

## LES ECAILLES ET LEURS UTILISATIONS EN ECOLOGIE HALIEUTIQUE

Dominique OMBREDANE<sup>1-2</sup>,  
Jean-Luc BAGLINIERE<sup>2</sup>

---

### RESUME

Cet article présente les différentes utilisations des écailles en écologie halieutique en insistant plus particulièrement sur les aspects d'estimation de l'âge et analyse de la croissance et propose de nombreuses références pour les différents points abordés.

La première partie présente brièvement les différents types d'écailles et donne quelques rappels sur la formation, la structure et la mise en place des écailles élasmoïdes typiques des Téléostéens, poissons Ostéichthyens les plus récents.

La deuxième partie est consacrée aux principes et aux méthodes de détermination d'âge et d'analyse de la croissance en rappelant qu'ils concernent principalement des familles à espèces dulçaquicoles et amphihalines des régions tempérées à froides. Une attention plus particulière est portée sur le choix d'une zone optimale de prélèvement d'écailles, sur les techniques de validation et les limites d'utilisation de la scalimétrie dans l'estimation individuelle de l'âge et des modalités de croissance chez les poissons.

Dans la troisième et dernière partie, il est montré que les écailles peuvent être employées à d'autres fins dans le domaine halieutique. Leur nombre, leur emplacement sur le corps du poisson et leurs caractéristiques (type, forme, reliefs superficiels et ornementsations) constituent tout un ensemble de critères : (1) de reconnaissance, de classification et de phylogénèse des familles, des genres voire des espèces; (2) de caractérisation du cycle biologique et des conditions de milieu du poisson et (3) de discrimination des stocks. Dans les deux derniers cas, l'utilisation des écailles se restreint actuellement à un petit nombre d'espèces (grande valeur économique, bonne performance de l'outil scalimétrique).

Si les écailles sont, depuis plus d'un siècle et demi, très utilisées dans le domaine halieutique, il n'en reste pas moins que deux nécessités présentes ressortent : d'une part, celle d'une approche critique des méthodologies et d'autre part, celle de mieux comprendre les rythmes de croissance de l'écaille en fonction des facteurs du milieu.

---

<sup>1</sup> Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, Chaire de Zoologie, 65 rue de St Brieuc, 35042 RENNES Cedex

<sup>2</sup> Station INRA de Physiologie et d'Ecologie des Poissons, Laboratoire d'Ecologie Hydrobiologique, 65 rue de St Brieuc, 35042 RENNES Cedex

## THE SCALES AND THEIR USE IN FISH ECOLOGY

### ABSTRACT

*This paper synthesizes the different uses of scales in fish ecology in dwelling mainly the aspects of age determination and growth analysis and proposes a great number of references for all the topics.*

*The first part presents briefly scale typology and gives some recalls upon the formation, the structure and the scalation development of elasmoid scales, typical of Teleosteans the most evolved group of Osteichthyan fishes.*

*The second part presents principles and methods of age estimation and growth analysis in recalling that these affect mainly freshwater and amphibiotic species family from temperate to cold countries. Particular attention was supported on the choice of the scale removing optimal zone, the validation techniques and on the limits of scale use in the individual estimation of fish age and growth conditions.*

*In the third and last part, it is showed that scales can be used in other application reaches of fish ecology. Their number, their position on the fish body and their characteristics (type, form, superficial reliefs, ornamentations) constitute a whole group of criteria for: (1) the recognition, classification and phylogeny of families, genus even of species (2) the characterization of fish biological cycle and environmental conditions and (3) the stock discrimination. In both last cases, scale use concerns now only a small number of species (high economical value, good performance of scale interpretation).*

*If the scales are used widely in fish ecology from more a century and a half, two main aims are necessary for the future : on the one hand a critical approach of methods using scales and on the other hand a better understanding of the rythmic building of scale in relation with the environmental factors.*

### INTRODUCTION

Les écailles font partie du squelette superficiel des poissons au même titre que les rayons de nageoires (Meunier, 1987). Leur classification en plusieurs types traduit en partie l'évolution phylogénique des poissons. Ainsi, parmi les véritables écailles, propres aux poissons Ostéichthyens on distingue le type rhomboïde, le plus primitif, et le type élasmoïde le plus évolué que l'on rencontre le plus souvent chez les Téléostéens, groupe le plus récent des Ostéichthyens. Il est généralement admis que les écailles élasmoïdes dérivent des écailles rhomboïdes, épaisses et rigides. Les processus évolutifs ont conduit progressivement aux écailles élasmoïdes, minces et flexibles qui constituent un revêtement léger mais solide, gênant très peu les mouvements des poissons. C'est cette importante aromorphose qui a, sans aucun doute, favorisé une plus large divergence écologique des Téléostéens, conduisant à leur prédominance dans la faune ichtyologique actuelle (Burdak, 1979).

Le revêtement écailleux des poissons a des fonctions **hydrodynamique** (très développée chez les poissons nectoniques), **défensive** (essentielle pour les espèces benthiques) et dans une moindre mesure des fonctions de **dissimulation** et de **locomotion**.

La formation d'un revêtement écailleux élasmoïde, moins protecteur mais plus hydrodynamique, chez les Téléostéens traduit une adaptation morphologique à la vie nectonique (Burdak, 1979).

En plus de l'intérêt qu'elle suscite en biologie du développement, en phylogénèse et en morphologie fonctionnelle, l'étude des écailles est utile en paléontologie (écologie des poissons disparus, reconstitution des conditions climatiques passées, ...) et en géologie (stratigraphie) (Burdak, 1979). Enfin, les écailles représentent à différents égards un matériel de choix pour les ichtyologistes :

- de par leur modalité de croissance, elles constituent un véritable livre ouvert de l'histoire de la vie d'un poisson. Elles permettent ainsi de déterminer l'**âge** et le rythme de **croissance** des individus. Ces deux aspects correspondent aux utilisations les plus anciennes de cette pièce squelettique qui ont débuté à la fin du siècle dernier (Hoffbauer, 1898 *in* Daget et Le Guen, 1975) et se sont intensifiées dès le début du XXème siècle. Les écailles peuvent servir également à caractériser le cycle biologique d'un poisson (année de frai par exemple) et l'environnement aquatique dans lequel il a vécu.

- en tant qu'éléments de la morphologie des poissons, elles sont utilisées depuis très longtemps en **systématique** (Agassiz, 1833 *in* Burdak, 1979). Plus récemment, il a été montré que la forme et les structures superficielles de l'écaille pouvaient constituer des éléments importants pour l'identification des espèces, la **discrimination de stocks** ou de populations et de différentes formes ou **écotypes d'une même espèce**.

Sur la base d'un bref rappel de la typologie, de la formation et de la structure des écailles, le travail présenté a pour objectif principal de montrer les différentes utilisations des écailles élasmoïdes des poissons actuels en écologie halieutique en insistant plus particulièrement sur l'estimation de l'âge et l'analyse de la croissance individuels.

## FORMATION ET STRUCTURE DES ECAILLES

### TYOLOGIE DES ECAILLES

Les véritables écailles sont des productions d'origine exclusivement dermique localisées dans la peau des poissons. Cependant, certains denticules cutanés d'origine épidermodermique (Bertin, 1958) sont parfois aussi appelés écailles bien que n'étant pas constitués de tissus osseux (Zylberberg *et al.*, sous presse). Ainsi, dans les ouvrages spécialisés, on considère trois grands types d'écailles.

#### "ECAILLES" PLACOIDES (figure 1)

Ce sont des dents cutanées ou odontodes (Ørvig, 1977 *in* Meunier, 1987) présentant une cavité pulpaire centrale qui se bouche partiellement (croissance centripète) par de la dentine et recouverte d'une couche d'émail (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990). Durant la vie du poisson, leur taille n'augmente pas alors que leur nombre s'accroît. Elles sont caractéristiques de la Classe des Chondrychthiens (Harder, 1975).

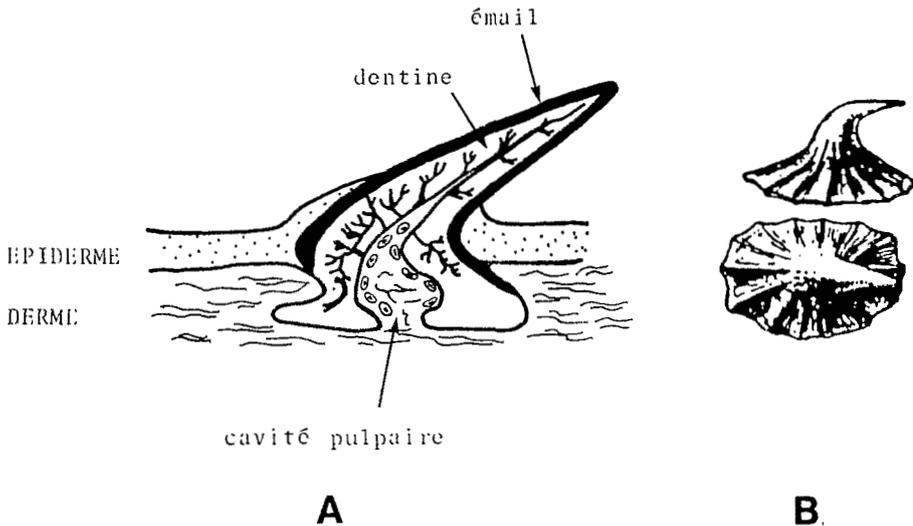


Figure 1. Ecaille placoidé des requins. A : coupe longitudinale (modifiée d'après Dean in Harder, 1975) ; b: vues latérale et superficielle

#### ECAILLES RHOMBOIDES (figure 2)

De forme rhombique, elles sont épaisses, rigides, juxtaposées et composées d'une épaisse plaque basale osseuse sur laquelle se développe une couche superficielle constituée d'os vascularisé, de dentine et/ou de ganoïne (Bertin, 1958 ; Francillon-Vieillot *et al.*, 1990). Elles se répartissent en deux types : a) les **écailles cosmoides** dont la principale caractéristique est l'existence d'une épaisse couche superficielle de cosmine, dans laquelle la dentine et l'émail sont organisés en odontodes, et recouverte d'émail (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990). Ce type est présent chez les Dipneustes et les Crossoptérygiens fossiles ; b) les **écailles ganoïdes** constituées d'une plaque basale d'os compact recouverte d'une couche de dentine, elle-même recouverte d'une couche de ganoïne (Meunier, 1980). Ces écailles sont caractéristiques des Brachioptérygiens (ex: *Polypterus*), des Holostéens (ex: *Lepisosteus*) actuels et fossiles et des Chondrostéens fossiles (Bertin, 1958 ; Francillon-Vieillot *et al.*, 1990).

