroissements linéaires moyens annuels (A_n en mm)				65	55	36	18	17	21		
Vitesse spécifique de croissance, C_e					84,6	30,0	11,5	9,8	11,0		
Vitesse instantanée de croissance, G_e					0,613	0,262	0,109	0,093	0,104		
Caractéristiques de croissance, C_h :					39,86	31,44	17,00	16,18	19,86		
Période de croissance					35,65 juvénile		17,68 adulte				

* intervalle de confiance de la moyenne à 95 %.

** limites individuelles de variation.

c. *Courbes générales de croissance.*

Le regroupement des données relatives à toutes les classes d'âge permet la construction de courbes générales de croissance linéaire moyenne. En procédant de la sorte, on commet une faible erreur pour l'Ourthe puisque la croissance des différentes classes d'âge au cours de la première année n'est pas uniforme.

Ourthe :

Dans l'Ourthe, la croissance moyenne de la Vandoise (Fig. 6) est très rapide pendant les deux premières années de vie : de 63 mm à un an la taille moyenne passe à 130 mm à la fin de la deuxième année. Les accroissements annuels correspondants sont 63 et 67 mm. La taille moyenne à deux ans représente près de la moitié (48 %) de la taille à neuf ans ($L_9 = 273$ mm). A partir de deux ans un ralentissement de croissance se produit :

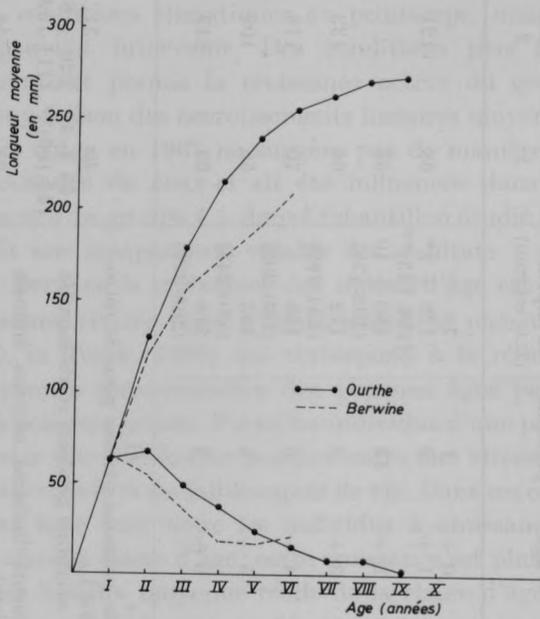


Fig. 6. — Courbes générales de croissance linéaire moyenne et accroissements linéaires moyens annuels (en bas) de la Vandoise dans l'Ourthe et la Berwine.

de deux à trois ans ($L_3 = 179$ mm), l'accroissement de longueur n'est plus que 47 mm; ce ralentissement s'accroît dans la suite. A sept ans la longueur moyenne est 263 mm, soit une augmentation de 8 mm seulement par rapport à la longueur moyenne à six ans ($L_6 = 255$ mm). Au-delà de sept ans, le petit nombre d'observations ne nous autorise pas à donner aux résultats une signification précise.

L'intensité relative de la croissance linéaire à divers âges — mesurée par l'importance des accroissements linéaires absolus par unité de longueur et par unité de temps — est exprimée de manière plus objective par deux séries d'indices de croissance d'ailleurs comparables : d'une part, les accroissements linéaires relatifs $\left(C = \frac{L_n - L_{n-1}}{L_{n-1}} \right)$ d'où l'on tire les vitesses spécifiques de croissance, $C_l = \frac{L_n - L_{n-1}}{L_{n-1}} \times 100$ et d'autre part, les vitesses instantanées de croissance linéaire selon Ricker (1958) :

$$G_l = \frac{\text{Log } L_n - \text{Log } L_{n-1}}{0,43429}. \quad L_n \text{ et } L_{n-1} \text{ représentent respective-}$$

ment les tailles annuelles rétro-calculées aux temps n et $n-1$ exprimés en années. Les valeurs de ces indices (tableaux 3 et 4) confirment que la Vandoise est une espèce à croissance initiale extrêmement rapide. Ce problème sera discuté dans une publication ultérieure lorsque nous comparerons à ce point de vue trois espèces — la Vandoise, le Chevaine et le Hotu — étudiées simultanément dans les mêmes milieux (Philippart, en préparation).

Tous les résultats que nous venons d'exposer se rapportent aux deux sexes réunis. Il est possible que ce regroupement masque des différences entre la croissance des mâles et des femelles. A ce sujet on trouve dans la littérature des avis divergents. Krupka (1969) n'observe aucune différence significative pendant les différentes périodes de la croissance, Toutefois, à partir de neuf ans les observations ne s'appliquent qu'à des individus femelles, dont la longévité est supérieure à celle des mâles (8-9 ans). Selon Cragg-Hines et Jones (1969) par contre, en Angleterre, les Vandoises mâles grandissent sensiblement plus vite que les femelles. Cette croissance différentielle selon le sexe se

marque principalement pendant la phase moyenne de la vie, après la maturation sexuelle (2-3 ans). Nous rassemblons actuellement des informations permettant de préciser cette question chez la Vandoise de l'Ourthe.

Berwine :

Dans la Berwine, la croissance linéaire de la Vandoise est plus lente que dans l'Ourthe (tableau 4, Fig. 6) : à partir de un an, les accroissements linéaires moyens annuels ainsi que les vitesses spécifique et instantanée de croissance linéaire sont toujours plus faibles dans la Berwine que dans l'Ourthe. Il en résulte que, bien qu'étant égales dans les deux rivières à la fin de la première année de croissance (63 et 65 mm), les longueurs moyennes annuelles diffèrent à partir de deux ans. Ainsi, à trois ans, la taille moyenne de la Vandoise dans la Berwine est inférieure de 20 à 30 mm à la taille observée dans l'Ourthe; à 4 ans, la différence est de 40 mm etc ... Le t-test des moyennes confirme la signification statistique des écarts ($P < 0,05$).

Nous proposons dans la discussion finale plusieurs hypothèses pour interpréter ce phénomène de croissance différentielle.

d. Périodes de croissance.

Examinons les valeurs absolues des accroissements linéaires moyens annuels (A_n) ainsi que les caractéristiques de croissance linéaire calculées par la formule de Vasnevov (1934, in Balon,

$$1964) : Clh = \frac{\text{Log } l_n - \text{Log } l_{n-1}}{0,43429} \times l_{n-1} \quad (l_n \text{ et } l_{n-1} \text{ sont les}$$

longueurs moyennes aux temps n et $n - 1$ en années). En regroupant de manière adéquate ces indices et en calculant des moyennes pour chaque période de regroupement, il est possible de délimiter approximativement et de caractériser les périodes de croissance (juvénile, adulte et sénile) de la Vandoise.

La période juvénile correspond aux trois premières années de vie (A_{1-3} moyen = 59,7 et Clh_{1-3} moyen = 43,60 dans l'Ourthe et $A_{1-3} = 52$ et $Clh_{1-3} = 35,65$ dans la Berwine).

De fait, dans l'Ourthe, l'acquisition de la maturité sexuelle se produit au cours de la troisième année de croissance : en mars-mai 1970 les plus jeunes individus mâles et femelles sexuel-

lement mûrs appartiennent au groupe 2+ avant l'apparition de l'annulus et sont donc âgés de 3 ans. Les individus 1+ de taille moyenne égale à 120,5 mm et âgés de 2 ans sont tous immatures avec des gonades filamenteuses translucides. Le ralentissement net de la croissance linéaire entre deux et trois ans paraît donc lié à la maturation sexuelle et au passage du stade juvénile au stade adulte. Selon Hartley (1947a), les Vandoises des rivières anglaises deviennent sexuellement mûres au cours de leur deuxième année de croissance; mais ce phénomène est étroitement dépendant des fluctuations géographiques et annuelles des conditions climatiques, et montre une grande variabilité.

