

## B. Historique

---

F.J. Meunier, J. Panfili

---

L'estimation de l'âge individuel des êtres vivants est souvent une nécessité pour de nombreux types d'étude. Les méthodes mises au point pour accéder à ce type d'information peuvent être très anciennes comme dans le cas de la dendrochronologie (estimation de l'âge d'un arbre à partir de ses anneaux de croissance annuels). En effet, un savoir-faire dans ce domaine existe depuis plusieurs siècles puisqu'il est déjà mentionné par Léonard de Vinci mais aussi par Montaigne (1580-1581) dans sa narration de voyage en Italie : « L'artiste... m'apprit que tous les arbres ont intérieurement autant de cercles et de tours qu'ils ont d'années. Il me le fit voir à toutes les espèces de bois... La partie du bois tournée vers le septentrion ou le nord est plus étroite, a les cercles plus serrés et plus épais que l'autre ; ainsi quelque bois qu'on lui porte, il se vante de pouvoir juger quel âge avait l'arbre et dans quelle situation il était ». Pour ce qui concerne les animaux, et plus particulièrement les Vertébrés, c'est Hederström (1759), un moine suédois, qui le premier propose l'utilisation des cernes des vertèbres comme méthode d'estimation de l'âge des poissons. Cependant, il faut attendre la fin du XIX<sup>e</sup> siècle pour voir se développer les premières tentatives sérieuses d'estimation de l'âge. D'une façon générale, l'estimation de l'âge des animaux se fait à partir de l'étude de marques répétitives d'un organe sclérifié ou d'un tissu dur. C'est pourquoi ces différentes méthodes relèvent du qualificatif général de « sclérochronologie ». Nous verrons plus loin qu'avec telle ou telle approche spécialisée, on utilise d'autres mots plus précis pour caractériser les méthodes mises au point : squelettochronologie, scalimétrie ou otolithométrie.

Les travaux faisant appel à l'étude des processus cycliques enregistrés par les pièces calcifiées chez les Poissons se chiffrent par centaines et il n'est pas question ici de les citer tous. Toutefois, un certain nombre de références, concernant les aspects théoriques dans ce domaine de recherche, sont nécessaires d'autant plus qu'elles mettent en relief notre compréhension des processus de croissance des tissus durs et leur aptitude à enregistrer le temps (Bagenal, 1974 ; Bagenal & Tesch, 1978 ; Summerfelt & Hall, 1987 ; Baglinière *et al.*, 1992). Ces études se sont surtout développées après le milieu du XX<sup>e</sup> siècle mais les idées et le support de cette science sont quelque peu plus anciens.

Nous aborderons donc d'abord les travaux qui ont contribué à la mise au point des méthodologies utilisées couramment aujourd'hui chez les poissons osseux (Ostéichthyens). Ensuite, nous envisagerons l'histoire des recherches récentes qui ont permis la mise au point d'approches similaires chez les poissons cartilagineux (Chondrichthyens).

## 1. Ostéichthyens

### 1.1. Scalimétrie

Leeuwenhoeck (1696), puis Réaumur (1716) avaient émis l'hypothèse que les crêtes concentriques (ou *circuli*) de la surface des écailles correspondaient aux différentes étapes de la croissance. Kuntzman (1824) a, par la suite, contesté la validité des *circuli* comme témoins de la croissance annuelle. Les auteurs suivants se sont plus préoccupés des rapports entre les crêtes et les lamelles sous-jacentes (Agassiz, 1833-1844; Peters, 1841). En fait, c'est Steenstrup (1861) puis Baudelot (1873) qui ont montré que, tout au long de la croissance, il y avait bien adjonction de nouvelles crêtes à la périphérie de l'écaille. Hoffbauer (1898, 1900) a observé, chez la carpe, que la croissance de l'écaille est plus importante en période d'abondance de nourriture et que, quand celle-ci se faisait plus rare, les *circuli* de l'écaille se resserraient. Il propose alors d'utiliser ces pièces comme moyen d'estimer l'âge des Poissons et présente une application pratique sur la carpe.