#### ECAILLES ELASMOIDES (figure 3)

De formes variées, elles sont minces, transparentes, lamelleuses, imbriquées (en tuile ou en mosaïque) et contiennent du tissu osseux plus ou moins transformé, la ganoïne et la dentine ayant disparu (Bertin, 1958 ; Burdak, 1979). Elles sont composées d'une plaque basale (isopédine) et d'une couche superficielle de nature composite. Elles sont caractéristiques des Téléostéens. On distingue les **écailles cycloïdes**, les plus anciennes, ovales ou rondes, aux bords lisses (excepté quelques indentations mineures) et les **écailles cténoïdes**, propres aux formes plus évoluées, pourvues de rangées de spinules ou ctenii sur la partie postérieure et

d'indentations sur la partie antérieure (Bertin, 1958 ; Harder, 1975; Sire, 1985).

Au contraire des "écailles" placoides (dents cutanées), les écailles rhomboïdes et élasmoïdes sont en nombre constant durant toute la vie du poisson et leur taille augmente lorsque l'individu grandit.

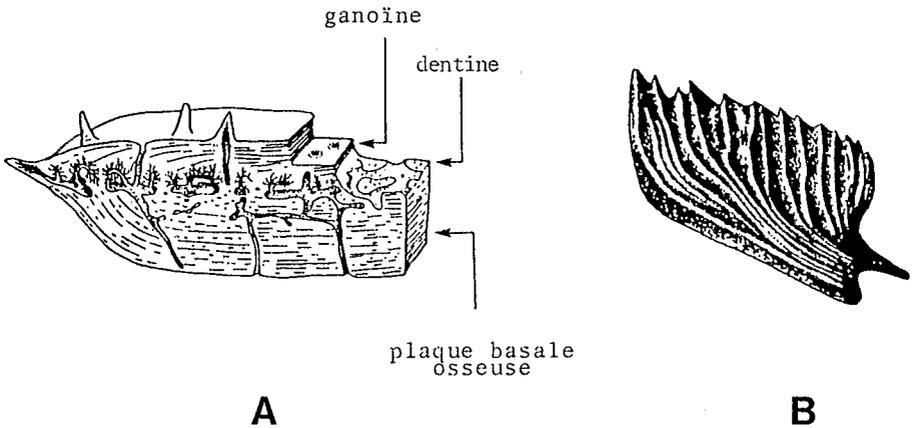


Figure 2. Ecaïlle ganoïde (type paleoniscoïde). A : coupe longitudinale (modifiée d'après Goodrich, 1907 *in* Burdak, 1979) ; B : vue superficielle d'une écaïlle de Paleoniscidé (chondrosteens fossiles) : *Ganolepsis gracilis* Woodward (Burdak, 1979)

#### FORMATION ET STRUCTURE DES ECAILLES ELASMOIDES

La formation des écailles élasmoïdes (figure 4) débute par la migration, à travers le derme, de cellules d'origine mésenchymateuse pour former un petit agrégat ou papille dermique, sous l'épiderme (Harder, 1975 ; Sire et Géraudie, 1983). Ensuite certaines cellules se différencient en "ostéoblastes", responsables de la genèse des tissus osseux (Meunier, 1987). La première ébauche de l'écaïlle, minuscule plaque, futur focus de l'écaïlle (Everson, 1980), se forme dans un espace entre les "ostéoblastes" (Sire et Géraudie, 1983). Ces derniers sécrètent d'abord la couche basale osseuse puis ils se spécialisent, permettant la mise en place de la couche superficielle et la croissance marginale de l'écaïlle (Sire et Géraudie, 1983). Autour de cette ébauche, se condensent d'autres cellules de la papille dermique, celles les plus proches de l'épiderme se différenciant en ostéoblastes, pour former un feuillet limitant la poche de l'écaïlle (Sire, 1989).

Ainsi, les écailles sont constituées de deux couches principales :

UNE COUCHE MINERALISEE SUPERFICIELLE (DISTALE, SUPERIEURE) (ANCIENNEMENT APPELEE HYALODENTINE)

Les ostéoblastes de la surface de la couche superficielle se nécrosent très rapidement pour la plupart et y sont donc inactifs et peu nombreux (Kobayashi *et al.*,

1972 in Ottaway, 1978). Seules les cellules situées sur le bord de l'écaille sont responsables de la croissance de la couche superficielle qui de ce fait ne s'épaissit presque pas après sa mise en place (Sire, 1985).

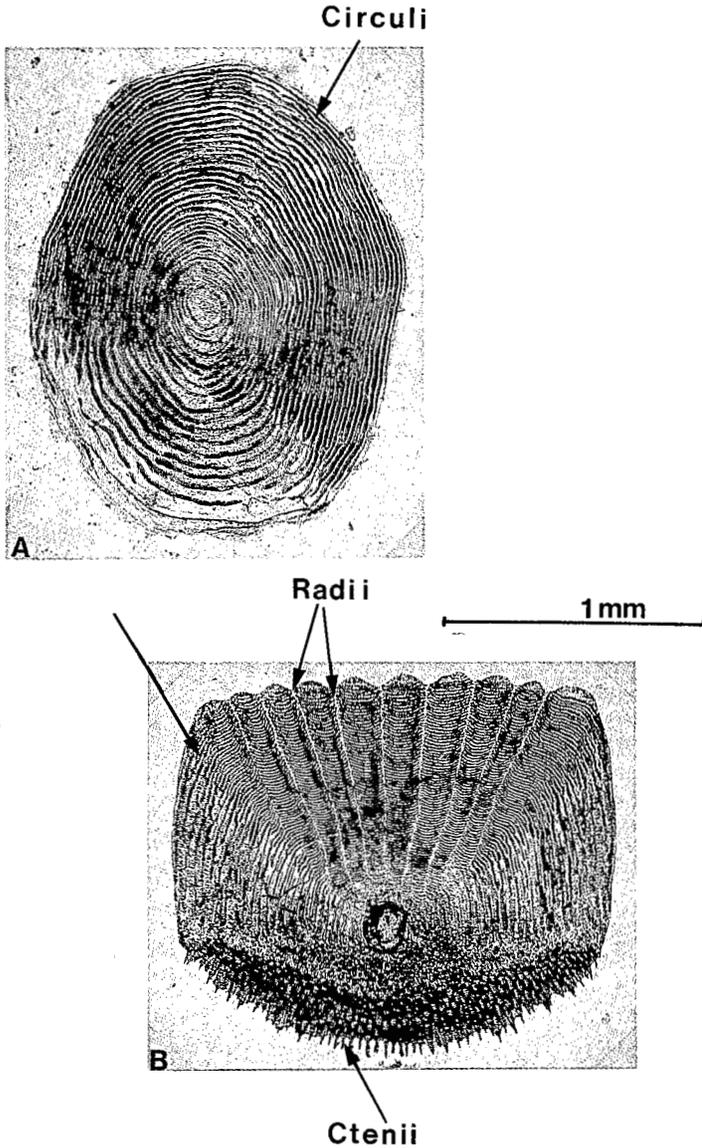


Figure 3. Ecaille élasmoïde des Téléostéens. A : écaille cycloïde d'un salmonidé : *Salmo trutta* (longueur à la fourche : 192 mm, âge : 1+ an) ; B : écaille cténoïde d'un Cichlidé : *Lamprologus brichardi* (longueur à la fourche : 46 mm, âge : 0+)

Entre leurs rangées circulaires et concentriques, les cellules génèrent des crêtes (circuli) par une plus forte sécrétion de matrice osseuse minéralisée (Bertin, 1958). Cette couche superficielle est en réalité constituée de deux couches (Sire, 1985): (a) la "couche externe", qui s'étend sur toute la surface de l'écaille, est constituée d'une trame de fibrilles de collagène et elle est fortement minéralisée (sels phosphocalciques sous la forme d'hydroxyapatite); (b) la "couche limitante", est localisée au dessus de la couche externe mais uniquement dans la région proche de l'épiderme (champ postérieur). Elle s'épaissit pendant toute la vie du poisson et si, au début, elle épouse assez fidèlement la couche externe, elle tend avec le temps à en estomper les reliefs.

#### UNE COUCHE FIBREUSE PROFONDE (PROXIMALE, INFÉRIEURE) OU PLAQUE BASALE

Les cellules qui en synthétisent les composants sont appelées tour à tour sclérobastes (Sire et Géraudie, 1983), ostéoblastes ou fibroblastes (Kobayashi *et al.*, 1972 in Moyle et Cech, 1982) ou élasmoblastes (Meunier, 1987). Elles forment un pseudo épithélium continu de une à deux assises de cellules qui déposent en permanence des lamelles fibreuses (Bertin, 1958 ; Ottaway, 1978). Chaque lamelle est composée de fibrilles de collagène parallèles entre elles. La direction des fibrilles changeant d'une lamelle à la suivante, leur superposition donne une allure de contre-plaqué à la plaque basale (Meunier, 1987). Cette couche est incomplètement minéralisée (Sire et Meunier, 1981).

Ainsi l'écaille toute entière présente la forme d'un cône surbaissé (Bertin, 1958). Sa surface peut être divisée en plusieurs champs : postérieur (caudal) visible sur l'écaille en place, antérieur (rostral) et latéraux, enfouis dans le derme (Bertin, 1958).

La surface de la couche superficielle peut présenter diverses ornementsations (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990) :

- Des crêtes concentriques, appelées **circuli** (ou parfois sclérites) sont surtout présentes à la surface du champ antérieur de l'écaille et sont plus ou moins espacées, voire absentes dans les autres (Lippitsch, 1990).
- Des **sillons radiaires** ou **radii** ou encore **stries** (gouttières) orientés du focus vers le bord de l'écaille (en général perpendiculaires aux circuli) peuvent se former à la surface du champ antérieur. A cet endroit, la couche superficielle est absente (Sire et Meunier, 1981). On distingue des radii primaires et secondaires selon qu'ils sont issus ou non du focus (Maitland, 1972 ; Lippitsch, 1990) et certains peuvent se ramifier (Tesch, 1971). Il ne faut pas les confondre avec des **sillons transverses** qui leur sont plus ou moins perpendiculaires et que l'on trouve chez certains Clupéidés (Douchement, 1981). Dans la plupart des cas, aucun radii n'est présent dans le champ postérieur (Everson, 1980) sauf toutefois chez les Cyprinidés (Sire et Meunier, 1981)
- Les circuli peuvent être ornementsés secondairement de **tubercules** qui assurent un meilleur ancrage dans la poche de l'écaille. Ils restent petits dans le champ antérieur de l'écaille mais peuvent se développer durant toute la vie du poisson dans le champ postérieur où ils sont des épaissement localisés de la couche limitante (Sire, 1985).
- Le champs postérieur des écailles cténoïdes est ornementé de **spinules** ou **ctenii**. Ces ornementsations dont une typologie adaptée aux Cichlidés est proposée par Lippitsch (1990) peuvent rendre méconnaissables les circuli (Tesch, 1971).