La période adulte s'étend de trois à sept ans ($A_{3-7} : = 21,2$ et $Clh_{3-7} = 19,69$ dans l'Ourthe et $A_{3-6} = 18,7$ et $Clh_{3-6} = 17,68$ dans la Berwine) et la période sénile au delà de sept ans ($A_{7-9} = 5$ et $Clh_{7-9} = 4,89$); la distinction entre ces deux périodes est toutefois quelque peu arbitraire puisque, en considérant la diminution progressive des caractéristiques de croissance, on passe insensiblement de l'une à l'autre. Le terme période sénile doit d'ailleurs être pris dans son sens purement descriptif qui ne préjuge en rien des phénomènes de vieillissement physiologiques observables seulement chez les poissons à très long espoir de vie (Nikolski, 1963, 1969). L'âge maximum de la Vandoise observé dans l'Ourthe est 10+ (individu de 280 mm) pour 11+ dans la Tamise (Williams, 1967), 12+ en Pologne (Penczak, 1967), 11+ en Tchécoslovaquie (Krupka, 1969); 12-13 ans semble correspondre à la longévité maximum de la Vandoise.

e. *Validité du rétro-calcul.*

Dans toute étude de croissance par la méthode du rétro-calcul, il est intéressant de comparer les résultats obtenus par cette méthode et les informations fournies par la méthode Petersen, basée sur l'étude des tailles actuelles des groupes d'âge. (Tableau 5).

On compare donc les tailles moyennes attendues des groupes d'âge à la fin de l'année de croissance (rétro-calcul) et les tailles actuelles des mêmes groupes d'âge à des périodes de l'année où — comme le suggère l'étude du patron saisonnier de crois-

sance des écailles — la croissance linéaire des poissons est arrêtée ou considérablement ralentie.

Dans l'Ourthe, on observe une concordance étroite entre les longueurs rétro-calculées et les longueurs des groupes d'âge. Ainsi, aucune différence significative n'est décelée entre la longueur moyenne du groupe d'âge 2+ en 1969 ($L = 178$ mm), et 1970 ($L = 170$ mm) et la longueur rétro-calculée $L_3 = 179$ mm. La longueur rétro-calculée $L_2 = 130$ mm. est légèrement mais non significativement supérieure à la longueur moyenne $L = 120$ mm du groupe 1+.

Ces constatations confirment d'une part l'uniformité de la croissance des classes d'âge et d'autre part, l'arrêt de la croissance linéaire de la Vandoise en septembre-octobre. A ce sujet, on doit souligner que la taille moyenne du groupe 2+ est 164 mm en septembre 1969 (mode 162,5 mm; $N = 60$) et 179 mm en octobre (mode : 177,5 mm; $N = 99$). C'est donc au cours du mois d'octobre que la croissance linéaire de la Vandoise cesse. Elle ne reprend pas avant la mi-mai. L'étude du patron de croissance de l'écaille a mis en évidence un fait semblable; il n'y a donc pas de décalage sensible entre les moments où les croissances du corps et de l'écaille s'arrêtent.

Dans la Berwine, la taille moyenne du groupe 2+ en octobre 1969 ($N = 13$; $L = 150$ mm) est une bonne estimation de la taille moyenne rétro-calculée à trois ans, $L_3 = 156$ mm. En juin 1970, la taille moyenne du groupe 2+ néoformé (individus 1+, 2 et 2+) est supérieure de 10 mm à $L_2 = 130$ mm; mais si l'on tient compte de la croissance au-delà du nouvel annulus ($\pm 1/3$ de la croissance annuelle du groupe d'âges soit 20 mm environ) on obtient une valeur corrigée $L_2 = 110$ mm. D'autre part, la taille moyenne du groupe 3+ en juin 1970, soit 147 mm, est inférieure à la valeur rétro-calculée $L_3 = 156$ mm, malgré la croissance au-delà du nouvel annulus. L'étude des groupes d'âge par la méthode Petersen confirme donc la lenteur de la croissance de la Vandoise dans la Berwine par rapport à l'Ourthe.

5. Croissance pondérale.

Les courbes de croissance pondérale moyenne ont été construi-

tes en introduisant les longueurs annuelles moyennes rétro-calculées des tableaux 3 et 4 dans les équations exprimant la relation entre le poids et la longueur des Vandoises de l'Ourthe et de la Berwine en septembre et octobre 1969.

L'analyse graphique des données (sur papier bilogarithmique, cf. Micha 1971c) n'a décelé aucune variation de la croissance relative du poids et de la longueur du corps (coefficient b de l'équation générale $P = aL^b$) en relation avec l'âge ou la taille. Nous avons donc calculé, par la méthode des moindres carrés, (Micha, 1971c, Le Cren, 1954) les équations de régression linéaire du log du poids en fonction du log de la longueur puis nous avons converti ces équations sous leur forme puissance (fig. 7).
Ourthe : $\text{Log } P = 4,93954 + 2,97423 \text{ Log } L.t. (1)$

$$\text{ou } P = 115 \cdot 10^{-7} L.t.^{2,97423}$$

$$N = 188; S_{Yx} = 0,20305; 2,97423 \pm 0,0931$$

$$SD^* = 6,1 \%$$

Berwine : $\text{Log } P = - 5,22839 + 3,11398 \text{ Log } L.t. (2)$

$$\text{ou } P = 89 \cdot 10^{-7} L.t.$$

$$N = 68; S_{Yx} = 0,3861; b = 3,11398 \pm 0,19500$$

$$SD = 9,2 \%$$

P est le poids exprimé en grammes et $L.t.$ est la longueur totale exprimée en mm. Les coefficients de régression $b_0 = 2,97423 \pm 0,0931$ et $b_B = 3,11398 \pm 0,19500$ ainsi que les coefficients a_0 et a_B de l'équation générale $P = a L^b$ ne sont pas statistiquement différents ($P < 0,05$) dans les deux populations. La concordance entre les poids calculés et mesurés est bonne, particulièrement pour les classes de longueur inférieures bien représentées dans les échantillons ($SD^* = 6,1 \%$ dans l'Ourthe et $9,2 \%$ dans la Berwine).

L'uniformité de la croissance linéaire nous dispense de reprendre en détail la croissance pondérale moyenne des classes d'âge. D'emblée, nous calculons les courbes générales en regroupant les données des différentes classes d'âge.

(*) D est un écart-type calculé à partir des écarts en $\%$ entre les observations et les calculs.

La courbe de croissance pondérale moyenne de la Vandoise dans l'Ourthe (Fig. 8, Tabl. 6) a une forme sigmoïde typique. Les accroissements pondéraux annuels augmentent jusqu'à 4 ans, l'accroissement maximum (43 gr.) se produisant entre 3 (P3 = 58 gr) et 4 ans (P4 = 101 gr); la concavité de la courbe est négative. A partir de 4 ans, les accroissements pondéraux diminuent régulièrement : ils représentent 27 gr entre 5 ans (P5 = 138 gr) et 6 ans (P6 = 165 gr), 16 gr entre 6 et 7 ans (P7 = 181 gr); la concavité de la courbe devient positive et

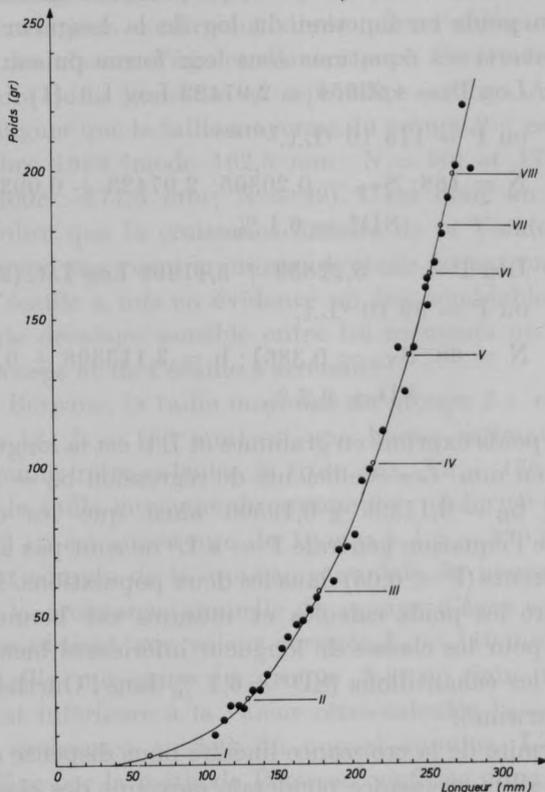


Fig. 7. — Relation entre le poids (P en gr) et la longueur (L.t. en mm) de la Vandoise dans l'Ourthe en septembre-octobre 1969. Les points représentent le poids moyen des classes de longueur de 5 mm. Les chiffres romains et les cercles désignent les tailles et les poids moyens annuels rétro-calculés.

l'inversion de concavité se produit en un point d'inflexion correspondant à un poids moyen de 101 gr et à une taille moyenne de 216 mm.

