

Fédération du Pas-de-Calais pour la Pêche et la  
Protection du Milieu Aquatique  
Rue des Alpes  
62510 ARQUES



# ETUDE SCALIMETRIQUE SUR LA TRUITE FARIO (*SALMO TRUTTA*)

*Année 2020  
Rapport final*



**PEMA**  
Environnement & Milieux Aquatiques  
GROUPE PINGAT

**PEMA – Groupe Pingat**

3, rue Paul Michaux – 57000 METZ

Tél. : 06.63.41.58.69 – e-mail : e.arce@groupe-pingat.fr



## SOMMAIRE

<b>I. CONTEXTE</b> .....	<b>4</b>
I.1. CONTEXTE GENERAL ET OBJECTIF .....	4
I.2. ZONE D'ETUDE .....	5
I.3. ESPECE CIBLE : LA TRUITE FARIO .....	5
I.4. ETUDE SCALIMETRIQUE .....	7
<b>II. METHODOLOGIE</b> .....	<b>8</b>
II.1. STATION D'ETUDE ET PLANNING D'ECHANTILLONNAGE .....	8
II.2. METHODOLOGIE DE PRELEVEMENT DES ECAILLES .....	9
II.3. SCALIMETRIE .....	9
II.4. TRAITEMENT DES DONNEES .....	10
<b>III. RESULTATS</b> .....	<b>13</b>
III.1. BILAN DES DONNEES RECOLTEES .....	13
III.2. CAS DES TRUITES FARIO SUR LE BASSIN DE L'AA .....	14
III.3. CAS DES TRUITES FARIO SUR LE BASSIN DE L'AUTHIE .....	17
III.4. CAS DES TRUITES FARIO SUR LE BASSIN DE LA CANCHE .....	20
III.5. CAS DES TRUITES FARIO SUR LE BASSIN DE LA HEM .....	24
III.6. CAS DES TRUITES FARIO SUR LE BASSIN DE LA LAWE .....	26
III.7. BILAN DES OBSERVATIONS DANS LE DEPARTEMENT DU PAS-DE-CALAIS .....	27
<b>IV. CONCLUSION</b> .....	<b>29</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE</b> .....	<b>31</b>

Date	Rédaction – Gestion de projet	Relecture - Validation
19/10/2020	Evelyne ARCE	Anne RIBAYROL-FLESCH

**PEMA – Pedon Environnement & Milieux Aquatiques**

3, rue Paul Michaux – 57000 METZ

Tél. : 06.63.41.58.67 – e.arce@groupe-pingat.fr

SIRET : 518 593 587 00018

# I. CONTEXTE

## I.1. Contexte général et objectif

Depuis 1942, la Fédération Départementale des Associations Agréées pour la Pêche et la Protection des Milieux Aquatiques (FDAAPPMA) du Pas-de-Calais (62) a pour mission d'encadrer la pratique de la pêche et de participer à la gestion des milieux aquatiques, notamment par la mise en place d'un Plan Départemental pour la Protection du milieu aquatique et la Gestion des ressources piscicoles (PDPG). L'état des lieux des milieux aquatiques du Pas-de-Calais, réalisé dans le contexte de mise en place du premier PDPG en 2007, a mis en évidence un état au mieux perturbé pour les cours d'eau salmonicoles du Haut-Artois et du Boulonnais et un état dégradé pour les autres contextes salmonicoles et cyprinicoles du département en terme de fonctionnalité piscicole (FDAAPPMA du Pas-de-Calais, 2007). Cet état implique la mise en place d'une gestion patrimoniale des milieux et de leur peuplement pour préserver la population piscicole. Cet axe d'action a été renouvelé en 2018 dans le nouveau PDPG établi pour 2018-2022 (FDAAPPMA du Pas-de-Calais, 2018a). Un contexte est défini comme perturbé ou dégradé si au moins une étape du cycle (reproduction, éclosion et croissance) de l'espèce repère est compromise ou impossible.

L'activité de pêche exerce une pression plus ou moins importante sur les populations piscicoles, notamment via les prélèvements des géniteurs. Afin d'assurer un recrutement annuel maximal, il est nécessaire de laisser l'opportunité aux individus de se reproduire au moins une fois au cours de leur vie. C'est dans ce sens que des tailles de captures (mailles) autorisées ont été définies pour certaines espèces piscicoles et font l'objet d'une réglementation spécifique relative à l'exercice de la pêche. Biologiquement, ces « mailles » correspondent à la taille d'un poisson qui s'est déjà reproduit au moins une fois au cours de sa vie.

Pour la truite fario (*Salmo trutta*), l'âge moyen de la première reproduction est de 3 ans (Keith *et al.*, 2011). Le code de l'Environnement régit la pêche en eau douce à l'échelle nationale et fixe notamment la taille minimale de capture de la truite fario à 23 cm (R436-18). Des études ont montré que la croissance des individus peut varier en fonction des conditions du milieu (substrat, température, ressources trophiques...) (Baglinière et Maisse, 1990, Linlokken *et al.* 1991, Rask et Raitaniemi, 1998). La taille d'une population au moment de sa première reproduction peut donc varier en fonction du contexte bio-géographique. Ainsi, par exemple, compte tenu des connaissances acquises sur les populations de truites du département du Pas-de-Calais, le préfet a décidé de relever la maille de capture à 25 cm sur son territoire (Préfet du Pas-de-Calais, 2020).

Une gestion patrimoniale nécessite la connaissance approfondie des populations piscicoles pour préserver les espèces tout en conservant la pratique de la pêche. Des mailles ont été définies au niveau du département pour la truite fario, toutefois la FDAAPPMA du Pas-de-Calais souhaite approfondir ses connaissances locales sur la croissance de cette espèce grâce à une analyse scalimétrique menée sur des individus échantillonnés lors des pêches scientifiques réalisées sur leur territoire. Elle cherche notamment à savoir si la taille minimale de capture appliquée est adaptée à la réalité biologique des populations locales afin de pouvoir donner un avis avisé au préfet de département pour fixer la taille de capture de la truite fario.

**L'objectif de cette étude est d'évaluer la croissance piscicole des populations de truite fario dans les cours d'eau du département du Pas-de-Calais et d'établir une relation entre l'âge des individus et leur taille. In fine, cette étude doit permettre de définir la taille des individus à l'âge de leur première reproduction et de la comparer à la taille minimale de capture autorisée à l'échelle nationale et dans le département du Pas-de-Calais.**

## I.2. Zone d'étude

L'étude est menée dans le département du Pas-de-Calais, sur les bassins de l'Aa, de l'Authie, de la Canche, de la Hem et de la Lawe avec un total de dix-neuf cours d'eau concernés.

Le SDAGE Artois-Picardie 2016-2021 (Comité de bassin Artois-Picardie, 2015) classe l'Aa (FRAR02), l'Authie (FRAR05), la Canche (FRAR13), la Ternoise (FRAR66) et la Hem (FRAR26) en bon état chimique et écologique dont l'objectif a été atteint en 2015 (Tableau I). Seule la Lawe amont (FRAR29) présente un état écologique médiocre avec un objectif de bon état fixé à 2027 pour des raisons de faisabilité technique, de conditions naturelles et de coûts disproportionnés.

**Tableau I. Etat des principales masses d'eau étudiées et objectifs d'état fixés par le SDAGE 2016-2021.**

(Source : Comité de bassin Artois-Picardie, 2015)

Masse d'eau		Etat ou potentiel écologique	Objectifs d'état écologique	Objectif d'état chimique	Objectif d'état global
Aa rivière	FRAR02	Bon état écologique	Bon état écologique 2015	Bon état chimique 2015	Bon état global 2015
Authie	FRAR05	Bon état écologique	Bon état écologique 2015	Bon état chimique 2015	Bon état global 2015
Canche	FRAR13	Bon état écologique	Bon état écologique 2015	Bon état chimique 2015	Bon état global 2015
Ternoise	FRAR66	Bon état écologique	Bon état écologique 2015	Bon état chimique 2015	Bon état global 2015
Hem	FRAR26	Bon état écologique	Bon état écologique 2015	Bon état chimique 2015	Bon état global 2015
Lawe amont	FRAR29	Etat écologique médiocre	Bon état écologique 2027	Bon état chimique 2015	Bon état global 2027
			Motifs de dérogation : Faisabilité technique Conditions naturelles Coûts disproportionnés Difficultés d'intervention en terrain privé Durée importante de réalisation des actions Temps de réaction du milieu		

Les cours d'eau étudiés sont associés à un contexte salmonicole, la truite fario (*Salmo trutta*) étant recensée sur 79% du linéaire de cours d'eau du Pas-de-Calais (FDAAPPMA du Pas-de-Calais, 2018b).

## I.3. Espèce cible : la truite fario

L'étude porte sur la truite fario (*Salmo trutta*) concernée par l'article R436-18 du code de l'environnement.

## Truite fario

Nom scientifique :

*Salmo trutta fario* (Linnaeus, 1758)

Taxonomie :

Actinopteri,

Salmoniformes,

Salmonidae



Source : © A. Desnos, PEMA, 2011

### Biologie - écologie de l'espèce

La truite commune (*Salmo trutta*) est généralement considérée comme un poisson d'eau fraîche (températures comprises entre 0 et 20°C) et relativement exigeant en oxygène dissous (> 6 mg/l). De ce fait, elle colonise l'amont des grands fleuves et leurs affluents et tous les petits cours d'eau côtiers. Les truitelles colonisent les milieux peu profonds (10 à 40 cm mais parfois plus selon la saison et le cours d'eau) à vitesses de courant modérées et à granulométrie moyenne (1 à 10 cm). Au cours de leur développement, les juvéniles recherchent des hauteurs d'eau plus élevées et les adultes sont retrouvés dans des abris offerts par les milieux plus profonds ou ombragés, aux courants lents. Les truites s'alimentent par dérive et se reposent dans des zones plus lentes et plus profondes (Keith *et al.*, 2011).

La reproduction se déroule de novembre à fin février dans des zones graveleuses à courant vif, dans les parties hautes des bassins. Les œufs sont déposés dans une cuvette creusée par la femelle puis recouverts de graviers dont le diamètre moyen augmente avec la taille des poissons (Keith *et al.*, 2011).

### Mesures de protection ou de conservation

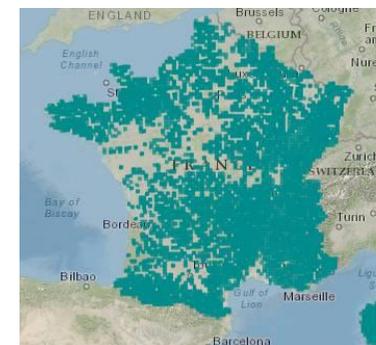
Arrêté du 8 décembre 1988 fixant la liste des espèces de poissons protégées sur l'ensemble du territoire national : Article 1 (interdiction de détruire ou enlever des œufs et d'altérer ou dégrader les habitats de l'espèce) (Ministère de l'Agriculture et de la Forêt, 1988).

Arrêté du 23 avril 2008 fixant la liste des espèces de poissons et de crustacés et la granulométrie caractéristiques des frayères en application de l'article R.432-1 du code de l'environnement (espèces de la faune piscicole dont les frayères et les zones d'alimentation et de croissance doivent être particulièrement protégées de la destruction, liste 1) (MEEDDAT, 2008).

### Répartition géographique

La répartition originelle de la truite commune (*Salmo trutta*) correspond aux continents eurasiatique et africain jusqu'au Moyen Atlas (Keith *et al.*, 2011).

En France, la truite de rivière (*Salmo trutta fario*) se trouve dans presque toutes les têtes de bassins (Keith *et al.*, 2011).



Source : © <https://inpn.mnhn.fr>, 2019

### Situation sur la zone d'étude

La FDPMA62 réalise un suivi conséquent via des échantillonnages piscicoles à l'électricité menés sur l'ensemble des bassins du département.

Ces échantillonnages ont montré une forte présence de la truite fario sur les contextes étudiés avec une moyenne de 90 % de taux de présence sur les quatre contextes de l'Aa, de l'Authie, de la Canche et de la Hem mais seulement 42 % de présence sur le contexte de la Lawe (Tableau II). La densité de truite fario pour 100 m<sup>2</sup> est ainsi la plus faible sur la Lawe (3 ind./100 m<sup>2</sup>) et la plus élevée sur la Hem (16,1 ind./100 m<sup>2</sup>). Le recensement des nids en période de reproduction a montré un effort de reproduction plus important dans le contexte de la Canche, en particulier sur la Créquoise et la Course et, dans une moindre mesure, sur la Ternoise, le Bras de Bronne et la Planquette. Les obstacles à l'écoulement présents sur les cours d'eau des différents contextes peuvent limiter l'accès aux zones de frai.