A mesure qu'elle grandit (en surface et en épaisseur), l'écaille s'incline et s'imbrique avec ses voisines (Bertin, 1958). La partie antérieure de l'écaille croît plus vite que la partie postérieure de telle sorte que le focus se déplace vers cette dernière (Harder, 1975 ; Ottaway, 1978). De plus, les reliefs longitudinaux situés à la surface de tous les types d'écaille sont orientés vers l'arrière ce qui diminuerait la résistance hydrodynamique rencontrée par le poisson en régularisant le courant dans sa couche limite (Burdak, 1979).

## MODES DE SCALATION

L'apparition de la première papille scalaire, a lieu en général sur le pédoncule caudal, près de la ligne latérale (Sire, 1981). Ainsi, une "induction primaire" par le nerf latéral à laquelle s'ajouterait ensuite une "induction secondaire de proche en proche" (Sire, 1981) a été proposée comme hypothèse d'un facteur initiant l'apparition des premières écailles. Mais, comme ces dernières apparaissent loin de la ligne latérale chez certaines espèces, d'autres hypothèses ont été récemment envisagées (Sire et Arnulf, 1990). En se basant sur les études réalisées sur plus de 80 espèces de Téléostéens, on peut considérer, en simplifiant, que la mise en place des écailles peut se faire selon trois grandes modalités (Sire, 1981 ; Sire et Arnulf, 1990). Ainsi les premières écailles apparaissent soit :

- (1) sur la région antérieure du corps du poisson, en général en arrière de la tête, près des opercules et le long de la ligne latérale. Ce mode de scalation est peu répandu et est présent chez quelques Cyprinidés;
- (2) sur la région postérieure de l'animal, en arrière de la nageoire dorsale, au milieu du pédoncule caudal et au niveau de la ligne latérale. Ce mode de scalation est le plus répandu et est typique de nombreux Centrarchidés et Percidés (Carlander, 1982 ; Hudson et Bulow, 1984).
- (3) simultanément en divers points du corps plus ou moins loin de la ligne latérale.

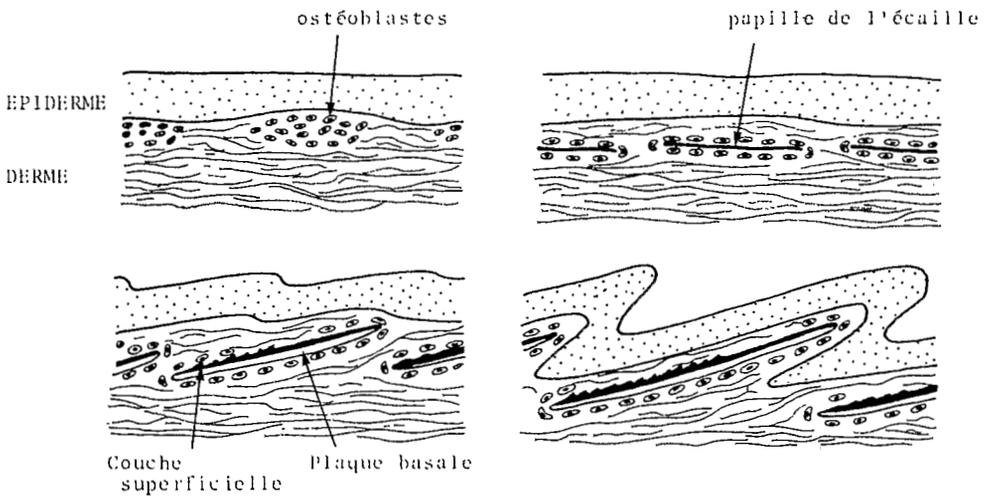
En général le mode de scalation est assez homogène dans chaque famille excepté pour les Cyprinidés.

Le revêtement écailleux peut être différent selon les espèces. Il a été particulièrement bien étudié par Burdak (1979) qui a mis au point des indices pour estimer le degré d'imbrication des écailles.

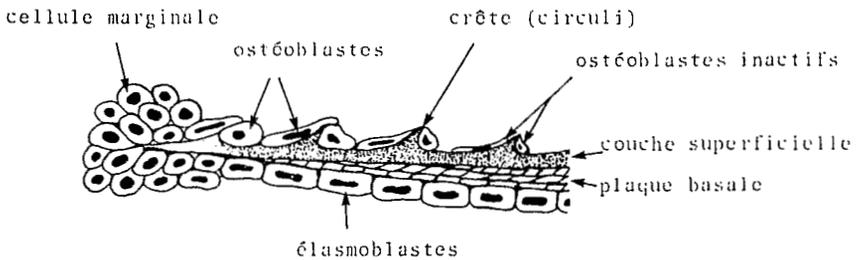
## RYTHME DE CROISSANCE DES ECAILLES ET CYCLE DU CALCIUM

La minéralisation des écailles chez les poissons est liée au métabolisme du calcium. Cet élément arriverait aux écailles *via* le sang et les fluides extracellulaires et non *via* la peau. La plus grande partie du calcium que l'on trouve dans le sang et autres liquides proviendrait surtout des échanges au niveau des branchies et, dans une moindre mesure, des échanges actifs au niveau de la peau (la contribution de l'alimentation serait négligeable). De plus, chez les Ostéichthyens les concentrations de calcium dans le plasma ne sont pas liées à celles dans le milieu environnant, mais seraient contrôlées par un mécanisme basé sur un système de "feedback". Cela sous-entend des oscillations entre des périodes d'activité et d'inactivité, ce qui justifierait des dépôts rythmiques de matériaux sur le bord des écailles.

La périodicité des dépôts serait une réponse au système de contrôle et ne correspondrait pas à la formation de circuli particuliers (Simkiss, 1974).



A



B

Figure 4. Formation d'une écaille élasmoïde. A : les phases successives (modifiées d'après Bertin, 1958) ; B : détail de la structure du champ antérieur avec les cellules mises en cause (modifié d'après Kobayashi *et al.*, 1972 in Moyle et Cech, 1982)

L'incorporation de glycine marquée, a permis de montrer que la croissance de l'écaille se fait selon un cycle saisonnier, lié aux conditions environnementales (facteurs externes), et un cycle circadien (sous dépendance de facteurs internes) qui persiste toute l'année bien que son amplitude diminue en hiver (Ottaway, 1978).

Une croissance rapide du poisson se traduit sur les structures superficielles de l'écaille par une zone où les circuli sont largement espacés et une croissance lente par une zone où ils sont très rapprochés (Everson, 1980 ; Jearld, 1983). Ainsi tout ralentissement de la croissance du poisson s'enregistre sur l'écaille par un rapprochement des circuli voire par une diminution du nombre de circuli formés (Bilton, 1974). Les facteurs externes qui en sont responsables sont de natures variées : chute saisonnière de la température, hautes températures estivales, reproduction, disette alimentaire, changement de nourriture, changement de milieu, accidents individuels, maladies et présence de parasites, manipulations et transport (Bilton, 1974 ; Daget et Le Guen, 1975 ; Van osten, 1957 in Boët et Le Louarn, 1985 ; Ottaway et Simkiss, 1977 ; Weatherley et Rogers, 1978 ; Magnan et Fitzgerald, 1983).

Bien que globalement moins minéralisées que les os de l'endosquelette, les écailles contiennent une forte proportion de substances minérales (27 % à 50 %, selon la latitude où vit le poisson) (Harder, 1975) et constituent des réservoirs de calcium pour le poisson. Les échanges avec le sang ou autres liquides internes sont permanents dans les deux sens. Cela veut dire que si l'organisme n'a pas suffisamment de calcium à sa disposition pour un besoin particulier (au moment du frai par exemple), il peut s'en procurer par résorption des structures osseuses. Pour les écailles, cette résorption concerne d'abord la partie antérolatérale puis le bord de la partie postérieure (Simkiss, 1974).

Il faut noter enfin qu'une blessure cicatrisée du tégument entraînera la formation d'écailles régénérées où les ostéoblastes synthétiseront d'abord une couche superficielle désorganisée (ce qui permet de reconnaître facilement le centre d'une écaille régénérée) avant de reprendre un dépôt plus régulier des circuli (Boët et Le Louarn, 1985 ; Sire et Géraudie, 1984).

## AGE ET CROISSANCE

### COLLECTE ET PREPARATION DES ECAILLES

#### Les espèces concernées

Leur prélèvement étant aisé et ne provoquant que de faibles dommages pour le poisson, les écailles, par rapport à d'autres structures osseuses, ont été et sont encore le plus souvent utilisées (Moyle et Cech, 1982). Cependant, parce que la validation des techniques et méthodes commence à devenir une préoccupation des scientifiques (Beamish et Mc Farlane, 1983), l'utilisation des écailles pour certaines espèces est remise en cause (Pikitch et Demory, 1988). Daget et Le Guen (1975) estiment qu'il faut éliminer les espèces pour lesquelles le taux d'erreur dépasse 20 %. *A contrario*, le développement de nouvelles techniques de préparation et d'observation peut élargir le champ des espèces concernées.

S'il n'est pas possible de faire un inventaire exhaustif de toutes les familles et espèces de poissons pour lesquelles l'estimation de l'âge et de la croissance sont effectuées par interprétation des écailles, on peut cependant faire l'analyse suivante :

- Les écailles sont utilisées pour une majorité de familles à espèces dulçaquicoles et amphihalines des régions à climat tempéré ou froid : Salmonidés, Cyprinidés, Percidés, Centrarchidés, Clupéidés (Scott et Crossman, 1974 ; Carlander, 1982 ; Jearld, 1983 ; Baglinière et Le Louarn,

1987). Elles peuvent également être employées chez certaines familles de poissons vivant dans les eaux continentales de la zone intertropicale où les saisons pluviométriques sont marquées, c'est le cas notamment des Cichlidés (Jearld, 1983).

- Chez les espèces marines, si le spectre géographique est large, le nombre des familles chez lesquelles l'écaille est utilisée reste faible. Cependant, cela concerne aussi bien les espèces de Notothéniidés (Everson, 1980) et de Gadidés (Lai *et al.*, 1987) des régions froides que celles des Elopidae, des Serranidés (Jearld, 1983), des Clupéidés (Daget et Le Guen, 1975) et des Sparidés (Girardin et Quignard, 1985) des régions tempérées et intertropicales. Mais en fait, chez un grand nombre de poissons marins, c'est l'otolithe qui est le plus communément utilisé pour la détermination de l'âge (William et Bedford, 1974).