La partie supérieure de la courbe tend asymptotiquement vers une valeur pondérale moyenne proche de 250 gr.

La variabilité individuelle de la croissance pondérale de la Vandoise est importante, compte tenu de l'éventail spécifique des poids (0-300 gr). Dans l'Ourthe, les poids individuels rétro-calculés varient entre 8 et 50 gr ($m = 22$ gr) à deux ans, 30 et 82 gr ($m = 58$ gr) à trois ans, 72 et 130 gr ($m = 101$ gr) à quatre

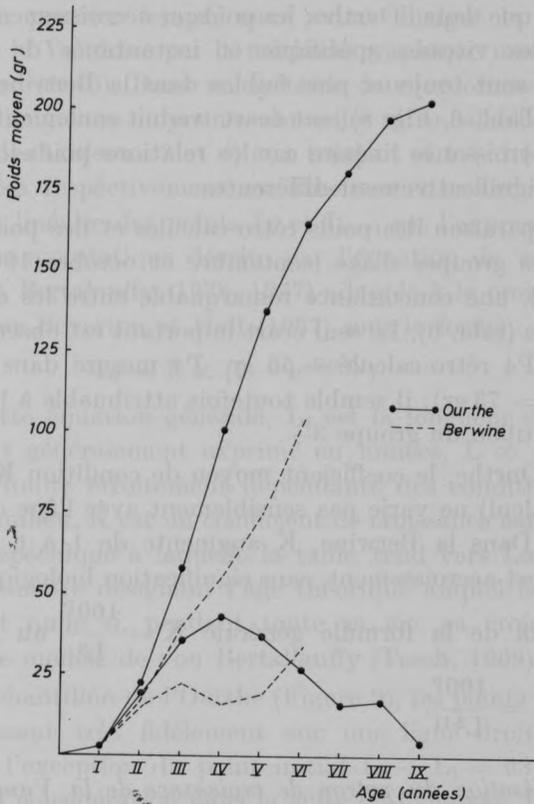


Fig. 8. — Courbes générales de croissance pondérale moyenne (rétro-calcul) et accroissements pondéraux moyens annuels (en bas) de la Vandoise dans l'Ourthe et la Berwine.

ans, 136 et 179 gr ($m = 165$ gr) à six ans etc ... En septembre-octobre 1969, les poids extrêmes observés dans les groupes d'âge sont : 25 et 105 gr ($m = 59$ gr) dans le groupe 2+, 42 et 100 gr ($m = 83$ gr) dans le groupe 3+, 120 et 205 gr ($m = 161$ gr) dans le groupe 5+ et enfin 170 et 255 gr ($m = 211$ gr) dans le groupe 7+. L'amplitude absolue de variation des poids individuels est sensiblement plus large dans les groupes d'âge que dans les résultats rétro-calculés; ces différences qui s'accroissent dans les groupes d'âge supérieurs sont difficilement interprétables.

Dans la Berwine, la croissance pondérale de la Vandoise est plus lente que dans l'Ourthe; les poids et accroissements moyens annuels, les vitesses spécifique et instantanée de croissance pondérale sont toujours plus faibles dans la Berwine que dans l'Ourthe (Tabl. 6, Fig. 8); cet écart traduit seulement des différences de croissance linéaire car les relations poids-longueur ne sont pas significativement différentes.

La comparaison des poids rétro-calculés et des poids moyens actuels des groupes d'âge (septembre et octobre 1969) révèle, en général, une concordance remarquable entre les deux séries de mesures (tabl. 6). Le seul écart important est observé dans la Berwine (P_4 rétro-calculé = 56 gr; P_4 mesuré dans le groupe d'âge 3+ = 73 gr); il semble toutefois attribuable à la petitesse de l'échantillon du groupe 3+.

Dans l'Ourthe, le coefficient moyen de condition K (basé sur le rétro-calcul) ne varie pas sensiblement avec l'âge ou la taille (tabl. 6). Dans la Berwine, K augmente de 1 à 6 ans (0,946 à 1,091); cet accroissement, sans signification biologique, résulte de l'emploi de la formule générale $K = \frac{100P}{L^3}$ au lieu de la

formule $K = \frac{100P}{L^{3.11}}$.

6. Généralisation du patron de croissance de la Vandoise :

Équation de von Bertalanffy.

La validité du rétro-calcul pour la croissance linéaire et pour la croissance pondérale nous conduit à formuler ces résultats

sous une forme plus générale par le calcul d'un modèle mathématique de croissance. Une courbe de croissance exprimée sous la forme d'un modèle théorique présente un double avantage : elle constitue un mode d'introduction des données sur la croissance dans les équations globales de production. (Ricker, 1958; Chapman, 1968; Beverton et Holt, 1957) et fournit par ailleurs des paramètres permettant une comparaison objective de la croissance d'espèces différentes dans le même milieu ou d'une même espèce dans des milieux différents. Ces comparaisons sont également rendues possibles grâce aux indices de croissance (Balon, 1965; Chugunova, 1963, Bryugzin, 1963).

Dans un premier temps, nous avons analysé la croissance linéaire de la Vandoise par la méthode graphique mise au point par Walford (1946). Dans un système de coordonnées arithmétiques, les longueurs moyennes annuelles rétro-calculées (valeurs générales des tableaux 3 et 4) aux temps t et $t + 1$ (en années) sont portées respectivement en abscisses et en ordonnées. La répartition linéaire des points L_t et L_{t+1} est l'expression d'une croissance asymptotique décrite par l'équation de von Bertalanffy (von Bertalanffy, 1938, 1957) adaptée à la croissance des poissons par Beverton et Holt (1957) sous la forme :

$$L_t = L \infty (1 - e^{-K(t-t_0)})$$

Dans cette équation générale, L_t est la longueur du poisson au temps t généralement exprimé en années, $L \infty$ représente une taille limite étroitement dépendante des conditions écologiques du milieu, K est un coefficient de croissance caractérisant la vitesse spécifique à laquelle la taille tend vers $L \infty$, t_0 enfin est un paramètre désignant l'âge théorique auquel la taille du poisson est nulle si, pendant toute sa vie, sa croissance est régie par le modèle de von Bertalanffy (Tesch, 1968).