Tableau II. Présence de la truite fario dans les différents contextes de l'étude.

(Source : FDAAPPMA du Pas-de-Calais, 2018b)

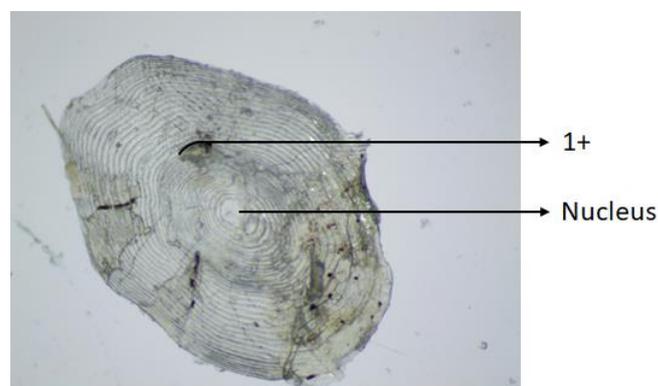
Contexte	Taux de présence de la truite fario	Densité moyenne de truite fario	Présence de frayères avérées
Rivière Aa	94 %	11,1 ind./100m <sup>2</sup>	Faible
Authie	88 %	7,7 ind./100m <sup>2</sup>	Moyenne
Canche	89 %	8,5 ind./100m <sup>2</sup>	Forte
Hem	89 %	16,1 ind./100m <sup>2</sup>	Moyenne
Lawe	42 %	3 ind./100m <sup>2</sup>	Nulle

## I.4. Etude scalimétrique

La croissance des poissons est un processus continu périodique, marqué par l'alternance de phases de croissance rapide et ralentie voire nulle. Dans les régions tempérées, marquées par des étés et des hivers contrastés, les conditions (notamment de température et de ressources alimentaires) sont favorables à un investissement de l'énergie dans la croissance des organismes en taille et en poids l'été alors que le ralentissement du métabolisme en hiver impose une restriction énergétique réservée aux fonctions vitales (Pauly *et al.*, 1992 ; Maunder *et al.*, 2016).

La périodicité de la croissance des poissons est particulièrement visible sur les pièces calcifiées des organismes, notamment les écailles. De nombreuses études ont mis en relation la disposition des crêtes concentriques, aussi appelées *circulii*, à la surface des écailles de poissons avec la périodicité de leur croissance et donc leur âge (voir par exemple : Leeuwenhoecht, 1696 ; Dahl, 1907 ; Creaser, 1926 ; Ombredane & Baglinière, 1992 ; Flesch, 1994). Ainsi, la scalimétrie est l'étude des écailles de poissons dans le but d'estimer leur âge et d'évaluer leur croissance individuelle (Dahl, 1907).

La scalimétrie est fréquemment employée en raison de la facilité de prélèvement et de préparation des écailles. En outre, elle ne nécessite pas le sacrifice des individus. Sur l'écaille, une croissance rapide se traduit par des *circulii* espacés correspondant à une bande claire. Lorsque la croissance ralentit (en période de ralentissement métabolique, en hiver), les *circulii* se rapprochent et forment un anneau plus foncé appelé *annulus*. Lors de l'examen, l'âge est donné par le comptage des *annulii*, également appelés cernes. La présence d'une reprise de croissance est notée (+) derrière le groupe d'âge de l'individu (exemple : 7+ ; Figure 1).



**Figure 1. Exemple de lecture d'une écaille de truite fario (*Salmo trutta*) âgé de 1 an.**

(Source : © PEMA, 2020)

L'évaluation de la croissance et de l'âge des poissons est une composante fondamentale pour appréhender les traits d'histoire de vie des espèces, en particulier l'âge de la maturité sexuelle, le recrutement, la longévité, les migrations, etc., qui sont des données essentielles pour prédire la dynamique des populations (De Pontual *et al.*, 2002). Les études de scalimétrie, et plus globalement de sclérochronologie (*i.e.* étude de l'histoire des organismes à partir de leurs pièces calcifiées), sont ainsi des aides précieuses pour la prise de décisions en matière de gestion halieutique des stocks dans tous les milieux aquatiques (Le Gall, 1931 ; De Pontual *et al.*, 2002).

## II. METHODOLOGIE

### II.1. Station d'étude et planning d'échantillonnage

L'étude porte sur 19 cours d'eau des bassins de l'Aa, de l'Authie, de la Canche, de la Hem et de la Lawe échantillonnés de 2016 à 2019 par la FDPMA du Pas-de-Calais (Tableau III).

**Tableau III. Effectifs de truite fario échantillonnées dans le département du Pas-de-Calais en 2016, 2017 et 2019.**

Bassin versant	Cours d'eau	Station	2016	2017	2019
Aa	Aa	<i>La Aa à Verchocq</i>		3	
	Bléquin	<i>Le Bléquin à Nielles-lès-Bléquin</i>		13	
	Urne à l'eau	<i>L'Urne à l'eau à Bayenghen-lès-Seninghem</i>		2	
	Villaine	<i>La Villaine à Saint Martin d'Hardinghem</i>		16	
Authie	Authie	<i>L'Authie à Sarton</i>	2		7
		<i>L'Authie à Thièvres</i>		20	
	Gézaincourtoise	<i>La Gézaincourtoise à Gézaincourt</i>	3		
	Grouche	<i>La Grouche à Doullens</i>	5		
	Kilienne	<i>La Kilienne à Pas en Artois</i>	2		
Canche	Bras de Brosnes	<i>Le Bras de Brosnes à Brimeux</i>	3		
	Canche	<i>La Canche à Hesdin (Tour des Chaussées)</i>	2		
		<i>La Canche à Conchy</i>	1		
		<i>La Canche à Sainte-Austreberthe</i>	1		
	Course	<i>La Course à Beussent</i>	6		
		<i>La Course à Pont Terratu</i>		8	
		<i>La Course à Recques sur Course</i>		9	
	Créquoise	<i>La Créquoise à Offin</i>		12	
	Dordonne	<i>La Dordonne à Bréxent Enocq</i>	2		
	Faux	<i>Le Faux à Heuchin</i>	4		
		<i>Le faux à Anvin</i>		7	
	Planquette	<i>La Planquette à Cavron St Martin</i>	4		
		<i>La Planquette à Contes</i>	3		
	Ternoise	<i>La Ternoise à Auchy les Hesdin</i>	1		
		<i>La Ternoise à Huby St Leu</i>	1		
<i>La Ternoise à Tilly Capelle</i>		3			
Witrepin	<i>Le Witrepin à Tubersent</i>	2			
Hem	Hem	<i>La Hem à Recques sur Hem</i>	29		
		<i>La Hem à Tournehem</i>		26	
		<i>La Hem à Tournehem (Vandroy)</i>		27	
Lawe	Lawe	<i>La Lawe à Beugin (Station amont / Verger)</i>	2		
		<i>La Lawe à Beugin (Station aval)</i>	2		

## II.2. Méthodologie de prélèvement des écailles

Les écailles ont été prélevées par la Fédération de Pêche du Pas-de-Calais. Elles ont été nettoyées et stockées dans des sachets en papier avant d'être envoyées au bureau d'études PEMA pour la lecture des écailles. Une base de données intégrant le lieu et la date de prélèvement des écailles, le poids et la taille de chaque individu a également été communiquée à PEMA.

## II.3. Scalimétrie

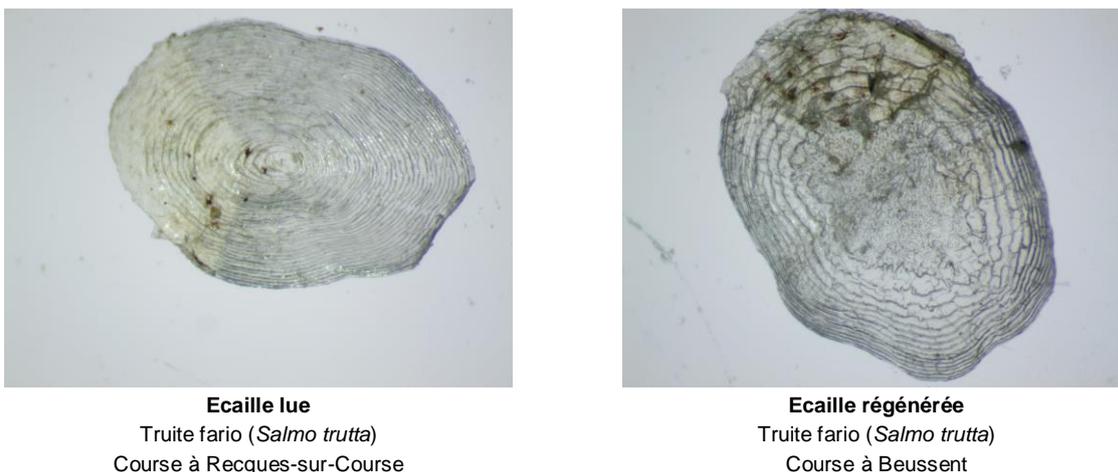
Au laboratoire, les écailles sont lues indépendamment pour chaque individu. Les écailles sont sorties de leur emballage et comptées. Elles sont observées sous loupe binoculaire (Huvitz, zoom 6,7x à 45x, oculaires 10x/22 mm avec éclairage à LED, Figure 2). **Au minimum 10 écailles sont observées et au moins 3 écailles lisibles sont lues.** Une photographie d'une écaille est prise par individu et la distance entre le nucleus et les cernes est mesurée en utilisant le logiciel ToupView (version 3.7). L'ensemble des photographies est fourni avec le présent rapport. La lecture des écailles est réalisée simultanément par deux opérateurs afin d'évaluer l'âge des individus avec plus de précision.



**Figure 2 : Lecture des écailles sous loupe binoculaire avec prise de photographies et mesure des cernes sur ordinateur.**

(Source : © PEMA, 2020)

Les écailles dites « régénérées » ne peuvent pas être lues (Figure 3). En effet, lors de la perte d'une écaille, sa base est rarement endommagée. Elle se régénère alors à une vitesse plus importante que la croissance naturelle des écailles. De ce fait, l'écaille régénérée ressemble à l'écaille initiale, mais elle perd ses marques de croissances (Meunier, 2004). Certains échantillons d'écailles fournis par la Fédération de Pêche du Pas-de-Calais ont été difficilement lus : plusieurs écailles se sont en effet collées entre elles lors du stockage et les cernes des différentes écailles se sont « imprimés » les unes sur les autres (Figure 4).



**Figure 3 : Comparaison entre des écailles à croissance normale et des écailles régénérées, à croissance accélérée, chez la truite fario (*Salmo trutta*). Écailles fournies par la Fédération de Pêche du Pas-de-Calais, provenant d'individus capturés en 2016 et 2017.**

(Source : © PEMA, 2020)



**Figure 4 : Illustration d'une écaille portant la marque des cernes de plusieurs autres écailles de l'échantillon.**

(Source : © PEMA, 2020)

## II.4. Traitement des données

L'ensemble des données de la Fédération de Pêche du Ps-de-Calais et les résultats obtenus par la scalimétrie sont compilés dans une base de données Excel fournie en version informatique.

### II.4.1. Etude des populations

A partir des données de tailles, de poids et d'effectif issues des pêches à l'électricité réalisées par la Fédération de Pêche du Pas-de-Calais, des histogrammes de classes de taille et des relations entre la taille des individus prélevés et leur poids sont établis.

La relation entre la taille d'un individu et son poids est souvent de type exponentiel (Le Cren, 1951) et suit l'équation suivante :

$$P_t = a.L_t^b$$

Avec :

$P_t$  : poids total de l'individu

$L_t$  : longueur totale de l'individu

a et b des facteurs caractéristiques du milieu et de l'espèce.

Afin de réduire la variabilité et d'homogénéiser les deux variables, la relation entre la taille et le poids des individus est établie par la relation linéaire suivante :

$$\ln P_t = \ln a + b \cdot \ln L_t$$

Le coefficient b de la droite de régression est en général proche de 3 et varie entre 2 et 4. Il donne des informations sur le type de croissance des individus de la population. Un coefficient proche de 3 indique une croissance isométrique, c'est-à-dire que la croissance de l'écaille est proche de la croissance de l'individu dans son ensemble. A l'inverse, plus le coefficient s'éloigne de 3, plus la croissance est considérée comme allométrique, c'est-à-dire que la croissance de l'organisme dans son ensemble est plus ou moins rapide que la croissance de l'écaille. De plus, lorsque le coefficient b est supérieur à 3, la croissance est plus rapide en poids qu'en longueur et inversement lorsque le coefficient est inférieur à 3 (Micha, 1973 ; Ricker 1980).