- Parmi les familles vivant dans les eaux saumâtres tempérées et chaudes, les plus concernées sont les Anthérinidés (Brenner, 1979), les Mugilidés (Baglinière et Le Louarn, 1987) et les Percichthyés (Waldman *et al.*, 1988).

- Certaines familles ou espèces n'ont jamais été concernées parce qu'elles n'ont pas d'écailles ou que celles-ci sont trop profondément modifiées : famille des Gastérostéidés (ex : l'épinochette *Pygosteus pungitus*), des Cottidés (ex : chabot *Cottus gobio*), des Cobitidés (ex : la loche franche *Noemacheilus barbatulus*), des Siluridés (ex : le silure *Silurus glanis*) et des Ictaluridés (ex : le poisson chat *Ictalurus melas*) (Maitland, 1972 ; Burdak, 1979 ; Baglinière et Le Louarn, 1987).

- Chez certaines familles, et/ou genres, voire espèces, les écailles servent à l'estimation de l'âge au même titre que d'autres structures osseuses : par exemple, (1) otolithes chez les Bothidés et les Pleuronectidés, poissons plats marins (Jearld, 1983), chez certaines espèces de Notothéniidés et de Channichtyoïdés, poissons marins de l'Antarctique (Everson, 1980 ; Burchett, 1986), (2) rayons de nageoires chez le sandre *Stizostedion lucioperca* (Gerdeaux, 1986), (3) l'os operculaire chez la perche *Perca fluviatilis* (Le Cren, 1947).

- Dans certains cas, les écailles permettent l'estimation de l'âge mais ne peuvent être utilisées pour analyser la croissance individuelle : le cas de la grande Alose *Alosa alosa* est un excellent exemple d'une telle situation (Sabatié, 1990). *A contrario*, elles peuvent être inadéquates pour l'estimation de l'âge et être employées pour des études de croissance (cas de certains Cichlidés : Doyle *et al.*, 1987).

### Les zones de prélèvement

Le choix d'une zone optimale de prélèvement est un préalable indispensable à toute utilisation des écailles mais cette préoccupation est pourtant relativement récente. Nombreuses sont les études où la zone de prélèvement d'écailles n'est pas précisée alors que les travaux sur la variabilité de leur structure et visant à déterminer la zone optimale chez une espèce donnée sont rares. La multiplicité des sites de prélèvement utilisés (épaule, milieu du corps,...) pour *Salmo trutta* (Ombredane et Richard, 1990) illustre bien le problème. Enfin, actuellement il semble que seul *Salmo salar* est nanti d'une zone standard de prélèvement choisie par la communauté scientifique (Anonyme, 1984).

En dépit de ces constatations, un certain nombre de principes quant à ces sites est déjà admis implicitement :

- les écailles doivent provenir d'un même site pour tous les poissons d'une même espèce si l'on veut se permettre des comparaisons (Tesch, 1971). De plus, la précision de la localisation du site de prélèvement sur le corps du poisson doit augmenter (rang d'écailles et point longitudinal) dans le cas d'études de croissance par rétrocalcul des tailles (Kipling, 1962 ; Hile, 1970 ; Tesch, 1971 ; Carlander, 1982). Il en est de même lorsque l'écaille est utilisée dans des études de discrimination de stock (Martynov, 1983 ; Prévost, 1987).
- les écailles doivent y être larges et symétriques (Tesch, 1971) et non pas petites et de forme irrégulière (Jearld, 1983), ce qui facilite leur interprétation.

La majeure partie des travaux sur la variabilité inter-site des écailles concerne les Salmonidés des genres *Salmo* et *Oncorhynchus* (Scarnecchia, 1979 ; Martynov, 1983 ; Bilton, 1984 ; Prévost, 1987, Ombredane et Richard, 1990). Dans ces études, les critères scalimétriques utilisés sont très variés : taux de régénération, forme, taille (longueur, largeur, rayons), nombre de circuli, espaces entre les circuli. A ces critères peuvent s'ajouter celui de la lisibilité générale de l'écaille chez *Alosa alosa* (Menesson-Boisneau, 1990) ou de la variabilité intra-site de leur taille (Al-Absy et Carlander, 1988). Ces études mettent souvent en évidence que le site optimal de prélèvement ne coïncide pas toujours avec la zone d'apparition des premières écailles. Ainsi chez *Perca flavescens*, la scalation débute sur le pédoncule caudal mais le site optimum se situe près de la nageoire pectorale (Al-Absy et Carlander, 1988).

Bien que n'ayant pas été validées pour la plupart d'entre elles, des zones de prélèvement d'écailles, différentes selon les espèces (Tesch, 1971) sont préconisées ou tout du moins utilisées (figure 5). Pour quelques études récentes sur la croissance, des sites très précis de prélèvement sont donnés. Par exemple, pour les Percidés et les Centrarchidés, Carlander (1982) suggère les rangs 2 à 5 sous la ligne latérale près de la nageoire pectorale quand elle est plaquée au corps. Pour *Salvelinus alpinus*, il faut prélever 2 rangs au dessus ou en dessous de la ligne latérale sur une ligne allant de l'insertion de la nageoire dorsale à l'anus (Barbour et Einarsson, 1987).

### Méthodes de préparation et d'observation

Compte tenu de la variabilité de la taille et de la morphologie des écailles au sein d'un même site de prélèvement (Hile, 1970), il est nécessaire d'observer plusieurs écailles (Tesch, 1971 ; Daget et Le Guen, 1975). Le nombre minimal d'écailles à préparer pour des lectures simples ou analyse des structures varie en général entre 3 et 8. Pour cela il faut prélever un nombre d'écailles pouvant varier de 6 à 20 selon les espèces en raison du taux de régénération (Tesch, 1971). Notamment, ce dernier est élevé chez les poissons de l'antarctique (Everson, 1980), *Alosa alosa* (Menesson-Boisneau, 1990), *Salmo trutta* (Ombredane et Richard, 1990).

Avant toute préparation, la première étape est souvent une sélection des écailles (loupe binoculaire) visant à éliminer celles qui sont régénérées.

### Nettoyage

Parce qu'elles sont partiellement recouvertes de résidus du derme, de l'épiderme, de mucus secs et de pigments, il est souvent indispensable de nettoyer les écailles avant leur montage (Jearld, 1983). Après ou non un frottement à sec entre les doigts (Daget et Le Guen, 1975), la méthode la plus ancienne et la plus communément employée est l'immersion dans une solution de peroxyde de sodium ou de potasse à 5 % suivie

d'un rinçage à l'eau douce (Tesch, 1971 ; Daget et Le Guen, 1975 ; Baglinière et Le Louarn, 1987) voire d'un rinçage à l'eau distillée pour éliminer toute trace de peroxyde. Pour les écailles de très petite taille difficilement manipulables, le nettoyage peut être effectué à l'aide d'ultrasons (cas des Athériniformes estuariens de la Floride: Brenner (1979)). Dans le cas d'une impression sur film, le nettoyage n'apparaît pas nécessaire à partir du moment où les écailles ont été prélevées correctement (enlèvement préalable du mucus sur le corps du poisson).

Pour améliorer le contraste lors de la lecture, les écailles peuvent être trempées dans l'acide picrique après lavage à l'alcool (Daget et Le Guen, 1975) ou traitées avec du nitrate de cobalt, du sulfate d'ammonium ou de l'alizarine (Tesch, 1971). La conservation des écailles montées est améliorée par un trempage dans l'alcool camphré pour prévenir la moisissure (Levi et Mortera, 1982).

### Montage

Différentes méthodes sont utilisées :

- Montage à sec entre lame et lamelle ou plus généralement entre deux lames (Daget et Le Guen, 1985 ; Baglinière et Le Louarn, 1987).

- Montage dans un liquide réfringent (silicate de soude, gélatine glycinée, glycérine et silicate de soude) sur une lame avec ou sans lamelle (Anonyme, 1957 ; CEPM/GFCM, 1982 ; Tesch, 1971 ; Daget et Le Guen, 1975). Cependant, ce montage n'est pas très conseillé car les préparations vieillissent mal entraînant une élimination des contrastes, empêchant alors toute lecture (GEPM/GFCM, 1982 ; observations d'un des auteurs).

- Impression sur film plastique (polyéthylène ou/et vynil) ou d'acétate de cellulose de 0,8 à 1 mm d'épaisseur. Cette méthode, préconisée depuis longtemps (Nesbit, 1934 ; Anonyme, 1957) présente de nombreuses variantes (selon la nature du film et les modalités d'impression par chauffage, haute pression ou "attendrissement" chimique : Jearld, 1983).

Les impressions sont, depuis peu, de plus en plus utilisées notamment pour les écailles de Salmonidés (Anonyme, 1984 ; Baglinière, 1985). Cependant, ce type de montage présente deux inconvénients : (1) mauvaise empreinte des petites écailles (observation des auteurs) ou de structures fines telles que les ornements chez certaines espèces de flet (Jearld, 1983) et les marques de reproduction lors des deux premières années de croissance chez *Salmo trutta* et *S. salar* (observation des auteurs) (2) distorsion de l'image sur film plastique (Jearld, 1983).

### Lecture

Les écailles sont le plus souvent examinées en lumière réfléchie ou transmise selon le matériel utilisé à l'aide d'une loupe ou d'un microscope binoculaire (Hellawell, 1969), d'un projecteur ou lecteur de microfiche (Baglinière et Le Louarn, 1987) ou d'un microscope à projection (Daget et Le Guen, 1975 ; Levi et Mortera, 1982). Cependant Hureau et Ozouf-Costaz (1980) utilisent la lumière polarisée qui assure une meilleure interprétation des écailles de *Dissostichus eleginoides*, poisson marin de l'Antarctique à grande longévité.

L'observation peut également se faire par microradiographie, technique plus lourde à mettre en oeuvre. Ainsi, Cassou-Leins et Cassou-Leins (1981) qui l'utilisent pour la grande Alose (*Alosa alosa*), ont pu voir les contours successifs de l'écaille et considèrent que cette méthode est la meilleure pour l'estimation de l'âge de cette espèce.

Ces mêmes auteurs ont essayé de caractériser les diverses microstructures superficielles à l'aide de microanalyses ioniques et d'observations au microscope électronique à balayage, méthode utilisée par ailleurs pour les études de la structure des écailles (Meunier et Castanet, 1982 ; Lippitsch, 1990).

Plus récemment le développement des techniques d'analyse d'image a permis la scannérisation des structures des écailles et même, sur cette base, un début de détermination automatique de l'âge (Anonyme, 1988). Cependant la mise en oeuvre de cette technique nécessite une bonne définition des différentes structures de l'écaille, ce qui n'est pas toujours le cas. De nombreux essais sont actuellement tentés pour le Saumon atlantique et les premiers résultats montrent qu'il est au moins possible de déterminer correctement l'âge de mer (Prouzet et Troadec *in* Shearer, 1989).