Malgré quelques réticences (Brown, 1903; Tims, 1906), les ichtyologistes développent alors au début du XX<sup>e</sup> siècle une méthode d'estimation de l'âge individuel des poissons à partir des variations de la disposition des crêtes circulaires et autres ornements de la surface des écailles élasmoïdes (Walter, 1901; Thomson, 1904; Hoffbauer, 1905; Dahl, 1907; Esdaile, 1912, *inter alia*).

Johnston (1905, 1907, 1908, 1910) a découvert et décrit les marques de reproduction (« spawning marks » en anglais) sur les écailles du saumon et a jeté les bases de la technique du rétrocalcul pour suivre la croissance annuelle du poisson. Dahl (1911) a analysé les causes des « fausses marques » et, avec Lea (1911), ils donnent les premières applications pratiques de la scalimétrie (calcul des tailles annuelles successives pour chaque individu).

Conscient que l'utilisation de l'écaille dans l'estimation de l'âge individuel reposait surtout sur des présomptions plutôt que sur des faits bien établis, Masterman (1913) publie une étude critique sur le saumon où il montre la nécessité, pour prouver le bien-fondé de cette méthode, de combiner les observations morphologiques, expérimentales et statistiques. En fait, il attire l'attention sur l'importante question de la validation des hypothèses interprétatives. Dans le domaine expérimental, c'est Winge (1915), sur les Gadidés, qui développe l'utilisation d'animaux marqués puis recapturés, bien que Johnston (1907) eut déjà l'occasion de pratiquer cette technique sur le saumon. Grâce aux travaux de ces pionniers, de nombreuses études pratiques basées sur les écailles seront publiées par la suite dans les revues spécialisées d'ichtyologie et de pêche.

La croissance de la surface de l'écaille est indéfinie et étroitement liée, dans certaines régions et pendant les saisons bien marquées, aux variations du milieu extérieur. Il est maintenant admis que, pendant la mauvaise saison, l'intervalle séparant les *circuli* se resserre et/ou les

nouveaux *circuli* qui se mettent en place sont discordants par rapport aux précédents (Ombredane & Baglinière, 1992); ce resserrement et/ou cette discordance sont très nets à l'observation en lumière transmise et sont appelés *annuli*. De l'observation de ces *annuli* est née la scalimétrie : estimation de l'âge des poissons et évaluation de la croissance individuelle (Dahl, 1907 ; 1911 ; Graham, 1929 ; Vibert & Lagler, 1961 ; Daget & Le Guen, 1975, *inter alia*).

Bien qu'empirique au départ, au début du XX<sup>e</sup> siècle, la scalimétrie a pu donner des résultats très satisfaisants en maintes occasions, en particulier pour les espèces intéressant la grande pêche. Toutefois, Walter (1901), Brown (1903), Dahl (1911) et d'autres ont montré que des causes d'erreurs sérieuses pouvaient apparaître avec la présence de « fausses marques » ou « faux *annuli* », car les écailles enregistrent souvent dans leur structure divers événements biologiques importants et stress (blessures, chocs physiologiques, mauvaises conditions estivales), périodiques ou non. De plus, chez certaines espèces, les *annuli* sont difficiles à observer, rendant l'estimation de l'âge délicate ou impossible. Chez d'autres espèces, la peau est dépourvue d'écailles. Les ichtyologistes se sont alors tournés vers les otolithes et/ou les os qui, eux aussi, enregistrent dans leur structure des événements affectant la croissance.

## 1.2. Otolithométrie

L'otolithométrie est une autre méthode d'estimation de l'âge très utilisée chez les Téléostéens (Stevenson & Campana, 1992). Cette science s'est aussi développée à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle à partir des travaux de Reibisch (1899). L'otolithe, concrétion calcaire de l'oreille interne à croissance théorique infinie, n'est pas à proprement parler un élément du squelette, mais sa nature minéralisée lui confère des propriétés similaires dans le domaine de la sclérochronologie. À l'origine, comme pour les écailles, les otolithes ont été utilisés pour étudier les cycles saisonniers et annuels de croissance et il existe maintenant une littérature abondante sur le sujet. Leur observation, en entier ou après une préparation, permet de donner une estimation de l'âge avec une bonne précision (Vibert & Lagler, 1961, *inter alia*). Mais, c'est la découverte par Pannella (1971) d'accroissements journaliers dans les otolithes qui a ouvert de nouveaux champs d'investigation. Les spécialistes ont alors été capables de reconstruire les étapes spécifiques de l'histoire de la vie des individus, du stade larvaire et/ou juvénile au stade adulte. L'otolithe est donc un enregistreur très sensible qui recouvre une large gamme de temps, mais les techniques utilisées pour atteindre cette précision d'échelle peuvent être onéreuses et consommatrices de temps. Plus récemment, au début des années quatre-vingt, il a été découvert que les otolithes incorporent également des éléments chimiques de leur environnement (d'origines biotique et abiotique) par l'intermédiaire de processus physiologiques complexes. L'analyse chimique des constituants de l'otolithe a offert ainsi de nouveaux moyens