#### II.4.1. Estimation de la taille d'un individu à un âge donné

A partir des données de biométrie et des résultats obtenus de la scalimétrie (âge estimé et distance entre le nucleus et les différents cernes), il est possible d'appliquer des méthodes de calcul pour estimer la taille d'un individu à un âge donné. Cette étape est primordiale pour définir la taille des individus d'une espèce à l'âge de leur première reproduction et la comparer à la taille légale de capture appliquée.

Dans un premier temps, un calcul de moyenne arithmétique, associé à un écart-type, est réalisé sur les données d'âges lus par scalimétrie pour évaluer la taille moyenne des individus capturés par classe d'âge. Deux méthodes sont ensuite appliquées dans cette étude pour l'estimation des tailles : le rétro-calcul et l'utilisation de modèles de croissance.

- **Rétro-calcul**

L'utilisation du rétro-calcul permet l'estimation de la taille d'un individu à un âge donné, à partir de la mesure du rayon d'un cerne sur ces écailles.

Pour chaque espèce, la relation entre la taille de l'écaille et la longueur du poisson est établie. En accord avec les critères donnés en 1992 par Ombredane et Baglinière, un ajustement de type régression linéaire est appliqué :

$$L_c = a \cdot R_c + b$$

avec  $L_c$  : taille totale du poisson,

$R_c$  : rayon de l'écaille

a et b des constantes

Une méthode dite « proportionnelle » proposée par Francis (1990) et reprise dans l'étude d'Ombredane et Baglinière (1992) est ensuite appliquée pour évaluer la taille d'un poisson en fonction du rapport entre le rayon total de l'écaille ( $R_c$ ) et le rayon du cerne à l'âge t ( $R_t$ ). La relation suivante est appliquée aux différents cernes des écailles pour estimer la longueur des poissons à un instant t :

$$L_t = [(a + b.R_t) / (a + b.R_c)].L_c$$

Pour finir, une moyenne arithmétique est appliquée sur les données de tailles calculées pour chaque individu et à chacune de ses années de croissance. Une taille moyenne, associée à un écart-type, est ainsi établie par classe d'âge.

- **Modèle de croissance**

Cette analyse doit permettre d'établir, à partir des longueurs mesurées, un modèle de croissance âge-longueur aussi précis que possible. Le modèle utilisé est celui de Von Bertalanffy (1938). Il est le plus utilisé en ichthyologie et sert de référence en biologie halieutique (Moreteau, 1985).

L'expression mathématique du modèle de Von Bertalanffy (1938), qui met en relation l'âge du poisson avec sa longueur, est la suivante :

$$L_t = L_{\infty}.[1 - e^{-k.(t-t_0)}]$$

avec :  $L_t$  : taille du poisson à l'instant  $t$  (mm)

$L_{\infty}$  : taille asymptotique (mm)

$k$  : facteur de croissance de Brody ( $an^{-1}$ )

$t_0$  est un artefact du modèle qui n'a pas de réelle signification biologique.

Le modèle de Von Bertalanffy est un modèle de régression non linéaire. Trois conditions doivent être respectées pour l'appliquer : l'homoscédasticité des variances, la Normalité de la distribution des résidus et l'absence de valeurs aberrantes. Si ces conditions ne sont pas respectées, un modèle de régression linéaire est appliqué à la place du modèle de Von Bertalanffy pour mettre en relation l'âge des poissons avec leur taille suivant une équation du type :

$$L_t = a.x + b$$

avec :  $L_t$  : taille du poisson à l'instant  $t$  (mm)

$x$  : l'âge du poisson

$a$  et  $b$  des constantes issues de la régression linéaire

A partir des résultats obtenus en appliquant l'un des modèles cités ci-dessus, une taille moyenne, associée à un intervalle de confiance, est établie par tranche d'âge pour chaque espèce étudiée dans son contexte hydrographique.

La modélisation est réalisée sur le logiciel R version 3.2.4. (R Development Core Team, 2008) à l'aide de packages FSA (Ogle, 2016), FSAdata (Ogle, 2016) et nlstools (Baty *et al.*, 2015).

### III. RESULTATS

#### III.1. Bilan des données récoltées

L'ensemble des données fournies par la Fédération de Pêche du Pas-de-Calais est résumé dans le Tableau IV.

**Tableau IV. Bilan des données récoltées pour l'étude scalimétrique de la truite fario (*Salmo trutta*) dans le département du Pas-de-Calais de 2016 à 2019.**

(\* une enveloppe supplémentaire présente, \*\* une enveloppe ne contenant aucune écaille)

BV	Cours d'eau	Localisation de la station	Année de pêche	Effectifs pêchés	Nb. écailles obs.	Nb. écailles lues	Taux moyen d'écailles régénérées	Classe de taille (mm)
Aa	Aa	Verchocq	2017	3	69	5	93%	[234 – 293]
	Bléquin	Nielles-lès-Bléquin	2017	13	239	51	76%	[220 – 320]
	Urne à l'eau	Bayenghen-lès-Seninghem	2017	2	25	2	92%	[314 – 352]
	Villaine	Saint Martin d'Hardinghem	2017	16	236	113	50%	[146 – 326]
Authie	Authie	Sarton	2016 / 2019	11*	174	63	67%	[196 – 388]
		Thièvres	2017	20	308	141	50%	[205 – 310]
	Gézaincourtoise	Gézaincourt	2016	3	33	7	78%	[211 – 339]
	Grouche	Doullens	2016	5	65	29	56%	[242 – 312]
	Kilienne	Pas en Artois	2016	2	18	6	69%	[223 – 312]
Canche	Bras de Brosnes	Brimeux	2016	3	44	14	66 %	[209 – 335]
	Canche	Hesdin	2016	2	24	6	75%	[228 – 289]
		Conchy	2016	1	15	2	87%	271
		Sainte-Austreberthe	2016	1	20	8	60%	296
	Course	Beussent	2016	6	84	20	78 %	[217 – 358]
		Pont Terratu	2017	8	139	26	80 %	[223 – 403]
		Recques sur Course	2017	9	128	40	67 %	[213 – 313]
	Créquoise	Offin	2017	12	302	38	83%	[197 – 324]
	Dordonne	Bréxent Enocq	2016	2	23	8	71%	[233 – 292]
	Faux	Heuchin	2016	4	51	10	79%	[209 – 288]
		Anvin	2017	7	95	25	73%	[182 – 297]
	Planquette	Cavron St Martin	2016	4	73	19	73%	[186 – 258]
		Contes	2016	3	47	17	64%	[195 – 238]
	Ternoise	Auchy les Hesdin	2016	1	13	4	69%	211
		Huby St Leu	2016	1	16	5	69%	223
		Tilly Capelle	2016	3	45	12	71%	[228 – 345]
Witrepin	Tubersent	2016	2	37	16	55%	[226 – 239]	
Hem	Hem	Recques sur Hem	2016	29	488	106	76%	[210 – 465]
		Tournehem	2017	26	407	115	63%	[196 – 334]
		Tournehem (Vandroy)	2017	27	355	98	67%	[194 – 456]
Lawe	Lawe	Beugin (Station amont)	2016	2**	8	1	88%	[251 – 256]
		Beugin (Station aval)	2016	2	32	3	91%	[206 – 239]
<b>BILAN</b>			<b>2016 - 2019</b>	<b>229</b>	<b>3603</b>	<b>1007</b>	<b>69%</b>	<b>[146 – 465]</b>

Au total, 229 individus pêchés entre 2016 et 2019 sont inclus dans la présente étude (Tableau IV). Les observations d'écaillés mettent en évidence des taux d'écaillés régénérées (donc non lisibles) élevés limitant le nombre d'écaillés lues pour l'estimation de l'âge des individus. Le taux moyen d'écaillés régénérées s'élève à 69% (Tableau IV), variant de 8 à 100% suivant les individus. Pour 19 individus, la totalité des écaillés s'avèrent régénérées malgré un nombre souvent conséquent d'écaillés prélevés. Sur ces 19 individus, 6 individus ont néanmoins pu faire l'objet d'une lecture, la régénération intervenant très au centre de l'écaillé, dans un rayon suffisamment restreint pour valider l'âge estimé. De plus, la régénération des écaillés intervient majoritairement avant le cerne de la première année traduisant une blessure de l'individu à un stade jeune. Un taux d'écaillé régénéré élevé peut ainsi mettre en évidence un état sanitaire dégradé des populations de truites fario ou une surpopulation des individus aux premiers stades de vie. Les étiages sévères des dernières années ont conduit la FDAAPPMA 62 à mener plusieurs opérations de pêches de sauvetage (com.pers. B. Rigault, 14/10/2020). La baisse des eaux peut en effet conduire à la formation de cuvettes déconnectées des cours d'eau dans lesquelles les poissons restent piégés. Dans ces cuvettes la densité d'individus peut être importante. Or, la promiscuité favorise les blessures entre individus et pourrait expliquer pour partie l'importance des taux de régénération observés.

Pour de nombreuses stations, les effectifs capturés sont trop faibles pour réaliser une étude statistique pertinente à cette échelle (effectifs inférieurs à 20 individus). Les analyses statistiques sont donc menées à des échelles plus larges afin de les rendre plus robustes : le cours d'eau pour la Hem, et l'Authie, le bassin versant pour l'Aa, l'Authie et la Canche. Sur la Lawe, le nombre d'individus échantillonnés ne permet pas l'analyse statistique des résultats.

## III.2. Cas des truites fario sur le bassin de l'Aa

Les photographies d'écaillés sont présentées, pour chaque individu pêché sur le bassin de l'Aa, en Annexe A.

### III.2.1. Etude des populations

Dans le contexte hydrographique du bassin de l'Aa, quatre populations de truites fario (*Salmo trutta*) ont été échantillonnées en 2017 sur l'Aa (3 individus), le Bléquin (13 individus), l'Urne à l'eau (2 individus) et la Villaine (16 individus). Au total, 34 individus sont pris en compte dans l'analyse des populations de truite fario dans le bassin de l'Aa. Les poids des individus n'étant pas disponibles sur la Villaine, ce cours d'eau a été retiré de l'analyse des relations entre la taille et le poids des individus.

L'histogramme de répartition des effectifs en classes de taille (Figure 5) montre que les populations de truites présentent 2 pics d'effectifs : le premier pour des tailles allant de 220 à 240 mm, et le deuxième de 260 à 290 mm. Ces pics peuvent être associés chacun à une cohorte, c'est-à-dire, un groupe d'individus ayant subi un même événement (ici leur naissance). Les effectifs sont faibles pour les tailles inférieures à 210 mm et pour celle supérieure à 320 mm.

La relation entre la taille des truites capturées et leur poids est présentée en Figure 6. La corrélation entre les deux variables est assez élevée ( $R^2 = 0,64$ ) mais doit être interprété avec prudence étant donné le faible nombre d'individus pris en compte dans l'analyse ( $n = 16$ ). Le coefficient  $b$  est inférieur à 3 ( $b = 2,74$ ), ce qui est caractéristique d'une croissance allométrique plus forte en longueur qu'en poids. Les différentes cohortes, évaluées par scalimétrie, se distinguent bien les unes des autres en termes de taille et de poids.

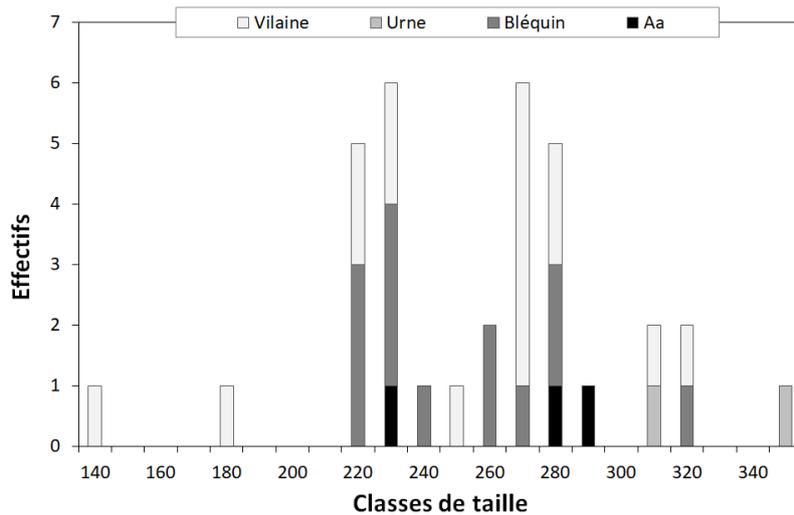


Figure 5. Histogramme de classes de tailles des truites fario capturées sur le bassin versant de l'Aa en 2017.