## DETERMINATION DE L'AGE

Compte tenu de la croissance plus rapide de la surface de l'écaille de la partie incluse dans le derme, les champs latéraux et surtout le champs antérieur constituent les secteurs les plus lisibles pour l'interprétation (Tesch, 1971 ; Jearld, 1983 ; Baglinière et Le Louarn, 1987). Cependant, l'observation du champ postérieur peut devenir utile pour l'identification correcte soit d'un annulus (cas du brochet, du sandre et de quelques espèces de Cyprinidés : Linfield, 1974 ; Baglinière et Le Louarn, 1987), soit d'une marque de reproduction (cas de la truite de mer : Richard et Baglinière, 1990).

### Les principes

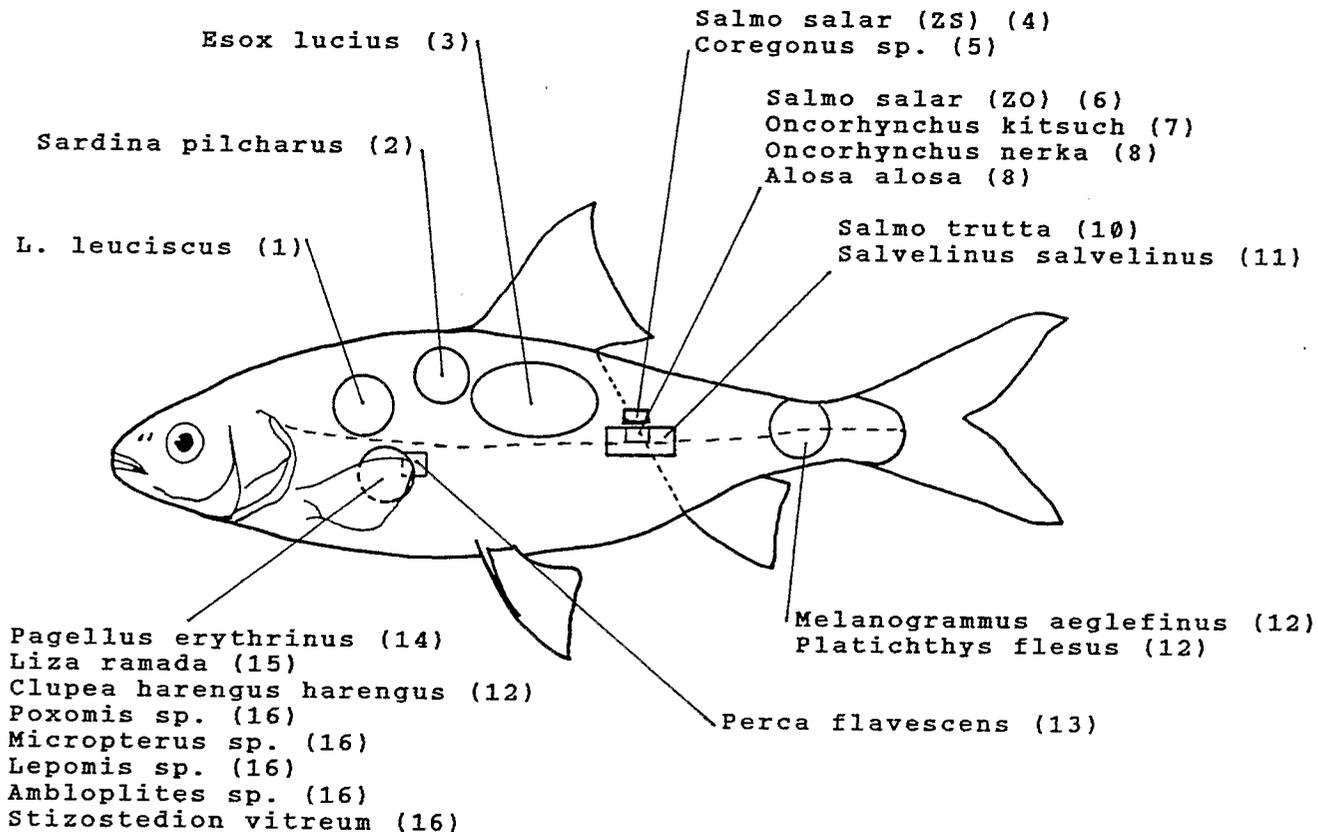
Quand le ralentissement de la croissance du poisson est dû à la chute saisonnière de la température, le resserrement de circuli sur l'écaille forme une marque annuelle appelée **annulus**. Dans la littérature, plusieurs définitions sont données au terme annulus : (1) bord externe d'une zone à circuli rapprochés (dernier circulus discontinu présent avant la nouvelle zone de croissance rapide annuelle) (Sych, 1967 ; Tesch, 1971 ; Anonyme, 1984). Cette limite est la plus couramment utilisée dans les études de croissance. Dans le même ordre d'idée, l'annulus peut être considéré comme la partie centrale de la zone à croissance lente (Tesch, 1971) ou comme l'ensemble de cette zone (Jearld, 1983). (2) bande de croissance annuelle, formée des zones à circuli espacés et ressérés (Daget et Le Guen, 1975 ; Everson, 1980 ; North, 1988). Cette seconde définition doit être abandonnée au profit de la première.

Le dénombrement de ces annuli qui se forment à intervalle de temps régulier sur les écailles permet alors d'estimer l'âge du poisson.

Figure 5.

Zone de prélèvement des écailles pour différentes espèces de poissons. Z.O. = Zone Optimale, Z.S. = Zone Standard. →

(1) Hellawell, 1974 ; (2) Levi et Mortera, 1982 ; (3) Williams, 1955 *in* Boët et Le Louarn, 1985 ; (4) Anonyme, 1984 ; (5) Champigneulle, comm. pers. ; (6) Martynov, 1983 ; (7) Scarnecchia, 1979 ; (8) Bilton, 1984 ; (9) Mennesson-Boisneau, 1990 ; (10) Ombredanne et Richard, 1990 ; (11) Barbour et Einarsson, 1987 ; (12) Jearld, 1983 ; (13) Al-absy et Carlander, 1988 ; (14) Girardin et Quignard, 1985 ; (15) Quignard et Authem, 1981 ; (16) Carlander, 1982



Cependant, à ces annuli s'ajoutent sur l'écaille des marques supplémentaires, appelées **anneaux supplémentaires ou surnuméraires** ou encore "**checks**" (le terme "**faux anneaux**" souvent utilisé étant à proscrire), pouvant être constituées comme les annuli mais pouvant traduire des arrêts ou ralentissement de croissance d'une autre origine que la chute saisonnière de la température. Ainsi, l'estimation de l'âge du poisson nécessite de pouvoir reconnaître ces différents types d'anneaux. Pour ce faire, il importe donc :

- **d'avoir des connaissances minimales sur la biologie de l'espèce étudiée** : modalités de croissance et conditions environnementales durant la vie du poisson dans la zone géographique considérée (rôle de la température et du débit d'eau), habitudes alimentaires, périodes de reproduction et de migration (Jearld, 1983),
- **de connaître la période d'apparition de l'anneau hivernal** : celle-ci se situant généralement au printemps, en climat tempéré, varie cependant avec l'espèce (tableau 1), l'âge (en général les juvéniles reprennent leur croissance plus tôt que les adultes), l'état de maturité de l'individu (Backiel, 1962 ; Bryuzgin, 1970 ; Jearld, 1983 ; Boët et Le Louarn, 1985) et très certainement avec les conditions du milieu et la position géographique,
- **d'avoir des critères de reconnaissance des différents types d'anneaux d'arrêt de croissance**. Un certain nombre de critères permettant de différencier les anneaux hivernaux (annuli) des anneaux supplémentaires sont répertoriés par Tesch (1971), Jearld (1983) ainsi que Baglinière et Le Louarn (1987). Ces critères sont utilisés soit seuls, soit le plus souvent en combinaison selon l'espèce considérée.

## Identification des anneaux d'arrêt de croissance

### ANNULUS ET ANNEAU HIVERNAL

#### Critères les plus fréquemment utilisés

- Resserrement de plusieurs circuli sous la forme d'une bande concentrique faisant le tour de l'écaille ; le nombre de circuli concernés pouvant diminuer avec l'âge (par exemple chez le genre *Salmo* : Baglinière et Le Louarn, 1987).
- Discontinuité des circuli ou absence de discontinuité des circuli dont l'épaisseur diminue.
- Recoupement des circuli de l'annulus sur ceux précédemment formés dans les champs latéraux ou bien, lors de la reprise de croissance rapide, le premier circulus semble recouper ceux formés plus tôt.
- Présence d'une zone dépourvue de circuli qui constitue le véritable anneau hivernal (cas de *Esox lucius* : Baglinière et Le Louarn, 1987 et de *Alosa alosa* : Mennesson-Boisneau, 1990).
- Courbure ou ondulation des circuli continus (cas de *Gobio gobio*) (observation de l'un des auteurs) et des Clupéidés (Tesch, 1971)). Une modification semblable s'observe sur les écailles de Centrarchidés au niveau de radii (Jearld, 1983).
- Des radii peuvent s'arrêter ou se ramifier, ou encore, des nouveaux peuvent se former à partir de l'anneau hivernal.
- Point d'inflexion dans les radii (Cas de *Pagellus erythrinus* : Girardin et Quignard, 1985).

Tableau 1.

Espèce ou genre	Lat.N	Période d'apparition de l'annulus	Références
<i>Salmo trutta</i>	49°5	Mi-avril - juillet	Libovarsky (1970)
<i>Salmo trutta</i>	48°	Février - début mai	Baglinière et Maisse (données non publiées)
<i>Salmo salar</i>	44°-49	Mars - début mai	Baglinière (données non publiées)
<i>Oncorhynchus nerka</i>	60°	Novembre - janvier	Barber et Walker (1988)
<i>Coregonus sp.</i>	-	Mars - avril	Hogman (1968)
<i>Coregonus sp.</i>	46°	Mars - avril	Gerdeaux (comm. pers.)
<i>Coregonus albula</i>	54°	Automne - début été	Ciepielewski (1971)
<i>Coregonus lavaretus</i>	66°	Mai- juin	Protopopov (1980)
<i>Thymallus thymallus</i>	51°	Novembre - janvier	Helawell (1969)
<i>Mugil capito</i>	31°5	Avril	Libovarsky (1976)
<i>Liza ramada</i>	43°5	Mai - juin	Quignard et Authem (1981)
<i>Sparus auratus</i>	43°5	Mars - mai	Girardin et Quignard (1985)
<i>Gobio gobio</i>	48°	Avril - juin	Ombredane (données non publiées)
<i>Rutilus rutilus</i>	55°	Juillet	Linfield (1974)
<i>Rutilus rutilus</i>	48°	Mai	Gerdeaux (1986)

#### Critères particuliers

- Dédoublément de l'annulus. Une zone de circuli espacés est encadrée par deux bandes de circuli rapprochés. Ces dernières peuvent être concentriques (cas de *Alosa alosa* : Mennesson-Boisneau, 1990) ou bien se rejoindre sur les champs latéraux (cas de *Salmo salar* en phase marine : Baglinière, 1985).
- Coïncidence avec la marque de reproduction. Chez de très nombreuses espèces, l'anneau hivernal peut se confondre totalement avec la marque de frai dès la première année de reproduction (Cyprinidés (Williams, 1967), Clupéidés (GEPM/GFCM, 1982 ; Mennesson-Boisneau, 1990), Salmonidés

(Baglinière et Le Louarn, 1987)) ou seulement à partir d'un certain âge (cas de *Pagellus erythrinus* à partir de 6 ans : Girardin et Quignard, 1985). La confusion des deux marques entraîne souvent une modification de la structure de l'annulus qui se traduit par :

- une diminution du nombre de circuli (cas des Corégones : Protopopov, 1980).