Pour l'échantillon de l'Ourthe (Figure 9), les points $L_t - L_{t+1}$ se répartissent très fidèlement sur une ligne droite; (SD = 1.22 %) à l'exception du point initial $L_0 - L_1 = 63$ qui n'est pas pris en considération dans la suite de l'analyse. L'équation de régression de L_{t+1} en fonction de L_t , calculée par la méthode des moindres carrés, est : $L_{t+1} \text{ (mm)} = 89 + 0,69018 L_t$ où $0,69018 \pm 0,01960$, (coefficient k de l'équation de régression

linéaire générale $L_{t+1} = a + kL_t$) est la pente de la droite de régression mesurant la vitesse à laquelle la croissance tend vers une valeur limite L_∞ , définie par l'intersection de la droite de

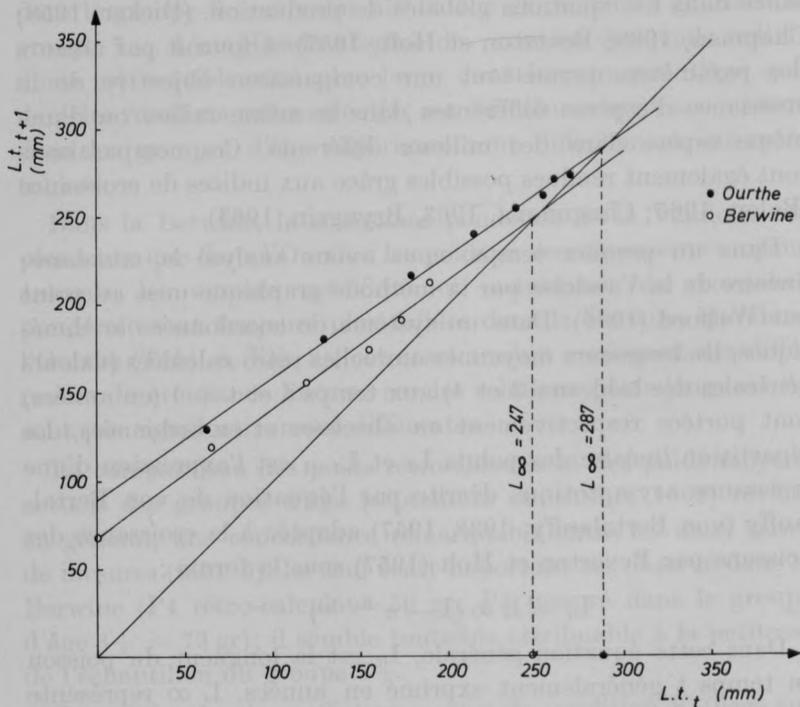


Fig. 9. — Graphique de Walford ($L_{t,t+1}$ en fonction de $L_{t,t}$) pour les Vandoises de l'Ourthe et de la Berwine. Les points et les cercles représentent les longueurs annuelles rétro-calculées.

régression calculée avec la bissectrice de l'angle des axes de coordonnées. Le paramètre L_∞ , estimé graphiquement ou calculé au moyen de la formule $L_\infty = \frac{a}{1-k}$ (Walford 1946), vaut

287 mm; il représente la taille moyenne limite que la Vandoise atteint dans les conditions de vie particulières à l'Ourthe. Cette valeur est effectivement supérieure à la taille individuelle maximum observée dans l'Ourthe (280 mm à 10+) en 1969-1970.

TABLEAU 5

Comparaison des longueurs annuelles rétro-calculées et des longueurs actuelles
des groupes d'âge

Age	A : rétro-calcul; résultats des tabl. 3 et 4		B : Longueur moyenne des groupes d'âge en sept.-oct. 1969		C : Longueur moyenne des groupes d'âge en 1970	
	Ourthe	Berwine	Ourthe	Berwine	Ourthe (mai 1970)	Berwine*** (juin 1970)
I	63 ± 2* (100)**	65 ± 4 (40)	65 ± 5 (24)	—	—	90 ± 5 (5)
II	130 ± 4* (76)	120 ± 8 (31)	120 ± 6 (24)	—	122 ± 49 (3)	130 ± 8 (17)
III	179 ± 6 (33)	156 ± 9 (18)	178 ± 6 (43)	150 ± 10 (13)	170 ± 10 (15)	149 ± 8 (9)
IV	216 ± 6 (28)	174 ± 10 (13)	204 ± 24 (5)	—	—	162 ± 10 (5)
V	240 ± 5 (28)	191 ± 14 (7)	—	—	—	194 ± 12 (9)
VI	255 ± 5 (13)	212 ± 26 (3)	252 ± 13 (15)	—	—	—
VII	263 ± 5 (10)	—	263 ± 13 (3)	—	—	—
VIII	271 ± 7 (3)	—	267 ± 17 (7)	—	—	—

* intervalle de confiance de la moyenne à 95 %.

** nombre de poissons.

*** regroupement dans un même groupe d'âge des poissons d'une même classe d'âge dont le nouvel annulus n'est pas encore apparent et ceux dont le nouvel annulus est marginal ou déjà clairement dessiné.

Dans la Berwine, les paramètres de Walford sont : $k_B = 0,7270 \pm 0,0945$, $a_B = 67 \pm$ et $L_B \infty = 247$; ils traduisent, — principalement $L \infty = 247$ — une croissance plus lente que dans l'Ourthe. Dans la Berwine, la taille maximum observée (240 mm) est, comme dans l'Ourthe, inférieure à la taille limite estimée $L \infty = 247$ mm.

L'ajustement très fidèle ($SD = 1,22 \%$) de l'équation de Walford aux observations sur la croissance de la Vandoise dans l'Ourthe justifie entièrement que nous calculions une équation de von Bertalanffy. Les paramètres de cette équation sont tirés de l'équation de Walford grâce aux formules : $L \infty =$

$$\frac{a}{1-k} \text{ et } \ln k = -K. \text{ On obtient: } L \infty = 287 \text{ et } K = 0,37. \text{ Le}$$

troisième paramètre t_0 est calculé avec à la formule $t_0 =$

$$t + \frac{1}{K} \ln \frac{L \infty - Lt}{L \infty} \text{ L'erreur commise lors du calcul de } t_0$$

pour les tailles supérieures est importante en raison des faibles accroissements annuels : c'est pourquoi nous ne retenons que les valeurs de t_0 calculées pour les longueurs à deux, trois et quatre ans et dont la moyenne est $t_0 = 0,32$.

L'équation décrivant la croissance moyenne de la Vandoise dans l'Ourthe est finalement :

$$L.t.T(\text{mm}) = 287 (1 - e^{-0,37(t-0,32)}),$$

dans laquelle t s'exprime en années et peut prendre les valeurs 1, 2, 3 ... n.

On observe une concordance parfaite entre les valeurs observées et les valeurs calculées (tableau 7).

Pour les Vandoises de la Berwine, les paramètres de l'équation de von Bertalanffy sont : $L \infty = 247$ et $K = 0,32$. Un problème se pose quant au choix du paramètre t_0 . Celui-ci vaut respectivement + 0,047 à un an, — 0,062 à deux ans, — 0,125 à trois ans, + 0,187 à quatre ans, + 0,375 à cinq ans et — 0,940 à six ans. En introduisant dans l'équation de von Bertalanffy le paramètre t_0 calculé en faisant la moyenne des trois premières valeurs, soit $t_0 = -0,14$ on obtient des tailles moyennes annuelles toujours supérieures aux observations ($L_1 = 77,3$ mm, $L_2 = 122,5$ mm; $L_3 = 156,6$ mm; $L_4 = 181,3$ mm; $L_5 = 199,8$ mm,

TABLEAU 6

*Croissance pondérale rétro-calculée de la Vandoise, Leuciscus leuciscus (L.)
dans l'Ourthe et la Berwine*

Age	Nombre de poissons	Poids moyen annuel rétro-calculé (gr)	Accroissement pondéral moyen annuel (A_p en gr)	Vitesse spécifique de croissance C_p	Vitesse instantanée de croissance G_p	Caractéristiques de croissance Ch_p	Facteur de condition $K = \frac{100P}{L^3}$	Poids moyen des groupes d'âge en septembre-octobre 1969 (gr)
<i>OURTHE :</i>								
I	100	3 (—7)*	3	633,3	1,992	5,97	1,039	—
II	76	22 (8-50)	19	633,3	1,992	5,97	1,001	—
III	33	58 (30-82)	36	163,6	0,969	21,32	1,011	59 ± 7** (25-105)
IV	28	101 (72-130)	43	74,1	0,555	32,19	1,002	83 ± 34 (42-100)
V	28	138 (100-169)	37	36,6	0,312	31,51	0,998	—
VI	13	165 (136-179)	27	19,6	0,179	24,70	0,995	161 ± 12 (120-205)
VII	10	181 (154-194)	16	9,7	0,093	15,34	0,994	± 177
VIII	3	198 (192-202)	17	9,4	0,090	16,29	0,994	211 ± 27 (170-255)
IX	1	202	4	2,0	0,020	3,96	0,994	235
X								
XI								
<i>BERWINE :</i>								
I	40	3 (—9)	3	500,0	1,792		0,946	—
II	31	18 (6-42)	15	500,0	1,792	5,38	1,018	42 (25-60)
III	18	40 (20-78)	22	122,2	0,799	14,38	1,053	73 (35-100)
IV	13	56 (26-96)	16	40,8	0,339	13,56	1,063	71 (70-75)
V	7	75 (53-109)	19	33,9	0,292	16,35	1,076	107 (74-140)
VI	3	104 (94-121)	29	38,6	0,317	23,78	1,091	120 (100-140)
VII								

* Variation individuelle.