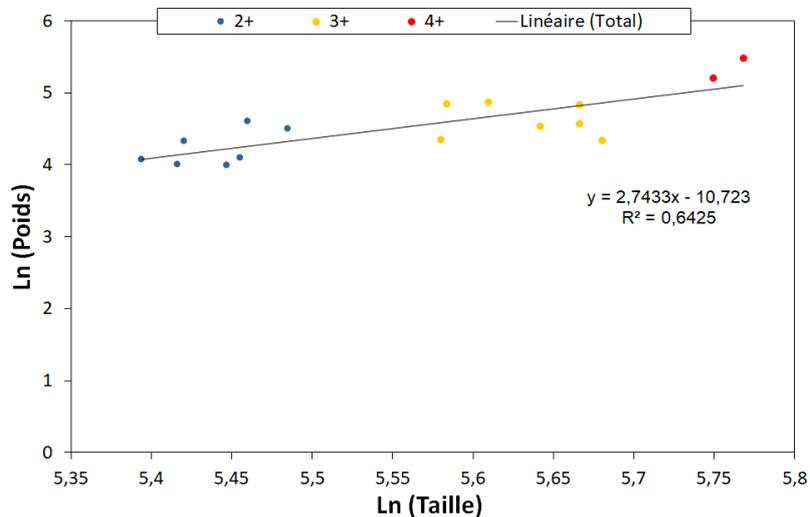


Figure 6. Relation entre le poids et la taille des individus après transformation logarithmique, en prenant en compte l'âge estimé des individus – bassin de l'Aa.

### III.2.2. Etude des relations entre la taille et l'âge des truites

La lecture de l'âge des écailles par scalimétrie a permis d'associer une taille moyenne observée des individus capturés par classe d'âge (Tableau V). Ainsi les individus de la deuxième année mesurent en moyenne 232 mm, ce qui correspond à la première cohorte observée sur l'histogramme des classes de taille (Figure 5). Les individus de taille moyenne de 281 mm correspondent aux individus de 3 ans. Enfin, 2 individus de 4 ans ont été observés, de taille respective 314 et 320 mm.

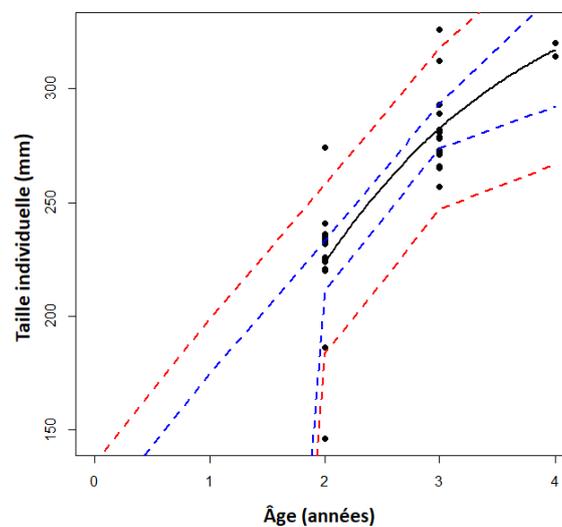
Tableau V : Effectifs et tailles moyennes (en mm) des individus de truites fario capturés par classe d'âge (obtenue par scalimétrie) – bassin de l'Aa.

Chaque moyenne est associée à l'intervalle probable de taille de la classe d'âge, lorsque les effectifs le permettent (n>3).

	Âge observé		
	2+	3+	4+
Effectifs	14	16	2
Taille moyenne (en mm)	224	283	317
Intervalle de probabilité (95% ; en mm)	[167-280]	[248-317]	-

Les estimations de taille des truites fario à un âge donné n'ont pas pu être réalisées par la méthode du rétro-calcul. La régression linéaire entre la taille des écailles et la taille des individus a mis en évidence une trop faible corrélation des variables ( $R^2 = 0,16$ ) pour appliquer la méthode sur ce bassin. Cette faible corrélation semble associée à une forte variabilité de la taille des écailles. La position du prélèvement des écailles sur les truites est très importante pour permettre la comparaison de leur taille. En effet, en fonction de la position la taille et la forme des écailles peut varier. Il est donc essentiel de prélever, pour chaque individu d'une population, les écailles au même endroit afin de faciliter la comparaison des résultats.

Malgré des effectifs faibles pour la cohorte 4+, le modèle de Von Bertalanffy a pu être appliqué pour estimer l'âge des individus à une taille donnée. La courbe de croissance de la truite fario sur le bassin de l'Aa est présentée en Figure 7. Tant donné l'absence de données avant 2 ans et le faible effectif d'individu de 4 ans, il convient de rester prudent quant aux estimations réalisées en dehors des cohortes 2+ à 4+.



**Figure 7. Relation entre l'âge et la taille des truites fario capturées sur le bassin de l'Aa et modèle de Von Bertalanffy appliqué.**

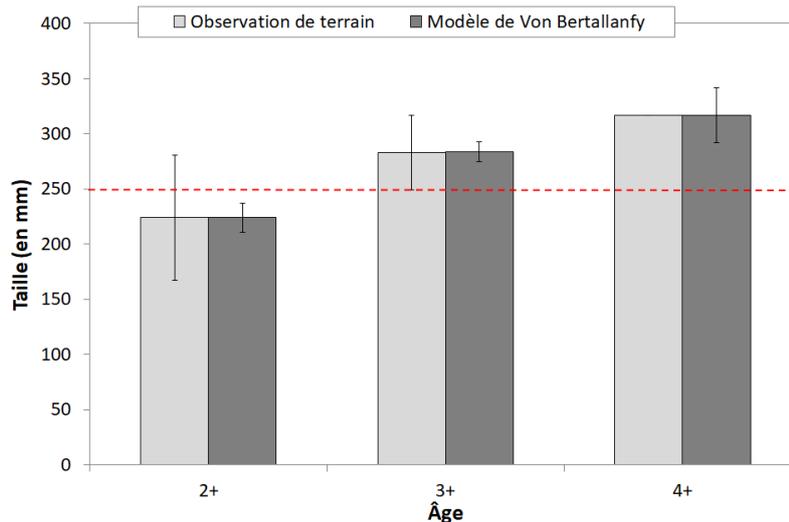
(pointillés bleus : intervalle de confiance ; pointillés rouges : intervalle de prédiction)

Le Tableau VI présente les résultats des estimations de la taille des truites par classes d'âge. Ces résultats sont comparés avec les tailles moyennes observées et avec la taille minimale de capture (250 mm) actuellement appliquée dans le département du Pas-de-Calais (Figure 8).

**Tableau VI : Résultats des estimations de tailles des individus de truite fario dans le bassin de l'Aa (62) par l'application du modèle de Von Bertalanffy.**

	Âge observé		
	2+	3+	4+
Taille moyenne (en mm)	224	284	317
Intervalle de confiance (95% ; en mm)	[211-233]	[273-293]	[292-342]

Peu de variations sont observées entre les tailles estimées par modélisation et les tailles moyennes observées (Figure 8). Les intervalles de confiance sont relativement élevés et doivent être pris en compte conjointement à la taille moyenne dans l'analyse des résultats.



**Figure 8. Comparaison des tailles de truite fario estimées par modélisation avec la taille moyenne observée dans le bassin de l'Aa (62).**

(pointillés rouges : taille minimale de capture autorisée dans le Pas-de-Calais ; barre d'erreur : intervalle de confiance associé à la moyenne si  $n > 3$ )

**A l'âge de 2 ans (âge de la première reproduction chez le mâle), la taille estimée se situe entre 211 et 233 mm selon le modèle de croissance de Von Bertalanffy.** Cet intervalle de confiance se situe sous la maille autorisée. Celle-ci devrait donc limiter la capture d'individus mâles non mature. Il faut néanmoins prendre en considération que la lecture directe des écailles associe une taille probable des individus située entre 167 et 280 mm, ce qui inclue la maille autorisée et laisse penser qu'un certain nombre d'individus capturés n'a potentiellement pas atteint sa maturité sexuelle.

Chez la femelle, certains auteurs indiquent un développement complet des gonades à l'âge de 3 ans, la reproduction à 2 ans étant rare. **La taille moyenne pour la cohorte 3+ est estimée à 284 mm  $\pm$  9 mm par le modèle de croissance.** Dans ce cas, il existe un risque de capturer des individus femelles non matures, n'ayant pas encore participé au recrutement de l'année en cours.

La poursuite de l'étude dans les années à venir serait bénéfique afin de compléter le jeu de données et d'améliorer la qualité des modèles appliqués.

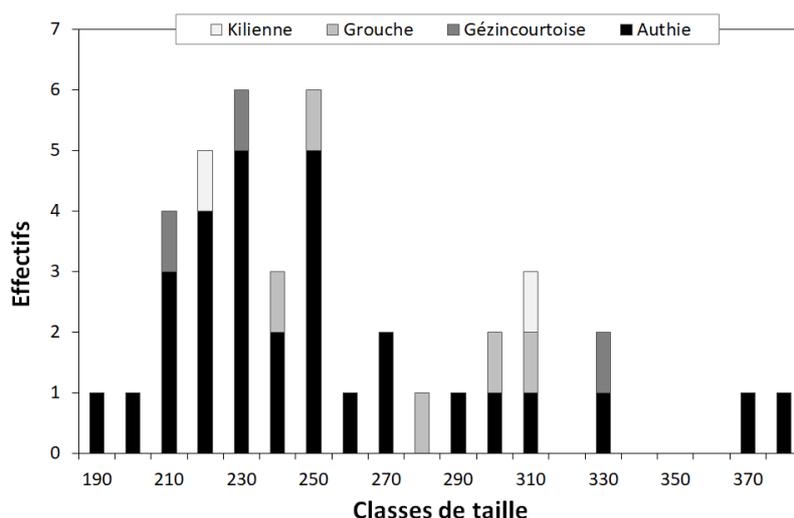
### III.3. Cas des truites fario sur le bassin de l'Authie

Les photographies d'écailles sont présentées, pour chaque individu pêché sur le bassin de l'Authie, en Annexe B.

#### III.3.1. Etude des populations

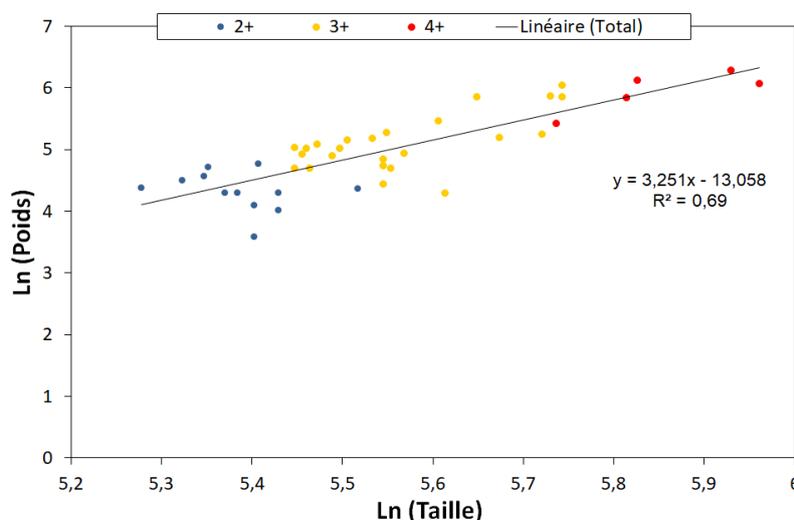
Sur le bassin de l'Authie, quatre cours d'eau ont été échantillonnés en 2016, 2017 et 2019. Au total, 41 individus de truites fario sont pris en compte dans l'analyse des populations. L'ensemble des individus a été mesuré et pesé. Le pr

L'histogramme de répartition des effectifs par classe de taille met en évidence un nombre important d'individus mesurant entre 210 et 250 mm (Figure 9). Ce pic d'effectif pourrait correspondre à une voire deux cohortes. Un deuxième pic d'effectif, plus faible, se situe à 310 mm.



**Figure 9. Histogramme de classes de tailles des truites fario capturées sur le bassin versant de l'Authie de 2016 à 2017.**

La relation entre la taille des truites capturées et leur poids met en évidence une assez bonne corrélation des deux variables ( $R^2 = 0,69$ ) (Figure 10). Le coefficient b est supérieur à 3 ( $b = 3,25$ ), ce qui est caractéristique d'une croissance allométrique plus forte en poids qu'en longueur. Les différentes cohortes, évaluées par scalimétrie, présentent des tailles et des poids dont les intervalles se chevauchent peu.