- la présence d'une ligne concentrique (cas des Salmonidés : Libovarsky, 1970 ; Baglinière et Le Louarn, 1987) ou d'une bande large sans circuli (cas de *Alosa alosa* : Mennesson-Boisneau, 1990) faisant le tour de l'écaille.

- une désorganisation complète des circuli déposés après la marque (cas de *Alosa alosa* : Mennesson-Boisneau, 1990) ou leur non parallélisme avec ceux formés antérieurement (cas des Salmonidés migrateurs : Baglinière et Le Louarn, 1987).

La résorption de l'écaille due à la maturation sexuelle varie avec l'âge (cas de Salmonidés migrateurs : Richard et Baglinière, 1990) mais surtout avec l'espèce : elle est très faible chez les Cyprinidés (Baglinière et Le Louarn, 1987) à très forte chez *Alosa alosa* (Mennesson-Boisneau, 1990).

#### ANNEAUX SURNUMERAIRES OU CHECKS

Ils s'agit donc de marques pouvant se former sur l'écaille à des périodes ne coïncidant pas avec celle de ralentissement hivernal de la croissance pour des raisons diverses (stress physiologique, dont la reproduction, ou changement de conditions environnementales). Divers critères sont utilisés pour les différencier des vrais annuli :

- Position inadéquate dans la structure superficielle de l'écaille par rapport aux anneaux hivernaux identifiés (cas de *Leuciscus leuciscus* lors de sa première année si l'été est chaud, sec et long : Hofstede, 1974).

- Emplacement similaire sur l'écaille quelle que soit l'année. Ainsi, un faux anneau apparaît : chez le juvénile de *Salmo salar* en première année de croissance lors de la fonte des neiges sur le Gave d'Oloron (observation d'un des auteurs) ; chez certains Corégones en octobre-novembre (Hogman, 1968).

- Apparition systématique lors d'une phase du cycle biologique : chez l'Aloson lors de sa descente en mer (anneau de crue : Sabatié, 1990) ; chez le juvénile d'*Oncorhynchus nerka* lors de sa migration depuis sa rivière natale vers son lac d'engraissement (Bugaev et Bazarkin, 1987) ; chez le jeune *Pagellus erythrinus* lors de sa migration qui précède la formation de l'anneau hivernal (Girardin et Quignard, 1985).

- Une structure plus floue que celle d'un anneau hivernal (marque de frai formée par un anneau discontinu ne faisant pas le tour de l'écaille chez *Sardina pilchardus* de l'Adriatique : GEPM/GFCM, 1982). Cela peut aussi être une bande non concentrique, avec moins de circuli qu'un annulus et des recouvrements plus faibles.

#### LA CROISSANCE DES POISSONS

L'utilisation des écailles pour l'étude de la croissance des poissons est fondée sur l'existence d'une relation entre la croissance linéaire du poisson et celle de l'écaille. Sur la base de cette relation, les tailles qu'avait le poisson lors de chaque anneau hivernal formé sur la couche de l'écaille peuvent être rétrocalculées (Philippart,

1975 ; Jearld, 1983). Il faut rappeler que pour ce type d'utilisation, les écailles doivent provenir d'un même site, très précis pour tous les poissons de l'échantillon (Tesch, 1971). En effet, comme cela est notamment montré chez *Salmo trutta* les tailles rétrocalculées avec le même modèle sont différentes selon le site de prélèvement (Ombredane et Richard, 1990).

### Les mensurations des écailles

En général, il s'agit de mesurer soit un rayon (distance entre le focus et le bord externe de l'annulus) soit un diamètre de l'écaille (distance passant par le focus entre les deux bords externes de l'annulus). Idéalement, il faudrait tester expérimentalement quel axe de l'écaille et quelle mesure (diamètre ou rayon) donnent la meilleure relation. Cette approche n'a été faite que chez quelques espèces, notamment *Sardinops caerulea* (Philipps, 1948), *Rutilus rutilus* (Hofstede, 1974) et *Salmo salar* (Lindroth, 1963). Néanmoins, indépendamment de toute vérification, il est nécessaire, avant tout, de choisir une direction standard de mesure où l'écaille ne présente pas d'irrégularités (Jearld, 1983).

Dans la pratique, ce sont les rayons plus que les diamètres qui sont utilisés, l'axe de mesure variant suivant les espèces :

- **rayon antérieur** : c'est celui qui est retenu le plus fréquemment, par exemple chez les salmonidés (Jones, 1963) et chez *Clupea harengus marisalbi* (Anokhina, 1973)
- **rayon postérieur** : cas de *Rutilus rutilus* (Hofstede, 1974), de *Abramis brama* et de *Scardinius erythrophthalmus* (Steinmetz, 1974)
- **rayon antéro-latéral** : cas de *Pagellus Erythrinus* (Girardin et Quignard, 1985)

La plupart des mesures sont faites à l'aide de règles graduées sur les images projetées des écailles (Tesch, 1971) ou plus récemment à l'aide d'un micromètre adapté à un microscope à retroprojection qui peut être relié à un ordinateur.

Si le rayon de l'écaille reste la mensuration la plus employée pour le retrocalcul des tailles, il ne doit cependant pas occulter la recherche d'autres mesures plus performantes telles que le périmètre du bord extérieur de l'annulus utilisé chez les Urodèles (Castanet *et al.*, 1991) ou la surface de la zone de croissance annuelle. L'utilisation de telles mesures permettront alors d'intégrer la variabilité de croissance de l'écaille dans ses différentes directions mise en évidence par Lindroth (1963).

### Les relations longueur écaille - longueur du poisson et les modèles de rétrocalcul

Des nombreuses synthèses ont été réalisées sur le sujet (Hile, 1970 ; Carlander, 1981 ; Baglinière et Ombredane, 1990 ; Francis, 1990). De ce dernier travail, il ressort que la technique de rétrocalcul des tailles bien que très utilisée, est la plupart du temps mal comprise notamment en raison de l'absence de retour aux hypothèses dont découlent les modèles.

Ainsi, sur la base de l'analyse de Francis (1990), la démarche suivante peut être proposée :

**Etablir la meilleure relation entre la taille de l'écaille et la longueur du poisson.** Ceci permet de choisir une des deux hypothèses suivantes :

- la dimension de l'écaille (R) croît proportionnellement à la longueur totale (L)

de l'individu ( $L/R = \text{cte}$ ), la représentation graphique de la relation entre ces deux paramètres passant alors par l'origine.

- il existe une proportionnalité constante entre l'accroissement de l'écaille et celle du poisson ( $R/L = \text{cte}$ ). Ainsi la représentation graphique de la relation ne passe plus par l'origine. Dans ce cas différents types d'ajustements  $L=f(R)$  peuvent être employés : régression linéaire (Lee, 1910 in Hile, 1970) ; régressions curvilinéaires, avec transformation logarithmique d'une seule ou des deux variables (Monastyrsky, 1930 in Hile, 1970 ; Duncan, 1980) ou régressions polynomiales (Sherrif, 1922 in Hile, 1970 ; Carlander, 1950 ; Jonsson et Stenseth, 1977). Ensuite la sélection du meilleur ajustement et l'évaluation de sa fiabilité se font à partir de critères statistiques (Baglinière et Ombredane, 1990). Indépendamment de ces derniers, le modèle linéaire ( $L = a + bR$ ) apparaît de loin le plus utilisé en raison de sa facilité de mise en oeuvre (Philippart, 1975 ; Baglinière et Ombredane, 1990 ; Francis, 1990).

### Choix d'une méthode de rétrocalcul

Basée sur la relation établie, ces méthodes peuvent être scindées en deux grands groupes (Francis, 1990) :

- les méthodes dites "*par régression*", qui consistent à appliquer la relation  $L=f(R)$  établie, sans tenir compte de la taille de l'écaille ( $R_c$ ) et de la longueur du poisson ( $L_c$ ) à la capture, ignorant ainsi l'hypothèse de départ. Par exemple, si  $L=f(R)$  est une relation linéaire, la taille  $L_i$  du poisson à l'âge  $i$  sera estimée par  $L_i = a + b R_i$

- les méthodes dites "*proportionnelles*", qui tiennent compte des déviations des couples ( $L, R$ ) de la relation moyenne  $L=f(R)$  établie. Ce sont, en autres, les méthodes de Dahl-Lea (Lea, 1910) basée sur une isométrie des croissances ( $L_i = L_c (R_i/R_c)$ ), de Fraser-Lee (Lee, 1920) découlant d'une régression linéaire ( $L_i = a + (L_c a)(R_i/R_c)$ ) et de Le Cren (1947) provenant d'un ajustement curvilinéaire. Cependant, il faut noter que la méthode de Fraser-Lee est remise en cause par Francis (1990) qui lui en préfère d'autres de forme semblable (par exemple:  $L_i = [(a + b R_i)/(a + b R_c)] L_c$ )

Les relations  $L=f(R)$  varient avec la population concernée, l'âge, le sexe, le milieu (Tesch, 1971 ; Philippart, 1975) et certains utilisent parfois une combinaison de relations dans le rétrocalcul des tailles pour une population donnée.

### Autres études de la croissance à partir des écailles

Sans aller jusqu'au rétrocalcul des tailles, certains travaux relient la croissance du poisson à celle des écailles :

- corrélation entre le taux de croissance instantané du poisson ( $G = \text{Log } L$ ) et l'espace inter-circuli mesuré sur le bord de l'écaille (chez le Cichlidé *Oreochromis mossambicus* (Doyle *et al.*, 1987)

- relation entre le nombre et/ou le taux de formation de circuli avec la longueur du poisson chez les juvéniles de *Salmo trutta* (Fahy, 1983 ; Shurdal et Andersen, 1985) et chez *Oncorhynchus nerka* (Bugaev, 1984).