** Intervalle de confiance de la moyenne à 95 %.

TABLEAU 7

A. — *Croissance linéaire* (longueur en mm).

Age	Longueur observée (rétro-calcul)		Longueur calculée par une équation de von Bertalanffy		Différence en p/100	
	Ourthe	Berwine	Ourthe	Berwine	Ourthe	Berwine
I	63	65	63,5	67,7	+ 0,79	+ 4,16
II	130	120	132,6	116,8	+ 2,00	— 2,66
III	179	156	180,3	152,4	+ 0,73	— 2,31
IV	216	174	213,3	178,3	— 1,25	+ 2,47
V	240	191	236,0	197,1	— 1,67	+ 3,19
VI	255	212	251,8	211,0	— 1,25	— 0,47
VII	263		262,7		— 0,11	
VIII	271		270,2		— 0,29	
IX	273		275,4		+ 0,88	
					S.D. = 1,21p/100	3,01p/100

B. — *Croissance pondérale* (poids en gr.).

Age	Poids observé (rétro-calcul)		Poids calculé par une équation de von Bertalanffy		Différence en p/100	
	Ourthe	Berwine	Ourthe	Berwine	Ourthe	Berwine
I	3	3	3	3	0	0
II	22	18	24	16	+ 9,09	— 11,11
III	58 (59)*	40 (42)*	59	37	+ 1,72	— 7,5
IV	101 (83)	56 (73)	97	60	— 3,96	+ 7,14
V	138	75 (71)	131	83	— 5,07	+ 10,67
VI	165 (161)	104 (107)	159	102	— 3,64	— 1,92
VII	181 (177)	—	181	—	0	
VIII	198 (211)	—	196	—	— 1,01	
IX	202	—	208	—	+ 2,97	
					S.D. = 4,33 p/100	8,32 p/100

*Croissances linéaire et pondérale de la Vandoise, Leuciscus leuciscus (L.)
calculées par l'équation de von Bertalanffy*

* poids moyen des groupes d'âge en septembre-octobre 1969.

$L_6 = 212$ mm). En prenant la valeur $t_0 = + 0,047$ on obtient par contre des sous-estimations par rapport aux observations. En fait les meilleurs résultats (tableau 7) sont obtenus avec une équation simplifiée ou le paramètre t_0 est supposé nul :

$$L.t.t = 247 (1 - e^{-0,32t})$$

La concordance entre les calculs et les observations est toutefois moins bonne que dans l'Ourthe (SD = 3,01 %) ce qui s'explique par la plus grande variabilité des résultats rétro-calculés déjà apparente à l'examen du graphique de Walford.

En ce qui concerne la croissance pondérale, on peut établir grâce à la formule $P \propto a L \propto b$, (dans laquelle a et b sont les coefficients des relations poids-longueur (1) et (2) et $L \propto$ est un paramètre précédemment calculé en valant 287 mm dans l'Ourthe et 247 mm dans la Berwine) que le poids moyen de la Vandoise tend vers une valeur moyenne limite estimée à 235 gr. dans l'Ourthe et 167 gr dans la Berwine. Dans l'Ourthe, le poids individuel maximum observé en septembre-octobre, 240 gr., est toutefois supérieur à l'estimation $P \propto = 235$ gr. En raison de l'extrême variabilité de la croissance pondérale et du fait des variations saisonnières de la condition des poissons, $P \propto$ est loin d'avoir la même signification que $L \propto$.

La généralisation de la croissance pondérale est obtenue en calculant les équations de von Bertalanffy :

$$P_t = 235 (1 - e^{-0,37(t - 0,32)})^{2,97} \text{ pour l'Ourthe et}$$

$$P_t = 167 (1 - e^{-0,32t})^{3,11} \text{ pour la Berwine (t = 1, 2, 3, n ... en années).}$$

On observe une bonne concordance entre les rétro-calculs et les calculs au moyen de ces équations (tableau 7), principalement dans l'Ourthe.

V. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Dans l'exposé des résultats diverses questions ont été soulevées, entre autres celles de la nature des marques annuelles de croissance et de la périodicité de leur apparition, de la structure d'âge et de la biomasse par groupe d'âge de la population, des relations entre la vitesse de croissance et l'âge de la maturité

sexuelle, des caractéristiques du patron spécifique de croissance, de la validité des indices de croissance et de l'utilisation des modèles mathématiques de croissance etc. Nous réservons à un article ultérieur (Philippart, en préparation) la comparaison des premiers résultats obtenus avec la Vandoise, le Chevaine et le Hotu et la discussion des problèmes qui viennent d'être évoqués. Deux questions importantes retiendront cependant notre attention dès maintenant : l'interprétation de la croissance différentielle de la Vandoise dans l'Ourthe et la Berwine et la comparaison de nos observations sur la croissance de cette espèce avec celles faites dans les rivières étrangères.

a) *Croissance différentielle dans l'Ourthe et la Berwine.*

Le rétro-calcul et l'étude des tailles moyennes des groupes d'âge ont montré que la croissance de la Vandoise est significativement plus lente dans la Berwine que l'Ourthe. Le même phénomène a également été observé chez le Chevaine et le Hotu, mais chez cette dernière espèce, de manière beaucoup moins nette. (Philippart, 1970). La concordance du sens de ces trois observations justifie donc entièrement un examen plus approfondi du problème dans le cas de la Vandoise.

Le premier facteur que nous devons envisager pour expliquer les différences de croissance entre les deux populations est relatif aux effets de la pollution de la Berwine.

Nous avons émis une hypothèse (Philippart, 1970) selon laquelle le repeuplement piscicole très rapide du cours inférieur de la Berwine après la grande pollution de 1967 a pu s'opérer totalement ou partiellement à partir des populations de la Meuse, tout repeuplement à partir des affluents de la Berwine elle-même étant exclu du fait de leur ichthyofaune pauvre. Une pêche électrique effectuée dans la Meuse à l'embouchure de la Berwine (en Juillet 1970) a confirmé que le Chevaine, la Vandoise et principalement le Hotu sont des espèces appartenant à l'ichthyofaune de cette section de la Meuse, située en aval du barrage de Visé et du Canal de dérivation vers le canal Albert.

Dans l'éventualité d'un repeuplement de la Berwine inférieure à partir de la Meuse, les populations de poissons étudiées à Mouland en 1969 et 1970 auraient été hétérogènes, comprenant

des individus jeunes nés dans la Berwine après la pollution, des individus plus âgés, autochtones, ayant survécu à la pollution et enfin des individus âgés venus de la Meuse. On doit dès lors se demander si — hypothèse à vérifier lorsque nous disposerons d'un matériel suffisant en provenance de la Meuse — les conditions de vie et de croissance pour des espèces rhéophiles comme la Vandoise, le Chevaîne et le Hotu, ne sont pas sensiblement moins bonnes dans la Meuse que dans la Berwinne, malgré les caractères particuliers de la Meuse à cet endroit (les deux tiers du lit sont sous une faible hauteur d'eau; par endroit le courant est très rapide; le fond caillouteux abrite une faune où dominant l'Aselle, les Mollusques, les Hirudinés).

Dans ce cas, la lenteur de la croissance mise en évidence par le rétro-calcul résulterait de l'hétérogénéité des échantillons d'étude et ne serait qu'un artefact de calcul. La comparaison des accroissements linéaires moyens annuels au cours des trois premières années de vie (A1, A2, A3), avant la pollution (classes d'âge 1967, 1966 et 1968) et après la pollution (classes d'âge 1968 et 1969) ne révèle toutefois aucune différence significative. Il est donc peu probable que les classes d'âge 1965, 1966 et 1967 aient été composées d'une proportion importante de Vandoises appartenant à une population différente quant à sa croissance de celle des classes d'âge 1968 et 1969, nées incontestablement dans la Berwine.