**Figure 10. Relation entre le poids et la taille des individus après transformation logarithmique, en prenant en compte l'âge estimé des individus – bassin de l'Authie.**

### III.3.2. Etude des relations entre la taille et l'âge des truites

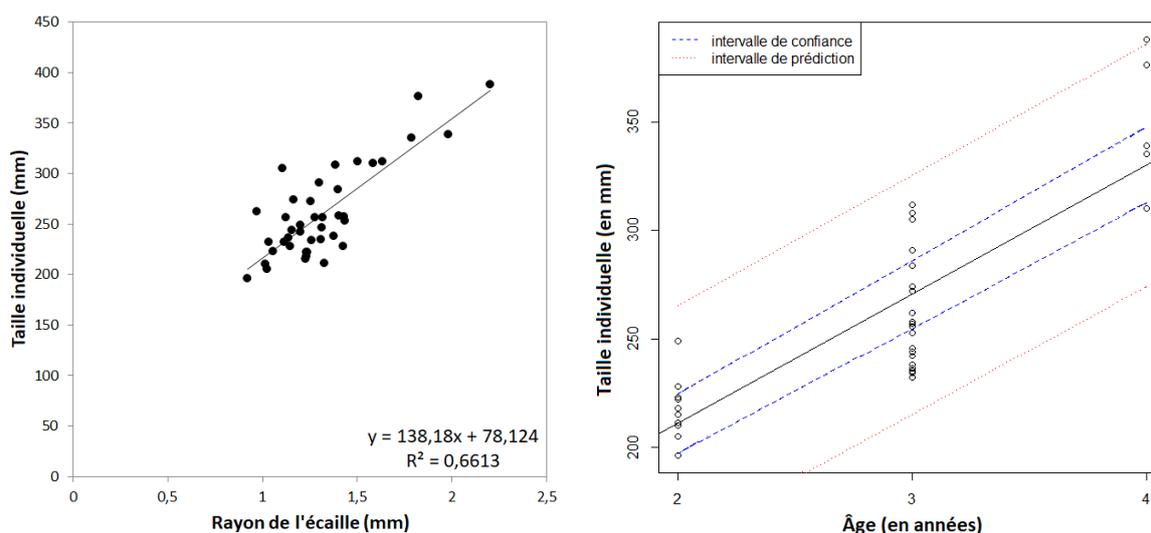
La lecture de l'âge des écailles par scalimétrie a permis d'associer la taille moyenne observée des individus capturés par classe d'âge (Tableau VII). Les individus de 2 ans mesurent en moyenne 219 mm, ceux de 3 ans mesurent en moyenne 262 mm et ceux de 4 ans 350 mm. Le premier pic d'individus observé sur l'historgramme des classes de taille correspond donc à deux cohortes, celles des individus de deuxième et de troisième année (Figure 9).

**Tableau VII : Effectifs et tailles moyennes (en mm) des individus de truites fario capturés par classe d'âge (obtenue par scalimétrie) – bassin de l'Authie.**

Chaque moyenne est associée à l'intervalle probable de taille de la classe d'âge, lorsque les effectifs le permettent (n>3).

	Âge observé		
	2+	3+	4+
Effectifs	12	24	5
Taille moyenne (en mm)	219	262	350
Intervalle de probabilité (95% ; en mm)	[193-245]	[210-314]	[287-412]

Les estimations de taille des truites fario à un âge donné ont été réalisées par la méthode du rétro-calcul. La droite de régression fournissant les constantes pour le rétro-calcul est présentée en Figure 11 (à gauche). Les deux variables (taille et rayon des écailles) sont relativement bien corrélées ( $R^2 = 0,66$ ). En revanche, le jeu de données ne répond pas aux critères d'application du modèle de Von Bertalanffy. De ce fait, un modèle de régression linéaire a été appliqué pour les variables d'âge et de taille des individus. La droite de croissance correspondante est présentée en Figure 11 (à droite). La croissance des truites, sur le bassin de l'Authie, suit un modèle linéaire entre 2 et 4 ans. La corrélation entre les deux paramètres est relativement bonne ( $R^2 = 0,68$ ). Il faut néanmoins rester prudent sur les estimations qui pourraient être faites au-delà de 4 ans.



**Figure 11. Méthodes d'estimation de la taille des truites fario à un âge donné dans le bassin de l'Authie (62). A gauche : Régression linéaire entre la taille des truites fario capturées et le rayon de leur écaille. A droite : relation entre l'âge et la taille des truites fario capturées et modèle de régression linéaire appliqué.**

Le Tableau VIII présente les résultats des estimations de la taille des truites par classes d'âge. Ces résultats sont comparés avec les tailles moyennes observées sur le bassin de l'Authie et avec la taille minimale de capture (250 mm) actuellement appliquée dans le département (Figure 12).

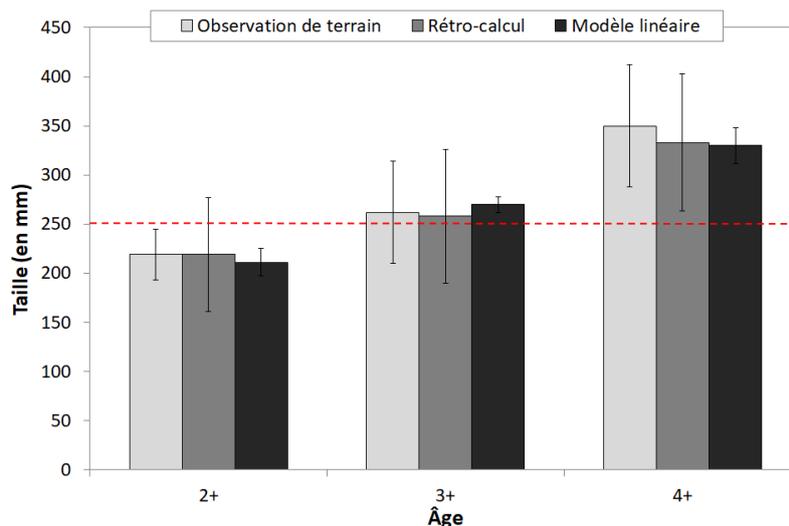
**Tableau VIII : Résultats des estimations de tailles des individus de truite fario dans le bassin de l'Authie (62) par rétro-calcul et par l'application d'un modèle linéaire.**

	Estimation par rétro-calcul				Estimation par modèle linéaire			
	1+	2+	3+	4+	1+	2+	3+	4+
Taille moyenne (en mm)	185	219	258	333	-	211	270	330
Intervalle de probabilité (95% ; en mm)	[141-228]	[161-277]	[190-326]	[264-403]	-	[197-225]	[261-278]	[312-348]

Peu de variations sont observées entre les tailles estimées par rétro-calcul, par modélisation et les tailles moyennes observées à un âge défini par scalimétrie (Figure 12).

Les estimations menées pour les individus de la cohorte 2+ (âge de maturité sexuelle des mâles chez la truite fario) montrent que la taille atteinte à cet âge est de 211 mm en moyenne (par modélisation) ou 219 mm en moyenne par rétro-calcul. Sur les données observées, l'intervalle de probabilité pour 95% des individus de 2 ans se situe entre 193 et 245 mm et aucun individu de 2 ans ne dépasse la taille de 250 mm correspondant à la taille minimale de capture fixée pour le département du Pas-de-Calais. **Sur le bassin de l'Authie, la maille de capture autorisée permet donc d'assurer le développement des individus jusqu'à au moins 2 ans, ce qui limite le risque de prélèvement des individus mâles non matures.**

Concernant les populations de truites fario femelles l'âge de maturité sexuelle est parfois porté à 3 ans. L'estimation de la taille de cette cohorte par rétro-calcul porte la taille moyenne des individus à  $258 \pm 68$  mm et à  $270 \pm 8$  mm par la modélisation linéaire. Sur les données observées, la taille moyenne des individus de 3 ans est de 262 mm associée à un intervalle de probabilité situé entre 210 et 314 mm. **La taille de 250 mm autorisée pour la capture des truites fario ne garantit donc pas aux individus femelles d'avoir atteint leur maturité sexuelle et d'avoir pu participer au recrutement pour leur génération.**



**Figure 12 : Comparaison des tailles de truite fario estimées par rétro-calcul et modélisation avec la taille moyenne observée sur le bassin de l'Authie (62).**

(pointillés rouges : taille minimale de capture autorisée dans le Pas-de-Calais ; barre d'erreur : intervalle de confiance associé à la moyenne si  $n > 3$ )

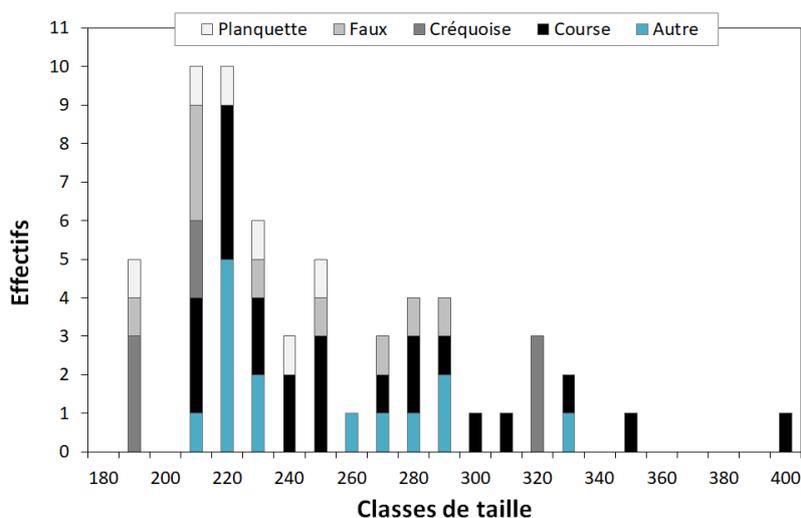
### III.4. Cas des truites fario sur le bassin de la Canche

Les photographies d'écaillés sont présentées, pour chaque individu pêché sur le bassin de la Canche, en Annexe C.

#### III.4.1. Etude des populations

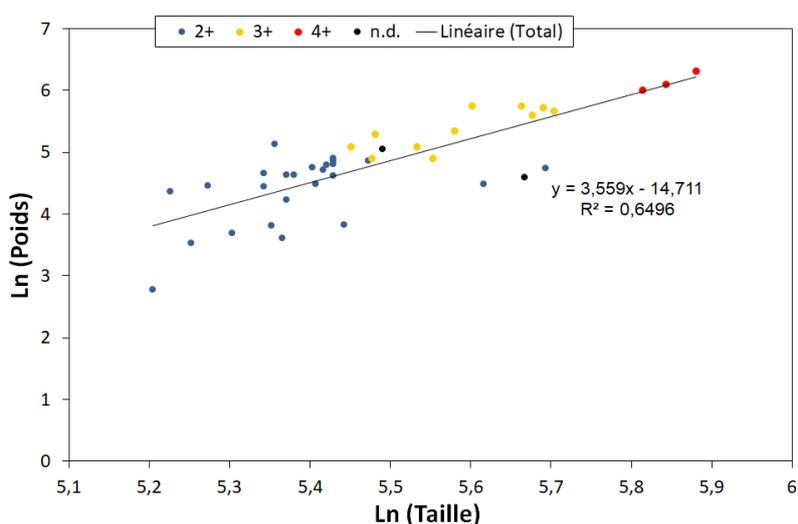
Sur le bassin versant de la Canche, 9 cours d'eau ont été échantillonnés comprenant 17 stations. Les cours d'eau présentant les populations de truite fario les plus importantes sont la Course, la Créquoise, la Faux et la Planquette. Les effectifs des trois autres cours d'eau ont été regroupés dans l'analyse des classes de taille (Figure 13). Les effectifs de truites fario présentent les plus fortes

valeurs pour les individus mesurant entre 210 et 230 mm. Un deuxième pic d'effectif, moins important, est observé autour de 280 mm et un troisième autour de 320 mm.



**Figure 13. Histogramme de classes de tailles des truites fario capturées sur le bassin versant de la Canche de 2016 à 2017.**

L'analyse de la relation entre la taille et le poids des individus de truites fario (Figure 14) n'inclue pas les populations de la Course et de la Créquoise sur lesquels le poids des individus n'a pas été relevé. De plus, pour 2 individus (un sur la Course et un sur la Canche) aucune écaille (toutes les écailles régénérées) n'a permis l'évaluation de l'âge. La corrélation entre les deux variables est assez bonne ( $R^2 = 0,65$ ). Le coefficient b est bien supérieur à 3 ce qui indique une croissance allométrique des individus plus forte en poids qu'en longueur. Les cohortes des individus de 2 ans et de 3 ans, définies par la lecture des écailles, présente un léger chevauchement en termes de taille et de poids alors que les trois individus de 4 ans se détachent du reste de la population.