- relations entre le taux d'extension longitudinal et latéral de l'écaillure, la longueur ou le nombre de circuli des écailles avec la taille du poisson chez *Anguilla sp.* (Jellyman, 1979). Cependant, aucun rythme saisonnier de dépôt

des circoli n'ayant été mis en évidence, ces relations ne permettent pas d'estimer l'âge ni de récalculer des tailles.

## VALIDATION DES METHODES ET PRECISION DES RESULTATS

La validation des méthodes d'estimation de l'âge et de l'analyse de la croissance reste une phase essentielle dans leur application. Son absence peut conduire à des erreurs importantes dans la connaissance du cycle biologique des espèces, de leur stratégie démographique et des relations existant entre les fluctuations d'abondance des stocks et leurs causes naturelles ou provoquées par l'homme (exploitation, dégradation générale du milieu aquatique). Le cas de *Microstomus pacificus*, poisson d'intérêt commercial de la côte ouest nord-américaine (Pikitch et Demory, 1988) est très démonstratif : la mauvaise estimation de l'âge (sous estimation jusqu'à plus de 30 %) a entraîné de graves erreurs dans la gestion des stocks et des pêcheries. De plus, il apparaît nécessaire non seulement de valider ces méthodes mais également d'apprécier leur niveau de précision et donc d'estimer le pourcentage d'erreur relatif à un âge et à une taille donnés (Beamish et Mc Farlane, 1983 ; Baglinière et Ombredane, 1990 ; Francis, 1990). En dépit de son importance, une telle démarche n'est pas systématiquement entreprise. En effet, il a été mis en évidence que sur 500 études biologiques utilisant les techniques d'estimation d'âge, 35 % d'entre elles n'envisagent pas la possibilité d'erreurs et que seulement 3 % valident la technique pour toutes les classes d'âge (Beamish et Mc Farlane, 1983).

Un certain nombre de méthodes de validation de ces deux paramètres démographiques sont utilisées (Beamish et Mc Farlane, 1983 ; Jearld, 1983) en sachant que l'étape la plus importante dans ce processus concerne l'âge. Ces différentes méthodes sont présentées en insistant, si besoin est, sur leurs limites d'utilisation.

### Comparaison avec des poissons d'âge connu

- par capture-marquage-recapture dans le milieu naturel

Afin de reconnaître les poissons capturés à une date connue, les marquages peuvent être externes ou internes, individuels (marques Carlin et nouille, implants) ou de groupe (ablation de nageoire, micromarques, ...). Des marquages chimiques dits "vitaux" (interne et de groupe) laissent en outre des repères sur les écailles et autres tissus durs : les poissons sont marqués par injection et/ou baignade de sels de plomb (possible toxicité) ou de fluoromarqueurs (tétracycline, fluorescéine, alizarine, orangé de xylénol) (Meunier, 1974 ; Sire, 1981). L'utilisation d'écailles de référence de poisson d'âge connu suite à des marquages externes est largement répandue chez les salmonidés (Libovarsky, 1970 ; Mc Phail, 1974 ; Robitaille *et al.*, 1984 ; Schofield, 1984 ; Richard et Baglinière, 1990). Cependant dans le cas où ces marques entraînent une modification des conditions de croissance du poisson, cela ne permet plus d'utiliser leurs écailles comme référence (Beamish et Mc Farlane, 1983).

- par suivi en captivité

L'application de cette méthode de validation reste limitée car les conditions environnementales artificielles ne reflètent pas celles rencontrées en milieu naturel (Weatherley et Rogers, 1978).

### Utilisation des diagrammes de fréquence de taille

La taille des poissons dont on veut estimer l'âge est replacée dans l'histogramme de fréquence de taille, représentatif de la population au moment de la capture, dont les classes d'âge ont été déterminées par la méthode de Petersen (suivi dans le temps du déplacement des modes). Cette façon de procéder est très souvent utilisée (cas de *Salvelinus fontinalis* : Magnan et Fitzgerald, 1983). Cette méthode reste difficile à mettre en oeuvre pour les âges les plus élevés quand le chevauchement des cohortes ne permet pas de distinguer des modes ou quand les différences de croissance annuelle conduisent au même résultat (Weatherley et Rogers, 1978)

### Comptage du nombre de circuli du focus au bord de l'écaille

Ce comptage permet de repérer le numéro d'ordre des circuli composant une zone de croissance lente pour divers poissons d'âge différent. Ensuite, l'utilisation de l'histogramme de fréquence de taille permet de confirmer les annuli ou de déceler les anneaux surnuméraires qui ne rentrent pas dans les modalités de croissance observées (Freytag, 1980)

### Rétrocalcul de la taille à l'annulus

Dans ce cas, la taille retrocalculée doit être compatible avec les modalités de croissance de l'espèce dans un milieu donné, connues par ailleurs. Cette méthode a été utilisée avec succès chez *Salvelinus fontinalis* (Magnan et Fitzgerald, 1983). Sur les mêmes bases, Walford (1956 in Weatherley et Rogers, 1978) donne une méthode graphique s'appuyant sur le principe que l'accroissement en longueur à partir du temps  $t$  est fonction de la taille du poisson à cet instant :  $L = f(L_t)$ . Ainsi pratiquement, il s'agit de tracer la courbe  $L_t$  en fonction de  $(L_{t+1})$  pour s'affranchir de la variabilité individuelle de croissance. Cette méthode de validation s'applique plus spécialement lors des premières années de vie du poisson (Hellawell, 1974) mais suppose, comme hypothèse de départ, des modalités de croissance interannuelles constantes (Weatherley et Rogers, 1978).

### Comparaison avec les résultats obtenus sur d'autres structures calcifiées

Quelquefois il est difficile de distinguer les annuli des anneaux surnuméraires sur les écailles alors que leur identification apparaît plus facile sur d'autres structures calcifiées. C'est le cas pour des espèces comme *Salvelinus fontinalis* (Magnan et Fitzgerald, 1983) et d'*Alosa alosa* (Menesson-Boisneau, 1990), chez lesquelles l'observation de l'écaille, après celle de l'otolithe, permet de repérer les vrais annuli. Cependant, si la méthode de détermination de l'âge et de l'analyse de croissance n'est pas validée pour l'autre structure, les résultats obtenus à partir de l'écaille peuvent être incorrects. Néanmoins un pourcentage d'agrément très élevé dans l'interprétation des marques de croissance entre l'écaille et une ou plusieurs structures peut constituer une bonne probabilité de validité.

### Examen de la zone marginale des écailles à différentes périodes du cycle annuel

Cet examen repose sur l'hypothèse de l'existence d'une croissance annuelle de l'écaille. Cette méthode fut utilisée à tort sur *Microstomus pacificus* (Pikitch et Demory, 1988). En fait, elle apparaît inadéquate dans la mesure où l'hypothèse de départ n'est pas vérifiée et où, ne pouvant pas comparer les écailles d'un même

poisson aux temps  $t-1$  et  $t$ , on ne peut assurer que la croissance observée a eu lieu pendant l'année de capture (Pikitch et Demory, 1988). Cependant, pour des poissons à fort taux de croissance et à faible longévité (poissons tropicaux), une telle méthode peut constituer un outil assez performant.

### Existence d'une relation âge-longueur du poisson

La mise en place d'une clé fiable âge-longueur du poisson nécessite avant tout une bonne connaissance de sa biologie acquise au travers d'études pluriannuelles recouvrant le plus large spectre de conditions de croissance pour un milieu donné. Comme ce n'est pas souvent le cas, cette méthode de validation n'apparaît pas suffisante en elle-même. De plus, si cette clé n'est pas établie, ce qui est fréquent chez les espèces à grande longévité, cela ne signifie nullement que la méthode d'estimation de l'âge à partir des écailles est mauvaise (Pikitch et Demory, 1988).

De l'ensemble des méthodes présentées pour valider l'estimation de l'âge, c'est celle de marquage-recapture qui apparaît la plus recommandée (Beamish et Mc Farlane, 1983). Si cette technique ne peut être mise en oeuvre, alors il apparaît souhaitable d'estimer l'âge des poissons par différents procédés et de comparer les résultats obtenus en calculant les pourcentages d'erreur.

Pour analyser la croissance, seule la méthode de marquage-recapture est adéquate pour la validation des résultats. L'utilisation des histogrammes de fréquence de taille est à proscrire, car la mortalité des poissons d'un groupe d'âge peut dépendre de la taille, entraînant un déplacement des modes répartitions normales des longueurs (Francis, 1990).

### LIMITES DE L'UTILISATION DES ECAILLES POUR L'ESTIMATION DE L'AGE ET L'ANALYSE DE LA CROISSANCE

Il existe de fait des limites à l'utilisation des écailles qui sont liées à divers facteurs :

#### l'espèce

- Quand l'écaille présente une difficulté générale d'interprétation en raison : - de l'absence de structures superficielles bien individualisées (cas de *Phoxinus phoxinus*, *Barbus* sp., *Tinca tinca* : Baglinière et Le Louarn, 1987 ; de certains Notothéniidés : Freytag, 1980 ; North *et al.*, 1980) - de la multiplicité des anneaux surnuméraires difficilement différenciables des annuli (cas d'*Alosa pseudoharengus*, petite Alose du continent Nord-américain : Walton, 1983) - du caractère "illisible" des écailles d'un trop grand nombre d'individus (cas de *Alosa alosa* : Mennesson-Boisneau, 1990).

- En l'absence de formation du premier anneau hivernal aussi bien chez des espèces marines (cas de *Liza ramada* : Quignard et Authem, 1981) que d'autres typiquement dulçaquicoles (cas de *Chondrostoma nasus* : Nelva-Pasqual, 1985). Si cette absence est systématique, il est cependant possible d'envisager une estimation de l'âge.

- En cas d'érosion périphérique très importante de l'écaille chez les migrateurs anadromes à l'approche de la reproduction (cas de *Salmo salar* et *Salmo trutta* : Baglinière et Le Louarn, 1987 ; de *Alosa alosa* : Mennesson-Boisneau, 1990). L'érosion peut même gagner la surface de l'écaille, interdisant alors toute interprétation et rendant nécessaire l'emploi de l'otolithé (Bilton et Jenkinson, 1968 ; Mennesson-Boisneau, 1990).

- Quand le pourcentage d'écailles régénérées est trop élevé (cas d'espèces de

poissons antarctiques (Everson, 1980), de *Salmo trutta* (Carlander, 1974 ; Baglinière et al., 1986), de *Alosa alosa* (Mennesson-Boisneau, 1990)).