de recherche et centres d'intérêt, particulièrement en écologie et notamment pour la reconstruction des traits de vie. Là aussi, les techniques sont coûteuses et toujours en cours de développement. Le nombre de travaux sur l'otolithométrie est déjà très important et des colloques spécialisés dévolus uniquement à la recherche sur les otolithes et ses applications ont déjà eu lieu au cours de la dernière décennie (Secor *et al.*, 1995a; Fossum *et al.*, 2000). Jusqu'à récemment, les otolithes ont été de plus en plus utilisés pour les études d'estimation de l'âge et de la croissance des poissons, et ils sont également très utiles dans d'autres domaines scientifiques (Fossum *et al.*, 2000).

### 1.3. Squelettochronologie

Si le développement de la squelettochronologie des poissons commence quelques années après les premiers pas de la scalimétrie, la première application remonte, en fait, au milieu du XVIII<sup>e</sup> siècle, avec le travail de Hederström (1759). Cet auteur, généralement méconnu, était choqué par les longévités fabuleuses couramment attribuées, à son époque, à des poissons communs comme le brochet (plus de 200 ans, voir aussi Casselman, 1974). Ayant observé que les vertèbres de plusieurs espèces présentaient des cernes, il a émis l'hypothèse que ces derniers pouvaient être un indice de l'âge. Le dénombrement de ces cernes sur les vertèbres de plusieurs espèces communes (brochet, morue, perche, anguille, brème) lui a donné, pour l'âge de ces animaux, des valeurs du même ordre que celles qui sont admises de nos jours. S'appuyant sur ses résultats, Hederström, dans le même article, a jeté les bases d'une véritable gestion des stocks, certes maladroite, mais probablement la première dans le domaine de la pisciculture. Publié en suédois, ce travail est resté de nombreuses années dans l'oubli et il a fallu attendre 1904 pour retrouver des études basées sur l'observation des os, en liaison d'ailleurs avec les écailles et les otolithes (Heincke, 1904, 1908; Cunningham, 1905). Une mention spéciale doit être faite sur le travail de Clerc (1927), premier auteur moderne à développer la squelettochronologie. Cet auteur a fait une étude comparative de la « périodicité de croissance des os » chez les Ostéichthyens, les Amphibiens et les Mammifères. Il a beaucoup insisté sur le fait que la croissance est un phénomène complexe sous le contrôle de facteurs externes (tels que l'influence du milieu et du climat) mais aussi de facteurs internes. Il a reconnu que les structures cycliques apparaissent dans l'os périostique et montré que certains os, par l'abondance de leurs formations périostiques, sont plus favorables que d'autres pour l'analyse de la croissance cyclique, d'une part, et que des processus de reconstruction entraînent la destruction de ces structures, d'autre part. Très rapidement, l'éventail des outils de squelettochronologie s'enrichit sur la base d'organes variés : rayons épineux et rayons « mous » des nageoires, pièces endosquelettiques des nageoires pectorales, *cleithra*, crête supra-occipitale, operculaires, vertèbres. Menon (1950) en dresse une liste exhaustive espèce par espèce. Le plus souvent, les auteurs uti-

lisent soit des pièces entières, soit des tranches, en exploitant les différences de transparence des couches osseuses déposées au cours des saisons : opacité des « zones » pendant la croissance active à la « belle saison », transparence des *annuli* pendant la croissance ralentie à la « mauvaise saison ». Quand l'*annulus* se réduit à une étroite ligne d'arrêt de croissance (LAC) annuelle, une méthode histologique simple, mise au point chez les Tétrapodes (Klevezal & Kleinenberg, 1967 ; Smirina, 1974 ; Pascal & Castanet, 1978, *inter alia*) et basée sur une coloration à l'hémaroxyline, facilite la mise en évidence des LAC très chromophiles (Meunier *et al.*, 1979 ; Boët, 1981 ; Meunier & Pascal, 1981). L'utilisation des os pour l'estimation de l'âge individuel est cependant peu fréquente chez les Ostéichthyens car elle est, en général, limitée aux espèces où scalimétrie et otolithométrie donnent des résultats douteux. L'accès au squelette est souvent plus difficile que le simple prélèvement des écailles, voire des otolithes.