On peut envisager une première explication selon laquelle les poissons de la Meuse ne remonteraient pas dans la Berwine; cette éventualité est peu probable car toutes les conditions sont remplies pour que puissent s'établir des échanges entre la Meuse et le cours inférieur de la Berwine, principalement au moment de la reproduction. Un point particulier de notre travail ultérieur est de préciser les caractères quantitatifs de ces échanges, qui d'après les premières observations, portent essentiellement sur le Gardon, *Rutilus rutilus* (L.), espèce dominante dans la Meuse comme dans la Berwine. Si cette hypothèse de l'échange plus ou moins continu entre les deux populations se confirme, il resterait alors à vérifier si les croissances dans la Meuse et dans la Berwine diffèrent.

Une seconde hypothèse est de supposer qu'un ralentissement,

voire un arrêt de la croissance, s'est produit au moment de la pollution. Nous avons en effet remarqué chez plusieurs individus de la classe d'âge 1967 des annuli dédoublés et des traces importantes d'érosion qui ont été interprétés comme des marques de pollution. Cependant, en octobre 1968 on trouve à Mouland des Vandoises du groupe 0+ dont la taille moyenne est 70 mm (L.t.) : non seulement la Vandoise s'est reproduite efficacement dans la Berwine au printemps 1968, mais la croissance des alevins n'a nullement été affectée. L'impact direct, sur la croissance, de l'état de pollution grave de la Berwine est donc difficile à prouver.

Quoi qu'il en soit, le problème de la croissance différentielle subsiste puisque les longueurs moyennes des classes d'âge groupant des poissons nés dans la Berwine et n'ayant pas subi les effets intenses de la pollution sont toujours inférieures aux longueurs des classes d'âge correspondantes de l'Ourthe à la même époque (voir tableau 5).

Cette constatation nous conduit à examiner d'autres facteurs explicatifs : les facteurs physico-chimiques et biologiques naturels de croissance dans les deux rivières.

Selon Huet (1949), la capacité biogénique optimale des rivières et par conséquent l'optimum de croissance pour les poissons correspondent à un pH compris entre 7 et 8 et à une alcalinité de 1 à 4 unités S.B.V. L'Ourthe et la Berwine, nettement alcalines (voir tableau 2) et riches en éléments biogènes fondamentaux (nitrates, phosphates etc ...) se rangent dans la catégorie des rivières à capacité biogénique élevée. Les deux rivières se caractérisent en effet par une flore et une faune benthiques diversifiées et abondantes (cfr Micha 1971a pour l'étude de la faune benthique de l'Ourthe) qui constituent une importante source de nourriture pour les poissons. En ce qui concerne l'alcalinité de l'eau, la charge en phosphates, nitrates et matières organiques assimilables (débris organiques naturels ou provenant de la pollution domestique), la Berwine serait même plus riche que l'Ourthe et d'un point de vue purement chimique constituerait un milieu apparemment plus favorable à la croissance, ce qui est contredit par les faits. Il faut souligner cependant que certaines substances chimiques, comme les sels de fer, susceptibles à partir d'un seuil de concentration d'inhiber le métabolisme et la croissance des

poissons (Minkina, in Nikolski, 1963) sont présentes en quantité relativement importante dans la Berwine (0,4 mg/l) alors qu'elles sont absentes dans l'Ourthe. Mais si ces substances avaient effectivement une action inhibitrice sur la croissance des poissons de la Berwine, on s'explique mal pourquoi cette action ne se manifeste pas au cours des premières années de croissance.

Enfin, en discutant l'action des facteurs biologiques et trophiques, nous devons envisager l'existence de compétitions alimentaires inter et/ou intraspécifiques et leur intensité respective dans les deux rivières. La compétition alimentaire dépend de trois facteurs : l'abondance absolue et l'accessibilité des ressources alimentaires du milieu, le degré de similitude entre les niches écologiques (biotopes occupés pendant le nourrissage et niche trophique) des espèces ou des groupes infraspécifiques en présence et la biomasse de leurs populations (Larkin 1955, Nilson, 1967).

La biocénose piscicole de la Berwine est dominée par trois espèces — Chevaine, Vandoise, Gardon — qui coexistent dans les mêmes biotopes, dont les régimes alimentaires présentent un degré de similitude plus ou moins important, (surtout entre la Vandoise et les jeunes Chevaines, Gragg-Hines 1963, Gragg-Hines et Jones 1969) et dont la densité de population globale est comprise entre 130 et 162 kg/Ha. La densité de la Vandoise dans la Berwine est nettement plus importante que dans l'Ourthe.

Les exemples de compétitions alimentaires entre la Vandoise et le Chevaine ne sont pas exceptionnels (Cragg-Hines, L.c.). Dès lors, l'hypothèse d'une telle compétition entre les Vandoises, Chevaines et Gardons de la Berwine avec pour conséquence un ralentissement de leur vitesse de croissance n'est pas à rejeter à priori. Ce problème fait actuellement l'objet d'une étude plus approfondie.

Une dernière remarque s'impose. L'Ourthe et la Berwine sont deux rivières d'importance très différente. On peut imaginer une action directe du milieu physique sur la vitesse de croissance. Ainsi l'état de confinement plus ou moins intense selon les rivières augmente la fréquence des contacts sociaux et, indépendamment de la concurrence alimentaire liée à la surpopulation, produit

un ralentissement de la croissance, (Micha, communication personnelle).

En conclusion, il faut souligner que l'interprétation des différences de croissance entre deux populations de poissons est toujours une tentative très difficile en raison de la multitude des facteurs qui doivent être pris en considération; le plus souvent ceux-ci agissent simultanément, indépendamment ou de manière associée, de manière synergique ou antagoniste.

b) *Comparaison avec les rivières étrangères.*

Nous avons rassemblé dans le tableau 8 les données recueillies dans la littérature sur la croissance linéaire de la Vandoise. Pour faciliter la comparaison des résultats, toutes les longueurs sont converties en longueur à la fourche (L.f.) grâce à la formule de conversion : $L.f. = 0,94 L.t.$ Les données sur la croissance obtenues par les auteurs anglais et par Penczak sont calculées par la méthode Petersen (taille moyenne des groupes d'âge au moment de l'apparition des annuli). Les résultats de Hartley (1947) proviennent d'échantillons de poissons récoltés au long de l'année : les tailles moyennes annuelles sont donc surestimées (cfr. Cragg-Hines et Jones, 1969).

La croissance linéaire moyenne de la Vandoise dans l'Ourthe est très rapide, fort semblable à celle observée par Healy (1956) dans la rivière Funshion et par Hartley (1947a) dans la rivière Cam et le Shepreth Brook; elle est plus rapide que celle mise en évidence par Mann (1967) dans le Mill Stream (petite rivière alcaline, Ph 8,5). Dans la Berwine, la croissance est moyenne comme dans le Willow Brook (petite rivière alcaline comparable à la Berwine) (Cragg-Hines et Jones, 1969), mais plus rapide que dans les rivières du plateau de Lodz en Pologne (Penczak, 1967) et beaucoup plus rapide que dans la Tamise (Williams, 1967). La croissance extrêmement lente observée dans cette rivière est attribuée à l'effet de compétitions alimentaires intenses entre la Vandoise, le Gardon et l'Ablette, *Alburnus alburnus* (L.) dont les populations atteignent des densités remarquablement élevées, de l'ordre de 1000 individus/ha pour la Vandoise, de 600 ind./ha pour le Gardon et de 45.000 ind./ha pour l'Ablette.