**Figure 14. Relation entre le poids et la taille des individus après transformation logarithmique, en prenant en compte l'âge estimé des individus – bassin de l'Authie.**  
(n.d. : âge non déterminé par scalimétrie. Toutes les écailles étaient régénérées)

### III.4.2. Etude des relations entre la taille et l'âge des truites

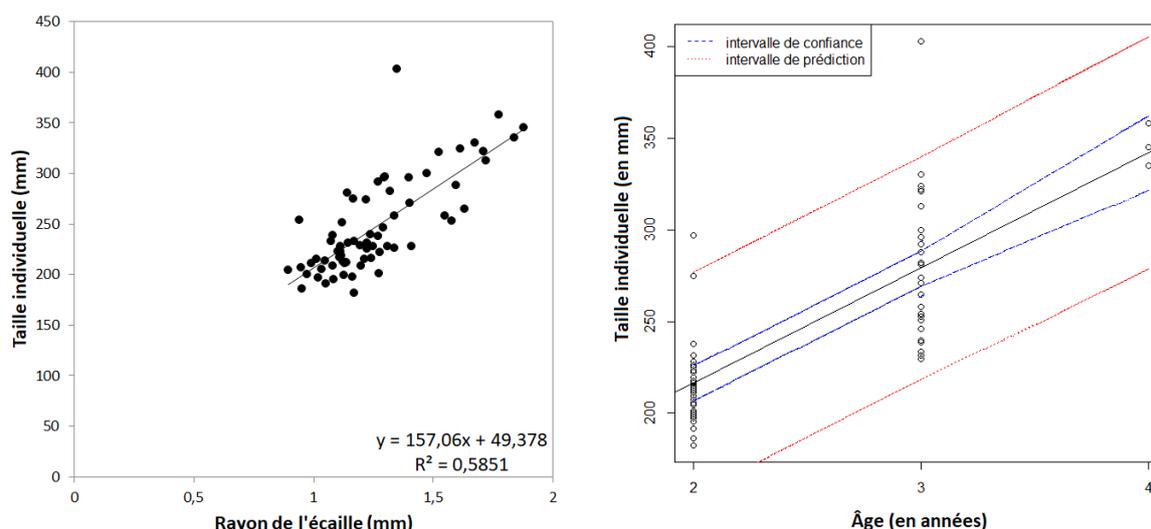
L'évaluation de l'âge des individus par scalimétrie met en évidence la présence de trois cohortes au sein des populations de truite fario du bassin de la Canche (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). La première cohorte correspond aux individus de 2 ans ; ils mesurent en moyenne 216 mm ce qui correspond au premier pic d'effectifs observé sur l'histogramme des classes de taille (Figure 13). La deuxième cohorte, qui concorde avec le deuxième pic d'effectifs de la Figure 13, regroupent les individus de taille moyenne de 278 mm, âgés de 3 ans. Finalement, 3 individus de 4 ans sont identifiés et mesurent en moyenne 346 mm.

**Tableau IX : Effectifs et tailles moyennes (en mm) des individus de truites fario capturés par classe d'âge (obtenue par scalimétrie) – bassin de la Canche.**

*Chaque moyenne est associée à l'intervalle probable de taille de la classe d'âge, lorsque les effectifs le permettent (n > 3).*

	Âge observé		
	2+	3+	4+
Effectifs	37	28	3
Taille moyenne (en mm)	216	278	346
Intervalle de probabilité (95% ; en mm)	[174-258]	[200-356]	[323-369]

Les estimations de taille des truites fario à un âge donné ont été réalisées par la méthode du rétro-calcul. La droite de régression fournissant les constantes pour le rétro-calcul est présentée en Figure 15 (à gauche). Les deux variables (taille et rayon des écailles) sont relativement bien corrélées ( $R^2 = 0,59$ ). En revanche, le jeu de données ne répond pas aux critères d'application du modèle de Von Bertalanffy. De ce fait, un modèle de régression linéaire a été appliqué pour les variables d'âge et de taille individuelle. La droite de régression correspondante est présentée en Figure 15 (à droite). La croissance des truites, sur le bassin de la Canche, suit un modèle linéaire entre 2 et 4 ans. La corrélation entre les deux paramètres est relativement bonne ( $R^2 = 0,61$ ). Il faut néanmoins rester prudent sur les estimations qui pourraient être faites en dehors de cet intervalle.



**Figure 15. Méthodes d'estimation de la taille des truites fario à un âge donné dans le bassin de la Canche (62). A gauche : Régression linéaire entre la taille des truites fario capturées et le rayon de leur écaille. A droite : relation entre l'âge et la taille des truites fario capturées et modèle de régression linéaire appliqué.**

Le Tableau X présente les résultats des estimations de la taille des truites par classes d'âge. Ces résultats sont comparés avec les tailles moyennes observées sur le bassin de la Canche et avec la taille minimale de capture (250 mm) actuellement appliquée dans le département (Figure 12).

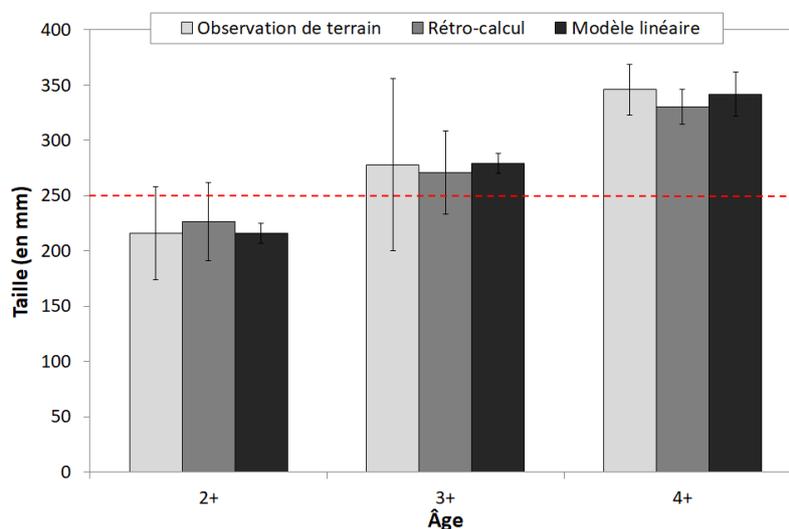
**Tableau X : Résultats des estimations de tailles des individus de truite fario dans le bassin de la Canche (62) par rétro-calcul et par l'application d'un modèle linéaire.**

	Estimation par rétro-calcul				Estimation par modèle linéaire			
	1+	2+	3+	4+	1+	2+	3+	4+
Taille moyenne (en mm)	205	227	271	331	-	216	279	342
Intervalle de probabilité (95% ; en mm)	[144-266]	[158-296]	[198-345]	[300-361]	-	[206-225]	[269-288]	[322-362]

Les différences de tailles moyennes associées à chaque cohorte via les observations de terrain et l'application de méthodes d'estimation statistiques sont faibles (Figure 16).

A l'âge de 2 ans, la taille moyenne des individus de truites fario varie de 216 mm (par lecture des écailles et par estimation par modèle linéaire) et 227 mm (par rétro-calcul). La taille des truites fario à l'âge de maturité sexuelle des mâles est donc inférieure à la maille de capture autorisée sur le département du Pas-de-Calais. Les intervalles de confiance associée aux moyennes dépassent peu cette maille : de 8 mm pour l'intervalle supérieur des tailles observées sur le terrain, et de 46 mm pour les tailles estimées par rétro-calcul. **Sur le bassin de la Canche, la maille de pêche autorisée semble donc adaptée à la croissance des mâles de truites de fario.**

A l'âge de 3 ans, considéré comme l'âge de première reproduction des femelles de truites fario, les individus du bassin de la Canche mesurent en moyenne 278 ±78 mm. **Cette valeur est bien supérieure à la taille de capture autorisée. De ce fait, certaines femelles n'ayant pas atteint la maturité sexuelle sont susceptibles d'être prélevées sur le stock de génitrices.** Les estimations de tailles obtenues par rétro-calcul et modélisation pour la cohorte 3+ vont également dans ce sens avec une taille moyenne estimée de 271 mm par rétro-calcul et 279 mm par modélisation.



**Figure 16 : Comparaison des tailles de truite fario estimées par rétro-calcul et modélisation avec la taille moyenne observée sur le bassin de la Canche (62).**

(pointillés rouges : taille minimale de capture autorisée dans le Pas-de-Calais ; barre d'erreur : intervalle de confiance associé à la moyenne si n>3)

### III.5. Cas des truites fario sur le bassin de la Hem

Les photographies d'écaillés sont présentées, pour chaque individu pêché sur le bassin de la Hem, en Annexe D.

#### III.5.1. Etude des populations

Sur le bassin versant de la Hem, seule la Hem a été échantillonnée sur trois stations distantes de moins de 5 km. Les effectifs de truites fario se répartissent suivant 4 pics correspondant respectivement aux classes de taille suivantes : 230 mm, 270 mm, 310 mm, 360 mm (Figure 17).

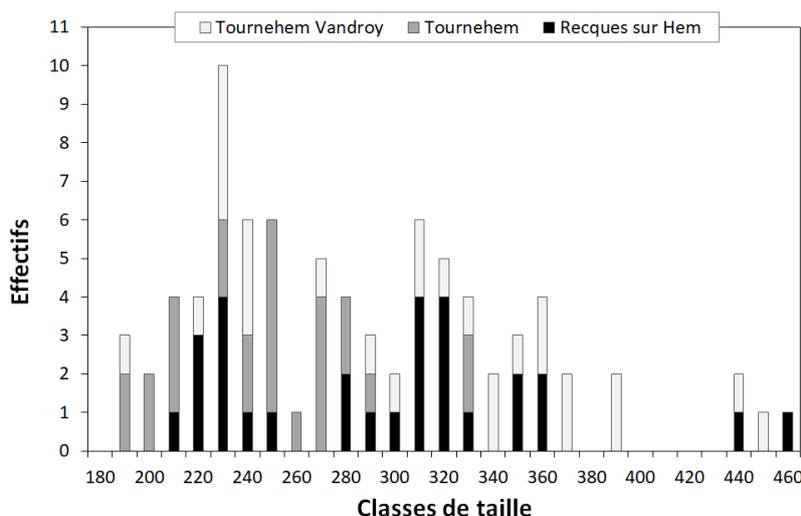


Figure 17. Histogramme de classes de tailles des truites fario capturées sur le bassin versant de la Hem en 2016 et 2017.

Sur la Hem, aucune donnée de poids des individus n'est disponible. L'analyse de la relation entre la taille et le poids des truites n'a donc pas pu être réalisée.

#### III.5.2. Etude des relations entre la taille et l'âge des truites

Sur la Hem, six cohortes ont été identifiées par scalimétrie correspondant aux individus de 1 à 6 ans. Les cohortes 2+ (taille moyenne de 232 mm), 3+ (273 mm), 4+ (323 mm) et 5+ (369 mm) sont cohérentes avec les pics d'effectifs observés sur l'histogramme des classes de taille (Figure 17).

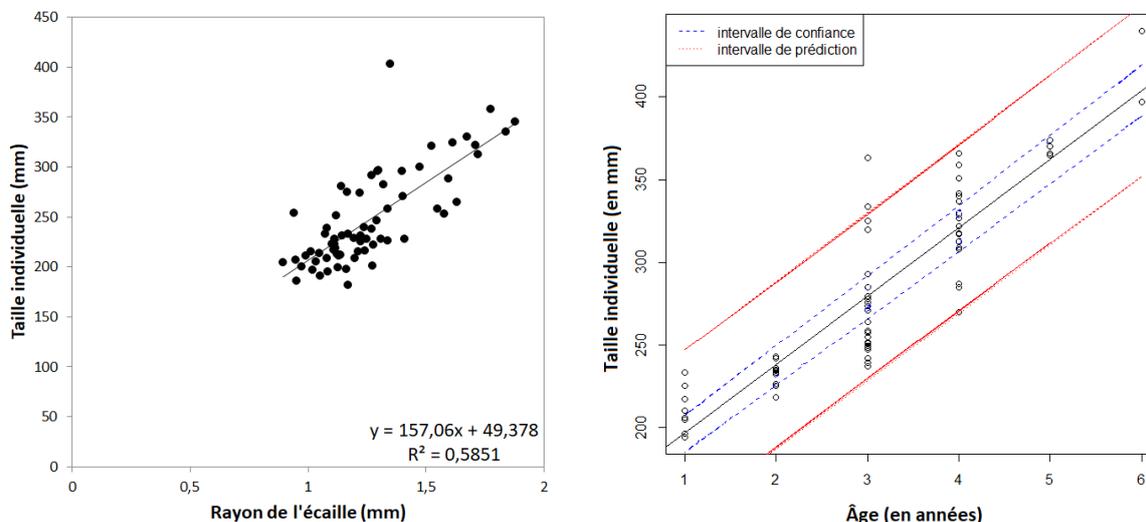
Tableau XI : Effectifs et tailles moyennes (en mm) des individus de truites fario capturés par classe d'âge (obtenue par scalimétrie) – bassin de la Hem.