## **2. Chondrichthyens**

---

Les premiers travaux de sclérochronologie chez les Chondrichthyens sont beaucoup plus récents (d'au moins un demi-siècle) que ceux relatifs aux Ostéichthyens. En effet, requins et raies étant dépourvus à la fois de squelette osseux et d'otolithes (réduits à de fins granules), il a fallu faire appel à d'autres structures comme support de marques de croissance squelettiques. En général, les spécialistes utilisent les corps vertébraux dont la structure cartilagineuse est assez bien connue (Ridewood, 1921 ; Moss, 1977 ; Hoening & Walsh, 1982) ou les épines des nageoires dorsales, quand elles existent (chez certains Squaliformes et les Hétérodon-tiformes), dont la morphogenèse a également été étudiée en plusieurs occasions (Markert, 1896 ; Goodrich, 1907 ; Peyer, 1957 ; Holden & Meadows, 1962 ; Maisey, 1979). Des marques de croissance ont également été signalées sur les dents (Tanaka, 1990) mais n'ont pas donné lieu à des applications squelettochronologiques.

Depuis les travaux de Ridewood (1921), on sait que, chez de nombreux Chondrichthyens, les corps vertébraux présentent des anneaux concentriques de cartilage calcifié séparés par des anneaux de cartilage peu ou pas calcifié donnant aux vertèbres différentes propriétés de transparence à la lumière. Ces anneaux sont plus ou moins visibles à la surface des cônes vertébraux. Cette alternance régulière de secteurs calcifiés et moins calcifiés correspond à des phénomènes cycliques plus ou moins réguliers. Haskell (1949) fut le premier à formuler clairement l'hypothèse d'une relation étroite entre ces anneaux vertébraux et la croissance annuelle des animaux et il proposa d'utiliser des coupes de vertèbres pour estimer l'âge. La première utilisation pratique effective pour l'estimation de l'âge individuel chez une raie a été publiée par Ishiyama (1951) et chez les requins par Parker & Stott (1965). Ces premières études ont été suivies par de nouvelles applications, surtout dans les deux dernières décennies.

Une deuxième approche pour l'estimation de l'âge individuel chez les Chondrichthyens repose sur l'étude des épines des nageoires dorsales. Toutefois, elle ne concerne que les taxons qui possèdent ces épines, c'est-à-dire les Hétérodontiformes et certains Squaliformes. Les épines des nageoires dorsales ont une structure semblable à celle des dents et des denticules cutanés. Elles sont constituées de dentine organisée autour d'une longue cavité pulpaire et recouvertes d'émail ou d'émailloïde (Markert, 1896; Maisey, 1979). Contrairement aux dents buccales et aux denticules cutanés soumis au remplacement, ces épines ont une croissance infinie et présentent des discontinuités rythmiques. Si celles-ci sont synchronisées avec un rythme saisonnier, elles peuvent être utilisées comme critère d'estimation de l'âge individuel (Kaganovskaia, 1933; Bonham *et al.*, 1949; Holden & Meadows, 1962). Avec le développement des études squelettochronologiques chez les Chondrichthyens, s'est posé le même problème d'automatisation des techniques de lecture que chez les Ostéichthyens. Quelques recherches ont été faites dans ce sens sur les corps vertébraux. Les analyses densitométriques des variations quantitatives du minéral, soit directes par spectrométrie de rayons X, soit indirectes à partir de radiographies, sont les méthodes les plus prometteuses. Mais, cela implique que des critères objectifs de reconnaissance des structures squelettiques de croissance soient bien établis pour servir de support à l'automatisation (Cailliet & Tanaka, 1990).