TABLEAU 8

Rivière Localité Auteur	Longueur moyeane annuelle (L.f. en mm)										
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
River Cam * et Shepreth Brook, Barrington * Hartley, 1947)	41	147	183	208	213	221					
Willow Brook * à Elton à Fotheringhay (Cragg-Hines et Jones, 1969)	60 —	107 (126)	145 160	166 184	187 195	205 208	213 205	222 (214)	(250) (246)		
River Thames * (Williams, 1967)	—	80	100	119	134	147	157	164	174	187	
Mill Stream * (Mann, R.H.K., 1967)	78	121	156	184	204	215	228	236	244	248	
River Funshion * (Healy, 1956) Rivières du plateau de Lodz (Pologne) Penczak, 1967	79 —	126 105	171 131	195 150	210 170	221 185	231 201	242 215	246 227	249	256
Turice (Tchecosl.) Krupka, 1969**	49	84	114	139	163	185	204	219	237	251	258
Ourthe, 1969	59	122	168	203	226	240	247	255	(257)		
Berwine, 1969	61	113	147	164	179	199					

Croissance linéaire de la Vandoise, Leuciscus leuciscus (L.) dans les rivières étrangères.

* rivières anglaises.

** longueur standard.

La croissance de la Vandoise dans l'Ourthe apparaît donc comme l'une des plus rapides en Europe. Des résultats absolument identiques ont été obtenus avec le Chevine et le Hotu (Philippart, 1970) ainsi qu'avec l'Ombre (Micha 1971c). Le problème qui se pose dès lors est double : il s'agit non seulement d'expliquer pourquoi la croissance de la Vandoise et des autres espèces est plus lente dans la Berwine (où elle est encore supérieure à la moyenne) que dans l'Ourthe, il faut encore rechercher une interprétation écologique de la croissance extrêmement rapide observée dans l'Ourthe. Celle-ci résulte vraisemblablement d'un état optimum d'équilibre entre les caractéristiques physico-chimiques de la rivière, les productions primaire et secondaire (essentiellement celles du benthos) et la biomasse des populations piscicoles consommatrices. La description de ces interrelations doit constituer l'objectif d'une recherche à long terme à caractère essentiellement synécologique.

VI. SUMMARY

The age and growth of the Dace, *Leuciscus leuciscus* (L.) were studied by the scale method in two alkaline running waters of the drainage area of the river Meuse : the Ourthe river and the Berwine stream.

The study of the seasonal scale growth pattern of the age groups 0+, 1+, 2+ and 3+ showed that the annuli appear on the average in mid-may, independently of the reproduction in april.

The age group 2+ was highly dominant (in biomass) in all samples : an important mortality occurs among the oldest age groups (3+ etc. ...); it seems to be correlated with the first sexual maturity at 3 years.

For the growth estimation I used the back-calculation method, because of the low population density of the dace. The relationships between total length (L.t.) and the anterior radius of the upper part of the scale (Ra in mmx 25) are not significantly different in the Ourthe river (L.t. = 13,6 Ra^{0,67}) and in the Berwine stream (L.t. = 14,2 Ra^{0,63}). So the linear growth was back-calculated with the formula established by Le Cren (1947) in the case of an allometric body-scale relationship.

The back-calculation showed that the mean linear growth of each year class was uniform : so we calculated general mean linear growth curves (fig. 6). In all cases we observed a good agreement between the back calculations and the mean length of the age groups at the end of their growth in october (or in may of the following year). We analysed

the growth data by the Walford graphic method. The Walford parameters are : Ourthe : $L_{\infty} = 287$, $k = 0,69$;

Berwine : $L_{\infty} = 247$, $k = 0,73$.

With the Walford parameters we calculated growth curves of the von Bertalanffy type. We obtained the following equations that fit the empirical data (tabl. 7) very well :

Ourthe : $L.t. (mm) = 287 (1 - e^{-0,37(t-0,32)})$;

Berwine : $L.t. = 247 (1 - e^{-0,32 t})$.

The growth in weight was calculated by introducing the back-calculated mean linear growth data in the specific length-weight relationships (data collected in september-october) :

Ourthe : $P = 115.10^{-7} L.t.^{2,97}$;

Berwine : $P = 89.10^{-7} L.t.^{3,11}$.

These relationships are not significantly different ($P < 0,05$). The general mean weight growth curves are typically sigmoid and are well fitted by the following von Bertalanffy equations (tabl. 7) :

Ourthe : $P(gr) = 235 (1 - e^{-0,32(t-0,32)})^{2,97}$;

Berwine : $P = 165 (1 - e^{-0,32 t})^{3,11}$.

The growth of the Dace is faster in the Ourthe river than in the Berwine stream : we analysed several factors in view of the biological interpretation of this differential growth : effects of the pollution in the Berwine stream, physical, chemical and biological characters of the two running waters, population density, competition among *Cyprinidae* etc ...

Finally, the growth of the dace in the Ourthe river is one of the fastest recorded in European fresh waters (see tabl. 8). We observed the same phenomenon with two other species studied in the same conditions : the Chub, *Leuciscus cephalus* (L.), and the Nase, *Chondrostoma nasus* (L.).

VII. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BALON, E. K., (1964). — On relative indexes for comparison of the growth of fishes. *Vest. Ces. Spol. Zool.*, **28** (4), 369-379.
- BERG, A. et GRIMALDI, E. (1965). — A critical interpretation of the scale structures used for the determination of annuli in fish growth studies. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, **21**, 225-239.
- BEVERTON, R. J. H. et HOLT, S. J. (1957). — On the dynamics of exploited fish populations. *Fishery Invest., Lond.* (2), **19**, 533 p.
- BOURGOIS, M. (1963). — La Vandoise. *La pêche et les poissons*, n° **219**, 39.
- BRYUGZIN, V. L. (1963). — Methods of studying growth of fish using scales, bones and otoliths. *Vop. Ichtiol.*, **3**, (2), 347-365. Fish. Res. Bd. Canada, Traduction N° 553.

- CHAPMAN, D. W. (1968). — Production. In W. E. Ricker (Ed.). *Methods for assessment of fish production in Fresh Waters*.
- CHUGUNOVA, N. I. (1963). — Age and growth studies in fish. *National Science Foundation, Washington*, 132 p.
- CRAGG-HINES, D. (1963). — The natural history of several species of coarse fish in a small lowland stream. *Proc. Ist Br. coarse fish Conf.*, 3-7.
- CRAGG-HINES, D. et JONES, J. W. (1969). — The growth of dace, *Leuciscus leuciscus* (L.), roach, *Rutilus rutilus* (L.) and chub, *Squalius cephalus* (L.) in Willow Brook, Northamptonshire. *J. Fish. Biol.*, **1** (1), 59-82.
- DAY, (1889). — The fishes of Great Britain and Ireland. 2 vol., **336**, 388 p. *Williams and Norgate, London*.
- DE BONT, A. F. (1967). — Some aspects of age and growth of fish in temperate and tropical waters. In S. D. Gerking (Ed.). *The biological basis of freshwater fish production*, 67-88.
- GERKING, S. D. (1967). — The biological basis of freshwater fish production. *Blackwell scientific publications, Oxford*, 495 p.
- HARTLEY, P. H. T. (1947a). — The natural history of some British freshwater fishes. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **117**, 129-206.
- HARTLEY, P. H. T. (1947b). — The coarse fish of Britain. *Scient. Publ. Freshwater biol. Assoc.*, N° **12**, p. 1-40.
- HEALY, A. (1956). — Roach and dace in the Cork Blackwater. Dept. of Lands Rep. *Sea and Inland Fisheries, 1956*, **3-14**.
- HUET, M. (1942). — Esquisse hydrobiologique des eaux piscicoles de la Haute-Belgique. *Trav. stat. Rech. Eaux et Forêts, Serie D*, N° **2**.
- HUET, M. (1949). — Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Trav. Stat. Rech. Eaux et Forêts, Serie D*, n° **35**.
- HUET, M. (1969). — Appréciation de la valeur piscicole des eaux douces. *Trav. Stat. Rech. Eaux et Forêts, Serie D*, n° **10**.
- HUET, M. (1950). — Aperçu limnologique des eaux douces de Belgique. *Trav. Stat. Rech. Eaux et Forêts, Serie D*, n° **12**.
- HUET, M. et TIMMERMANS, J. A. (1963). — La population piscicole de la semois inférieure, grosse rivière de la zone à Barbeau. *Trav. Stat. Rech. Eaux et Forêts, Serie D*, n° **36**, 31 p.
- HUET, M. TIMMERMANS, J. A. (1966). — La population piscicole de l'Ourthe. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **16**, 1192-1203.