Chaque moyenne est associée à l'intervalle probable de taille de la classe d'âge, lorsque les effectifs le permettent (n>3).

	Âge observé					
	1+	2+	3+	4+	5+	6+
Effectifs	10	13	24	19	4	2
Taille moyenne (en mm)	209	232	273	323	369	419
Intervalle de probabilité (95% ; en mm)	[184-234]	[218-246]	[208-337]	[275-372]	[361-377]	-

Les estimations de taille des truites fario à un âge donné ont été réalisées par la méthode du rétro-calcul. La droite de régression fournissant les constantes pour le rétro-calcul est présentée en Figure 18 (à gauche). Les deux variables (taille et rayon des écaillés) sont relativement bien corrélées ( $R^2 = 0,59$ ). En revanche, le jeu de données ne répond pas aux critères d'application du modèle de Von Bertalanffy. De ce fait, un modèle de régression linéaire a été appliqué pour les variables d'âge et

de taille individuelle. La droite de régression correspondante est présentée en Figure 18 (à droite). La croissance des truites, sur le bassin de la Hem, suit un modèle linéaire entre 1 et 6 ans. Néanmoins, étant donné les effectifs très faibles pour les cohortes 5+ et 6+, les estimations de tailles obtenues doivent être interprétées avec précaution. La corrélation entre les deux paramètres, âge et taille, est très bonne ( $R^2 = 0,81$ ).



**Figure 18. Méthodes d'estimation de la taille des truites fario à un âge donné dans le bassin de la Hem (62). A gauche : Régression linéaire entre la taille des truites fario capturées et le rayon de leur écaille. A droite : relation entre l'âge et la taille des truites fario capturées et modèle de régression linéaire appliqué.**

Le Tableau XII présente les résultats les estimations de la taille des truites par classes d'âge par rétro-calcul. Les résultats obtenus par le modèle linéaire sont présentés dans le Tableau XIII. Ces résultats sont comparés avec les tailles moyennes observées sur le bassin de la Hem et avec la taille minimale de capture (250 mm) actuellement appliquée dans le département (Figure 12).

**Tableau XII : Résultats des estimations de tailles des individus de truite fario dans le bassin de la Hem (62) par rétro-calcul.**

	1+	2+	3+	4+	5+	6+
Taille moyenne (en mm)	211	243	279	319	364	406
Intervalle de probabilité (95% ; en mm)	[156-267]	[184-303]	[212-346]	[262-377]	[314-414]	[339-474]

**Tableau XIII : Résultats des estimations de tailles des individus de truite fario dans le bassin de la Hem (62) par l'application d'un modèle linéaire.**

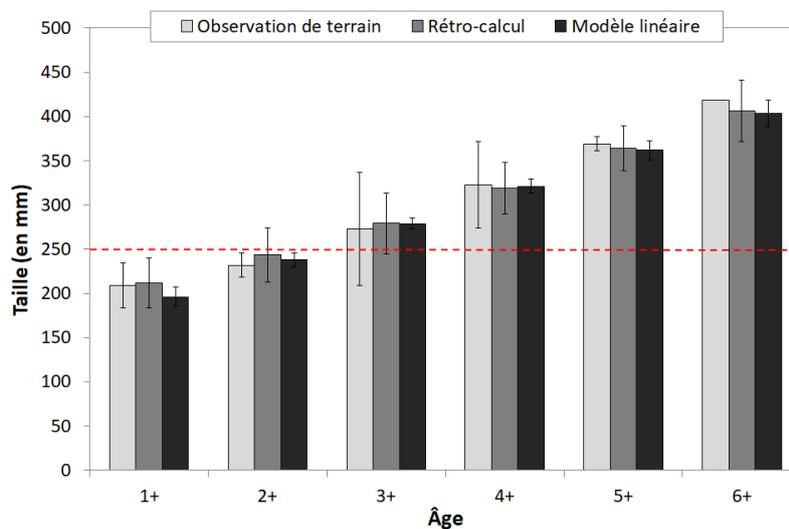
	1+	2+	3+	4+	5+	6+
Taille moyenne (en mm)	196	238	279	321	362	404
Intervalle de probabilité (95% ; en mm)	[185-208]	[230-245]	[274-285]	[313-328]	[351-374]	[388-419]

Peu de variations sont observées entre les tailles estimées par rétro-calcul ou par l'application d'un modèle linéaire et les tailles moyennes observées (Figure 19). Sur la Hem, le jeu de données est particulièrement intéressant puisque les effectifs pêchés sont importants (72 individus pris en compte dans les analyses) et que l'échantillon présente une large gamme de taille. De plus, les données sont issues d'un seul cours d'eau, sur deux stations proches l'une de l'autre (distance < 6 km) d'où une

diminution de la variation des conditions environnementales qui peuvent influencer la croissance des truites fario (température notamment).

A 2 ans, les individus de truite fario pêchés sur la Hem mesurent en moyenne 232 ±14 mm. Les estimations obtenues par rétro-calcul et par le modèle linéaires sont proches de cette valeur (respectivement 243 ±30 mm et 238 ±8 mm). Excepté pour les estimations obtenues par rétro-calcul, les intervalles de confiance des tailles observées et des prédictions sont donc inférieurs à la maille de capture autorisée. **Les mâles de truites fario ont donc une bonne probabilité d’avoir effectué une reproduction et participer au recrutement avant leur capture.**

En revanche, pour les femelles, dont l’âge de première reproduction est souvent estimé à 3 ans, la taille de capture autorisée est inférieure à la taille moyenne des individus de cette cohorte (Figure 12). **Leur participation à au moins une reproduction n’est donc pas assurée par la maille de 250 mm appliquée dans le département du Pas-de-Calais.**



**Figure 19 : Comparaison des tailles de truite fario estimées par rétro-calcul et modélisation avec la taille moyenne observée sur le bassin de la Hem (62).**

(pointillés rouges : taille minimale de capture autorisée dans le Pas-de-Calais ; barre d’erreur : intervalle de confiance associé à la moyenne si n>3)

### III.6. Cas des truites fario sur le bassin de la Lawe

Sur le bassin de la Lawe, seuls 3 individus ont été échantillonnés. Ce nombre est insuffisant pour mener des analyses. De ce fait, seuls les résultats bruts sont présentés (Tableau XIV). Les photographies d’écaillés sont présentées, pour chaque individu pêché sur le bassin de la Lawe, en Annexe E. Les trois individus pêchés sur la Lawe sont âgés de 2 ans et mesurent en moyenne 234 mm.

**Tableau XIV : Effectifs et tailles moyennes (en mm) des individus de truites fario capturés par classe d’âge (obtenue par scalimétrie) – bassin de la Lawe.**

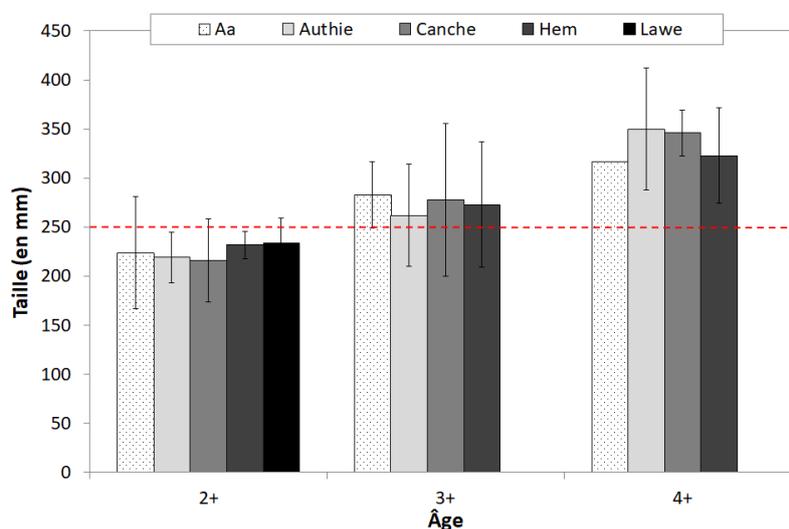
Chaque moyenne est associée à l’intervalle probable de taille de la classe d’âge, lorsque les effectifs le permettent (n>3).

	Âge observé
	2+
Effectifs	3
Taille moyenne (en mm)	234
Intervalle de probabilité (95% ; en mm)	[184-284]

### III.7. Bilan des observations à l'échelle du département du Pas-de-Calais

Cette étude porte sur 5 bassins versants situés en partie sur le département du Pas-de-Calais. Les analyses relatives aux relations âge/taille individuelle ont été menées à l'échelle du bassin versant dans un souci de cohérence hydrographique et pour limiter l'influence des paramètres environnementaux qui peuvent influencer la croissance des truites fario. Néanmoins, les décisions de gestion halieutique étant souvent prises à l'échelle du département, il est intéressant de comparer les résultats observés sur les 5 bassins d'étude afin de déterminer si l'établissement d'une maille de capture à l'échelle départementale est cohérent.

Sur la Figure 20, une comparaison des tailles moyennes observées est proposée par cohorte. L'analyse a été limitée aux cohortes 2+ à 4+ qui ont été identifiées dans presque tous les bassins versants étudiés (sauf sur la Lawe : une seule cohorte identifiée).



**Figure 20. Comparaison des tailles moyennes observées par classe d'âge chez les populations de truites fario du département du Pas-de-Calais.**

(pointillés rouges : taille minimale de capture autorisée dans le Pas-de-Calais ; barre d'erreur : intervalle de confiance associé à la moyenne si  $n > 3$ )

Globalement, la taille moyenne des individus varie peu d'un bassin à l'autre au sein d'une même classe d'âge (Figure 20). Les tests statistiques menées sur les cohortes 2+ et 3+ (présentant suffisamment de données) montrent qu'**aucune différence significative de taille moyenne n'est observée entre les 4 bassins versant** (Aa, Authie, Canche et Hem) (ANOVA appliquée avec correction de Welch ;  $p < 0,01$ ). Ce constat est particulièrement marqué pour la cohorte des individus 2+ pour laquelle la différence entre la taille la plus faible et la plus élevée est seulement de 18 mm. La cohorte 4+ présente la plus grande variabilité de taille moyenne des individus entre les bassins. Cette différence est probablement liée aux faibles effectifs rencontrés pour cette cohorte : entre 2 et 5 individus excepté sur la Hem (19 individus).

A l'âge de 2 ans, âge de la maturité sexuelle chez les mâles de truite fario, la taille moyenne des individus est inférieure à la maille de capture autorisée (250 mm) sur tous les bassins étudiés (Figure 20). Sur l'Authie et la Hem, la borne supérieure de l'intervalle des tailles probables (95%) est également inférieure à la maille en vigueur dans le département. Cette borne est également très peu supérieure à la limite de 250 mm sur les bassins de la Canche et de la Lawe (respectivement 258 et 259 mm). **Pour ces quatre bassins, la maille de capture autorisée favorise donc la croissance des mâles au-delà de leur première année de maturité sexuelle et intègre la participation de**

**chaque génération au recrutement des générations suivantes.** Sur le bassin de l'Aa, la conclusion est moins tranchée puisque la taille moyenne est située sous la maille mais la borne supérieure de l'intervalle de probabilité est plus élevée laissant penser qu'un certain nombre de mâle peut être capturé avant d'avoir atteint sa maturité sexuelle.

Pour les femelles, la taille moyenne estimée à l'âge de maturité sexuelle (3 ans) est supérieure à la maille de capture autorisée sur les quatre bassins où cette cohorte est présente (Figure 20). La différence avec la maille autorisée varie de 12 à 33 mm suivant les bassins. **Malgré un dépassement relativement faible de la maille de capture appliquée dans le département du Pas-de-Calais, celle-ci n'assure pas la participation de toutes les femelles de truites fario au recrutement annuel.**

Sur la base des informations obtenues sur le département du Pas-de-Calais, tous bassins versants confondus, le Tableau XV présente les paramètres descriptifs de la distribution des classes de tailles des truites fario par classe d'âge. **Ce tableau peut constituer une aide à la décision pour fixer la taille de capture autorisée en fonction d'un risque jugé acceptable de prélever des individus matures avant qu'ils aient participé au recrutement.** Par exemple, pour la cohorte de truites fario âgées de 3 ans, cohorte dont la distribution se situe sur la maille autorisée en vigueur et qui correspond à l'âge de maturité sexuelle des femelles, 25% seulement des individus ont une taille inférieure à 251 mm. Autrement dit, 75% des individus de 3 ans sont susceptibles d'être capturés avant d'avoir participé à la reproduction de l'espèce. Si la maille est augmentée à la valeur médiane de la distribution (271 mm), ce chiffre tombe à 50%. Finalement, si la taille de capture autorisée est fixée à 300 mm, plus de 75% du stock de truite fario de 3 ans est susceptible de s'être reproduit avant d'être capturé.

**Tableau XV : Description des distributions de tailles des individus de truites fario du Pas-de-Calais, tous bassins versants confondus, par cohorte identifiée.**

	Taille moyenne (mm)	Limite du 1 <sup>er</sup> quartile (mm)	Médiane	Limite du 1 <sup>er</sup> quartile (mm)	Valeur maximale (mm)
Cohorte 2+	221	211	223	233	297
Cohorte 3+	273	251	271	290	403
Cohorte 4+	330	314	330	342	388

## IV. CONCLUSION

L'étude scalimétrique menée sur les données de capture de 2015 à 2019 dans le département du Pas-de-Calais permet de fournir des éléments concernant la conformité de la taille minimale de capture appliquée avec la réalité biologique du cycle de la truite fario dans des contextes hydrographiques ciblés.

Les populations de truite fario des cinq bassins d'étude présentent des tailles moyennes proches pour les cohortes identifiées. L'analyse des données à l'échelle du bassin versant est intéressante pour prendre en considération la variabilité potentielle de croissance des individus en fonction des conditions locales (géologie, températures...). Néanmoins, la comparaison des résultats obtenus à cette échelle montre que les résultats sont globalement uniformes à l'échelle du département, en particulier pour les cohortes 2+ et 3+ (âge de maturité sexuelle des mâles et femelles de truites fario) qui ne montre pas de différence de taille significative. **L'établissement d'une maille de capture autorisée à l'échelle du département semble donc pertinent.**

Concernant la taille de capture fixée à 250 mm dans le département du Pas-de-Calais, la présente étude a montré que cette maille **assure la participation des truites fario mâles au recrutement annuel**. En revanche, la taille des individus de la cohorte 3+ (âge de maturité sexuelle des femelles) est supérieure à la taille de capture minimale actuellement appliquée (250 mm) et **pourrait présenter un risque de prélèvement d'individus n'ayant pas participé au recrutement annuel**. Afin de limiter le risque de capture d'individus de truite fario n'ayant pas participé au recrutement, l'augmentation de la taille de capture autorisée est conseillée. L'étude des distributions des tailles par classe d'âge montre qu'en fixant la taille de capture autorisée à 300 mm, maille réglementaire fixée dans le département du Nord par exemple, 82% des truites de 3 ans participent potentiellement au recrutement avant une éventuelle capture. Avec cette taille, 100% des individus de 2 ans (dont les mâles ont atteint la maturité sexuelle) sont susceptibles de participer au moins une fois dans leur vie à la reproduction de l'espèce. **L'augmentation de la maille autorisée de 250 à 300 mm semble un bon compromis pour augmenter les chances des truites fario d'assurer un renouvellement des générations avant une éventuelle capture.**

Ces **conclusions doivent être appréhendées avec précaution** puisque les tailles estimées proviennent de jeux de données parfois restreints. De plus, les prélèvements sont le résultat d'une seule méthode de capture, la pêche à l'électricité, qui peut être mal adaptée à la capture de certaines classes de taille.

Plusieurs pistes peuvent être envisagées pour améliorer de futures études sur le département du Pas-de-Calais.

Dans cette étude, les effectifs de capture ont parfois été limitant dans l'analyse des données. Un jeu de données plus important permettrait de travailler à une échelle plus fine (le cours d'eau, la station). **La concentration de l'effort d'échantillonnage dans un contexte hydrographique restreint, comme ça a été le cas sur la Hem, permet de traiter les données avec une bonne cohérence géographique et biologique.** Le prélèvement systématique des écailles lors des opérations de pêche est peu chronophage sur le terrain et permet d'augmenter le jeu de données d'année en année. Les analyses menées peuvent ainsi être améliorées constamment et les modèles utilisés sont de plus en plus robustes.

Les lots d'écailles fournis comportaient un grand nombre d'écailles. Malgré cet effort d'échantillonnage conséquent, pour certains individus, l'intégralité de l'échantillon était composé d'écaille régénérées, non lisibles. De plus, la superposition des écailles lors de leur conditionnement a rendu la lecture de certaines écailles difficile (juxtaposition des cernes sur les écailles collées entre elles). Les écailles de

truites étant particulièrement fines et fragiles, une attention particulière peut être portée pour éviter qu'elles ne se collent, se plient ou se cassent. **Globalement, il faut maintenir le prélèvement d'un grand nombre d'écaïlle par individu pour favoriser la présence d'écaïlles de bonne qualité pour la lecture.**

Les truites fario mâles et femelles n'atteignent pas leur maturité sexuelle au même âge. Afin d'améliorer la qualité des interprétations et les comparaisons avec la maille de capture autorisée, il serait intéressant, lorsque cela est possible, de **renseigner le sexe des individus. Un modèle de croissance différent pourrait alors être proposé pour les populations de mâles et pour les populations de femelles et les interprétations des résultats pourraient être affinées.**

---

## BIBLIOGRAPHIE

---

- BAGLINIERE J.L. & MAISSE G. (1990). La croissance de la truite commune (*Salmo trutta L.*) sur le bassin du Scorff. Bull. Fr. Pêche Piscic., 318: 89-101.
- BATY F, RITZ C, CHARLES S, BRUTSCHE M, FLANDROIS J-P, DELIGNETTE-MULLER M-L (2015). A Toolbox for Nonlinear Regression in R: The Package nlstools. Journal of Statistical Software, 66(5), 1-21.
- COMITE DE BASSIN ARTHOIS-PICARDIE (2015). Schéma Directeur d'Aménagement et de Gestion des Eaux (SDAGE) du bassin Artois-Picardie 2016-2021. 190 p.
- CREASER, C. W. (1926). The structure and growth of the scales of fishes in relation to the interprétation of their life-history, with special reference to the sunfish *Eupomotis gibbosus*. University of Michigan, Museum of zoology, *Miscellaneous publication* 17. 83 p.
- DAHL, K. (1907). The scales of the herring as a mean of determining age growth and migration. *Report of Norwegian Fisheries and Marine Investigations*, 2, 1-36.
- DE PONTUAL, H., PANFILI, J., WRIGHT, P. J. & TROADEC, H. (2002). Introduction générale. Dans : *Manuel de sclérochronologie des poissons*. Panfili J., de Pontual H., Troadec H., Wright P. J. (éd.). Coédition Ifremer-IRD, 19-22.
- FDAAPPMA du Pas-de-Calais (2007). Plan Départementale pour la Protection du milieu aquatique et la Gestion des ressources piscicoles du Pas-de-Calais (PDPG 62) – Synthèse et programme d'actions nécessaires 2007-2012. 214 p.
- FDAAPPMA du Pas-de-Calais (2018a). Plan Départementale pour la Protection des milieux aquatiques et la Gestion des ressources piscicoles du Pas-de-Calais (PDPG 62) 2018-2022. 115 p.
- FDAAPPMA du Pas-de-Calais (2018b). Plan Départementale pour la Protection des milieux aquatiques et la Gestion des ressources piscicoles du Pas-de-Calais (PDPG 62) 2018-2022 – Atlas cartographique. 115 p.
- FLESCH, A. (1994). Biologie de la perche (*Perca fluviatilis*) dans le réservoir du Mirgenbach (Cattenom, Moselle). *Thèse de doctorat en Sciences de la Vie*, Université de Metz, 1998 p.
- FRANCIS, R. I. C. C. (1990). Back-calculation of fish length: a critical review. *Journal of Fish Biology*, 36, 883-902.
- KEITH P., PERSAT H., FEUTEUN E., ALLARDI J. (coords) (2011). Les poissons d'eau douce de France. *Biotope, Méze ; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité)*, 552 p.
- LE CREN, E. D. (1951). The length-weight relationship and seasonal cycle in Gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *Journal of Animal Ecology*, 20(2), 201-219.
- LE GALL, J. (1931). La scalimétrie et son importance en ichtyologie appliquée. *Revue des travaux de l'office des pêches maritimes*, tome IV, fasc. 4, 16, 381-395.
- LEEUEWENHOECK, A. (1696). Opera omnia, Lugduni Batavorum. *Epistola*, 107, 191-192.
- LINLOKKEN A., KLEIVEN E. ET MATZOW D. (1991). Population structure, growth and fecundity of perch (*Perca fluviatilis L.*) in an acidified river system in Southern Norway. *Hydrobiologia*, 220: 179-188.

MAUNDER, M. N., CRONE, P. R., PUNT, A. E., VALERO, J. L. & SEMMENS, B. X. (2016). Growth: theory, estimation, and application in fishery stock assessment models. *Fisheries Research*, **180**, 1-3.

MEUNIER, J.F. (2004). Ecailles : description, diversité et fonction. Dans *Manuel de sclérochronologie des poissons*. Panfili J., Pomual H. (de), Troadec H., Wright P.J. (éd.). Coédition Ifremer-IRD, 58-62.

MICHA, J.C. (1973). Étude des populations piscicoles de l'Ubanguï et tentatives de sélection et d'adaptation de quelques espèces à l'étang de pisciculture. *Centre Technique Forestier Tropical*, Nogent-sur-Marne, France. 110 p.

MINISTERE DE L'ÉCOLOGIE, DE L'ÉNERGIE, DU DÉVELOPPEMENT DURABLE ET DE L'AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE – MEEDDAT (2008). Arrêté du 23 avril 2008 fixant la liste des espèces de poissons et de crustacés et la granulométrie caractéristique des frayères en application de l'article R. 432-1 du code de l'environnement. *Journal Officiel de la République Française* du 8 mai 2008, Texte 5 sur 107, 2 p.

MINISTERE DE L'AGRICULTURE ET DE LA FORÊT (1988). Arrêté du 8 décembre 1988 fixant la liste des espèces de poissons protégées sur l'ensemble du territoire national. *Journal Officiel de la République Française* du 22 décembre 1988, 16036, 1 p.

MORETEAU J.C. (1985). Croissance et cycle sexuel de deux espèces de Littorines (Mollusques, Gastéropodes, Prosobranches) : *Littorina rudis* (Maton) et *Littorina nigrolineata* (Gray), à Roscoff (Nord, Finistère). Thèse d'Etat, Université de Paris Sud (Orsay). 157pp.

OGLE, D.H. (2016). *Introductory Fisheries Analyses with R*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL.

OMBREDANE, D. & BAGLINIÈRE, J. L. (1992). Les écailles et leur utilisation en écologie halieutique. Dans : *Tissus durs et âge individuel des vertébrés*. Baglinière J. L., Castanet J., Conand F., Meunier F.J. (éd.). Colloques et Séminaire ORSTOM-INRA, 151-192.

PAULY, D., SORIANO-BARTZ, M., MOREAU, J. & JARRE-TEICHMANN, A. (1992). A new model accounting for seasonal cessation of growth in fishes. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **43**, 1151-1156.

PREFET DU PAS-DE-CALAIS (2020). Arrêté préfectoral fixant la réglementation de la pêche en eau douce dans les cours d'eau du département du Pas-de-Calais pour l'année 2020. *Direction Départementale des Territoires et de la Mer, Arras, le 16 janvier 2020*. 10 p + annexes.

RASK M. & RAITANIEMI J. (1998). The growth of perch, *Perca fluviatilis* L., in recently acidified lakes of southern Finland. A comparison with unaffected waters. *Arch. Hydrobiol.*, **112** (3): 387-397.

RICKER W.E. (1980). Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de poissons. *Bulletin de l'office des recherches sur les pêcheries du Canada. Ministère des Pêches et des Océans, Ottawa*, 437 p.

VON BERTALANFFY L. (1938). A quantitative theory of organic growth. *Hm. boil.*, **10**: 181-213.