- JONES, J. W. (1953). — Part I. The scale of roach. *Fishery Insect., Lond.*, (1), 5 (7), 1-6.
- KENNEDY, M. (1969). — Spawning and early development of the dace, *Leuciscus leuciscus* (L.). *J. Fish Biol.*, 1, 249-259.
- KRUPKA, I. (1969). — A contribution to the variability of meristic features and ecology of some species of cyprinoid fish in the river Turiec. *Prace Laboratoria Rybarska*, 2, 121-158.
- LARKIN, P. A. (1956). — In interspecific competition and population control in freshwater fish. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 13 (3), 327-342.
- LE CREN, E. D. (1947). — The determination of the age and growth of the Perch (*Perca fluviatilis*) from the opercular bones. *J. Anim. Ecol.*, 16, 2, 188-204.
- LE CREN, E. D. (1951). — The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.*, 20, 2, 201-219.
- LE CREN, E. D. (1965). — Some factors regulating the size of populations of freshwater fish. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 13, 88-105.
- LEE, R. M. (1920). — A review of the methods of age and growth determination in fishes by means of scales. *Fishery Invest. Lond.*, ser. 2, 4 (2), 32 p.
- LEEMING, J. B. (1963). — The chub, bream and other fishes of the Weland. *Proc. Ist. Br. coarse fish Conf.*, 48-52.
- LIBOSVARSKY, J. (1970). — Scale growth in Brown Trout (*Salmo trutta m. fario* L.) from the Loucka Creech. *Zool. listy* 19 (4), 365-375.
- LIEDER, U. (1969). — Über Jahresmarken und Störungszonen auf dem Schuppen der Teichcypriniden. *Z. Fischerei*, 8, 67-86.
- MANN, K. H. (1965). — Energy transformation by a population of fish in the River Thames. *J. Anim. Ecol.*, 34, 253-275.
- MANN, R. H. K. (1967). — The production of coarse fish in some southern chalk stream. *Proc. Third coarse fish Conf.*, 37-41.
- MASTERMAN, A. T. (1923). — Report on the scales of certain freshwater fish in relation to age. *Fishery Invest. Lond.*, ser. 1, 1 (3), 4-16.
- MATHEWS, C. P. (1971). — Contribution of young fish to total production of fish in the river Thames near Reading. *J. Fish. Biol.*, 3 (1), 157-180.
- MICHA, J. C. (1970a). — Étude des populations d'Invertébrés de l'Ourthe liégeoise. Étude du milieu. *Tribune du Cebedeau*, 23-315, 62-75.

- MICHA, J. C. (1970b). — Étude qualitative des associations d'Invertébrés de l'Ourthe liégeoise. *Annales Soc. Zool. Belg.*, **99**, 4, 215-236.
- MICHA, J. C. (1971a). — Structure biocénotique et biomasse comparée du benthos dans l'Ourthe liégeoise. *Annales Limnol.*
- MICHA, J. C. (1971). — Étude des Communautés piscicoles dans l'Ourthe liégeoise. *Tribune du Cebedeau*, n° **326**, 1-8.
- MICHA, J. C. (1971c). — Densité de population, âge et croissance chez le Barbeau (*Barbus barbus*) et l'Ombre (*Thymallus thymallus*). *Annales Hydrobiol.* Sous presse.
- MONASTRYRSKY, (1930). — Uber Methoden zur Bestimmung des linearen Wachstum der Fische nach der Schuppe. *Rept. Sci. Inst. Fish. Cult.*, **5** (4), 5-44.
- NIKOLSKII, G. V. (1963). — The ecology of fishes. Academic Press, 352 p.
- NIKOLSKII, G. V., (1969). — Theory of fish population dynamics. *Oliver & Boyd, Edimbourg*, 323 p.
- NILSSON, N. A. (1967). — Interactivesegregation between fish species. In S. D. Gerking (Ed.). *The biological basis of freshwater fish production*, 295-313.
- PENCZAK, T. (1967). — The Dace, *Leuciscus leuciscus* (L.), from the Lodz Upland and adjacent areas. Part I. Materials for the knowledge of the biology of the Dace. *Acta Hydrobiol.*, **9**, 3-4, 281-355.
- PHILIPPART, J. C. (1970). — Age et croissance de *Leuciscus leuciscus* (L.), *Leuciscus cephalus* (L.) et *Chondrostoma nasus* (L.), dans l'Ourthe et la Berwine. *Thèse de Licence en Zoologie, Université de Liège*. Non publié.
- PHILIPPART, J. C. en préparation. — Caractères et évolution de l'ichthyofaune de la Berwine.
- PHILIPPART, J. C., en préparation. — Age et croissance du Chevaîne, *Leuciscus cephalus* (L.) et du Hotu, *Chondrostoma nasus* (L.), dans l'Ourthe et la Berwine.
- PHILIPPART, J. C., en préparation. — Age et croissance du Chevaîne, *Leuciscus cephalus* (L.) et du Hotu, *Chondrostoma nasus* (L.), dans l'Ourthe et la Berwine.
- RICKER, W. E. (1958). — Handbook of computation for biological statistics of fish population. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, **119**, 1-300.
- RICKER, W. E. (Ed.), (1968). — Methods for assessment of fish production in freshwaters. *IBP Handbook N° 3*, 313 p., Blackwell scientific publications, Oxford and Edinburgh.

- SPILLMAN, Ch. J. (1961). — Faune de France, soixante-cinq poissons d'eau douce. *Edit. Lechevalier, Paris*, 303 p.
- SEBER, G. A. F. et LE CREN, E. D. (1967). — Estimating population parameter from catches large relative to the population. *J. Anim. Ecol.*, **36**, 631-643.
- TESCH, F. W. (1968). — Age and growth. In W. E. Ricker (Ed.). *Methods for assessment of fish production in freshwaters.*, 91-123.
- TIMMERMANS, J. A. (1961). — La population piscicole de l'eau blanche. *Trav. Stat. Rech. Eaux et Forêts, serie D, N° 30*, 16 p.
- TIMMERMANS, J. A. (1966). — Étude d'une population de truites (*Salmo trutta fario L.*) dans un petite rivière de l'Ardenne Belge. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **16**, 164-179.
- VIBERT, R. (1963). — Les techniques d'échantillonnage des populations de poissons en eaux douces. *La terre et la Vie*, N° **2**, 164-179.
- VIBERT, R. et Lagler, K. F. (1961). — Pêches continentales. *Biologie et Aménagement. Dunod, Paris*, 720 p.
- VON BERTALANFFY, L. (1938). — A quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol.*, **10**, 181-243.
- VON BERTALANFFY, L. (1957). — Quantitative laws in metabolism and growth. *Qr. Rev. Biol.*, **32**, 217-231.
- VOSTRADOVSKY, J. (1961). — Contribution to the biology and growth of the Carp, perch and dace in the new water valley reservoir of Lipno. *Sb. cs. Akad. zemed.*, **6**, 287-294.
- WALFORD, L. A. (1946). — A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, **90**, a41-147.
- WALLIN, O. (1958). — On the growth, structure and developmental physiology of the scale of fishes. *Rep. Inst. Freshwater. Res. Drottningholn*, **38**, 385-447.
- WHITNEY, R. R. et CARLANDER, K. D. (1956). — Interpretation or body-scale regression for computing body length of fish. *J. Wildl. Management*, **1** (20), 21-27.
- WILLIAMS, W. P. (1965). — The population density of four species of freshwater fish, roach (*Rutilus rutilus (L.)*), bleak (*Alburnus alburnus (L.)*), dace (*Leuciscus leuciscus (L.)*), and perch (*Perca fluviatilis (L.)*) in the River Thames at Reading. *J. Anim. Ecol.* **34**, 173-185.
- WILLIAMS, W. P. (1967). — The growth and mortality of four species of fish in the River Thames at Reading. *J. Anim. Ecol.*, **36** (3), 695-720.