### les conditions de croissance du milieu

- Dans les milieux à saisons peu marquées, la croissance est pratiquement continue et son arrêt ou ralentissement n'est pas perceptible (cas général des poissons tropicaux (Weatherley et Rogers, 1978) et plus particulier de *Salmo trutta* dans le bassin de la Nivelle, dans le sud-ouest de la France (Chancerel, comm. pers.)). Il en est de même pour la forme lacustre de cette espèce chez laquelle les arrêts de croissance sont souvent difficiles à discerner lors de son séjour en lac, ce qui peut aller jusqu'à l'absence de formation de marque de reproduction (Melhaoui, 1985).

- Dans les milieux nordiques où la croissance est faible, le premier anneau hivernal peut ne pas apparaître comme cela a été montré chez certaines espèces de poissons marins antarctiques (Everson, 1980 ; Hureau et Ozouf-Costaz, 1980) de même que chez les Ombles (Gullestad, 1974) et la Truite (Jensen et Johnsen, 1982). De plus, chez cette dernière l'anneau hivernal peut ne plus se former dès l'âge de cinq ans (Hesthagen, 1985) confirmant ainsi que l'écaille de la truite dans un tel milieu ne devient plus interprétable dès l'apparition de la maturation sexuelle (Jonsson, 1976). Il en est de même pour l'Omble de fontaine chez lequel la lecture de l'écaille peut entraîner une sous estimation de l'âge de 1 à 4 ans (Dutil et Power, 1977). Ainsi dans ces milieux nordiques, l'otolithe devient un outil complémentaire voire même de remplacement pour l'estimation de l'âge de certaines espèces marines (Everson, 1980), amphihalines (Barbour et Einarson, 1987) et dulcaquicoles (Jonsson, 1976 ; Dutil et Power, 1977, Boxrucker, 1986).

### l'âge du poisson

En règle générale, l'estimation de l'âge devient difficile (tendance à la sous-estimation) chez les vieux poissons car leur croissance est très lente (Carlander, 1974 ; Craig, 1984). Cette "limite d'âge" se situe chez *Salmo trutta* à partir de 5-7 ans (Jarvi et Menzies, 1936 ; Hesthagen, 1985 ; Richard et Baglinière, 1990), chez *Pagellus erythrinus* à partir de 7 ans (Girardin et Quignard, 1985) et chez *Notothenia rosii* à partir de 10 ans (Tankevitch, 1990).

### la période de formation de l'écaille

Les premières écailles apparaissent alors que le poisson a déjà une certaine taille. Ainsi, l'écaille ne permet pas d'analyser l'histoire de vie du poisson durant les tous premiers stades (éclosion, résorption) à la différence de l'otolithe qui apparaît déjà dans l'oeuf (Marshall et Parker, 1982 ; Geffen, 1983).

## LES AUTRES UTILISATIONS DE L'ÉCAILLE

Dans le domaine halieutique, l'utilisation des écailles ne se limite pas seulement à l'estimation de l'âge et à l'analyse de la croissance. En effet le nombre, l'emplacement sur le corps et les caractéristiques de l'écaille (type, forme, reliefs superficiels, ornementations) peuvent constituer tout un ensemble de critères de reconnaissance, de classification et de phylogénèse des familles, genres ou espèces, de caractérisation du

cycle biologique et des conditions de milieu du poisson ainsi que de la discrimination des stocks.

## RECONNAISSANCE ET CLASSIFICATION DES ESPECES DE POISSONS

De façon générale, en l'état actuel des connaissances, la typologie des écailles ne collent pas à la systématique. En effet, chez les Holostéens on trouve des écailles rhomboïdes et cycloïdes et chez les Téléostéens des écailles cycloïdes et cténoïdes peuvent exister sur un même individu (Bertin, 1958 ; Harder, 1975). De même, le mode d'apparition des écailles n'est pas un bon critère taxonomique (Sire, 1981). Cependant, deux critères méristique et morphométrique concernant les écailles permettent la reconnaissance et la classification des espèces.

### Dénombrement des écailles et écaillage

Le dénombrement des écailles sur certaines parties du corps du poisson (ligne latérale ou longitudinale, ligne transversale entre les nageoires anale et caudale, pédoncule caudal...) est un critère couramment utilisé pour identifier les espèces (Lowe-McConnell, 1978 ; Scott et Crossman, 1974 ; Wheeler, 1978 ; Bauchot et Pras, 1980) ou pour en décrire des nouvelles (Levêque et Bigorne, 1985 ; Gery, 1987 ; Levêque *et al.*, 1987). Généralement pour pousser l'identification jusqu'à l'espèce deux ou plusieurs critères de dénombrement doivent être pris en compte : cas du genre *Salmo* (Bauchot et Pras, 1980) et de deux espèces de Soléidés d'Atlantique (Desoutter, 1987). Cependant, chez *Apistogramma paucisquamus* (Cichlidés), le nombre de rangées d'écailles sur le pédoncule caudal est un critère suffisant pour le différencier des autres espèces du genre (Kullander et Staeck, 1988).

L'arrangement des écailles peut également être un facteur de discrimination d'espèces. Ainsi celui-ci exprimé sous forme d'un coefficient d'imbrication (Burdak, 1979), permet de séparer d'une manière très nette les deux espèces d'Aloses européennes (Boisneau, 1990).

### Caractéristiques des écailles

La forme et l'organisation superficielle de l'écaille sont des caractères permettant la séparation de certaines familles de Téléostéens aussi bien que la reconnaissance d'espèces (Maitland, 1972 ; Sire, 1986 ; Baglinière et Le Louarn, 1987) et ceci même si les écailles ne sont pas les structures dures habituellement utilisées pour l'estimation de l'âge d'une famille (cas des Soléidés d'Algérie : Rousset, 1983). Dans le cas des milieux tempérés où la diversité pisciaire est faible, l'identification jusqu'à l'espèce des poissons d'eau douce, euryhalins voire marins d'un milieu donné se fait facilement à partir d'une observation macroscopique de l'écaille (Maitland, 1972 ; Rousset, 1983 ; Baglinière et Le Louarn, 1987) même si ces derniers auteurs montrent l'existence d'écailles identiques chez certaines espèces (cas du hotu et de la soffie). En revanche, dans les milieux tropicaux, l'identification des espèces à partir des caractéristiques des écailles passe obligatoirement par une étude plus fine des structures par microscopie photonique ou à balayage électronique. Ces observations permettent alors, selon le cas, de caractériser des familles (Osteoglossidae : Meunier (1984)) ou bien de descendre au niveau du genre voire de l'espèce chez les Cichlidés (Sire, 1986), et d'envisager des relations phylogéniques entre les espèces de ce groupe (Lippitsh, 1990). Néanmoins dans de tels milieux quand la diversité pisciaire est faible il n'est pas impossible d'identifier certaines espèces de Tilapia (Cichlidés)

seulement à partir de la forme de l'écaille (Chervinski, 1986).

### CARACTERISATION DU CYCLE BIOLOGIQUE ET DES CONDITIONS DE MILIEU DU POISSON

La caractérisation du cycle biologique et des conditions de milieu rencontrées pour un poisson à partir de l'analyse de l'écaille concerne principalement les Salmonidés pour lesquels cette structure reste un outil très performant dans leur caractérisation biologique et écologique. Cette analyse des écailles permet :

- la distinction entre trois phases de croissance chez un salmonidé migrateur à nos latitudes : rivière, estuaire et mer (Fahy, 1983 ; Baglinière et Le Louarn, 1987). A titre indicatif, il faut savoir que cette distinction est impossible à faire chez les Aloses, également espèces amphihalines anadromes (Mennesson-Boisneau, 1990). L'individualisation de la phase marine sur l'écaille a permis d'en analyser les structures, reflet des conditions de vie en mer (Barber et Walker, 1988). De plus elle a permis chez les salmonidés migrateurs de mettre en place une typologie reliée à l'âge de mer (Saumon Atlantique : Prévost, 1987 ; Truite de mer : Richard et Baglinière, 1990).
- de mesurer l'amplitude de migration de certaines espèces de poissons marins antarctiques cas de *Notothenia rossii* chez laquelle la lisibilité de l'écaille diminue avec la distance parcourue (Freitag, 1980).
- de définir des écotypes ou formes chez une même espèce. Ainsi dans les Iles Kerguelen, Beall et Davaine (1988) montrent l'existence sur un même réseau hydrographique de formes dulçaquicole, lacustre et marine chez la Truite. De même dans le fleuve Koksoak de la Baie de l'Ungava (Québec), Côté *et al.* (1984) identifient quatre écotypes chez le Saumon atlantique : dulçaquicole, estuarien, marin et mixte (croissance en mer ou en estuaire et inversement selon l'année). Dans le cas de grands systèmes fluviaux, les structures observées sur les écailles ne permettent pas toujours de distinguer entre les formes de rivière et de mer de *Coregonus clupeaformis* (Moreau et Barbeau, 1979), de *Salmo trutta* (Maisse et Baglinière, 1990) ou de *Salvelinus fontinalis* (Castonguay et Fitzgerald, 1982). Cependant, si l'analyse de la teneur en strontium des écailles permet de reconnaître l'origine marine ou dulçaquicole de ces poissons (Bagenal *et al.*, 1973), cette méthode n'apparaît pas toujours fiable (Castonguay et Fitzgerald, 1982 ; Maisse et Baglinière, 1990).
- de mettre en évidence des comportements particuliers. Ainsi chez la truite marine, il existe, parmi la population à court séjour de mer (quelques mois), une proportion d'individus qui remontent en rivière sans se reproduire (Richard et Baglinière, 1990). De même dans la population de Saumon de la Baie de l'Ungava, les mâles adultes remontent en rivière un an avant de frayer tandis que les femelles se reproduisent l'année de leur remontée et que certaines d'entre elles restent en rivière, s'y alimentent et se reproduisent une nouvelle fois avant de repartir en mer (Robitaille *et al.*, 1984).
- d'être un indicateur qualitatif de l'état du milieu. Ainsi dans le cas de *Coregonus albula*, l'apparition de l'annulus s'étale sur une période d'autant plus longue que le degré de trophie du lac augmente (Ciepielewski, 1971). De même, Zalewski et Suszycka (1980) ont mis en évidence une relation positive entre la difficulté d'interprétation des écailles du gardon et le degré de pollution

du cours d'eau. Par ailleurs, si l'évolution de la teneur en zinc, en manganèse et en strontium de l'écaille de *Salvelinus fontinalis* peut être un bon indicateur de l'acidification d'un lac (Moreau *et al.*, 1983), il n'en est pas de même pour celle des métaux lourds de l'écaille de *Salvelinus namaycush* et de *Micropterus dolomieni* qui ne varie pas alors que la teneur du milieu en ces éléments évolue (Johnson, 1989).

## DISCRIMINATION DES STOCKS

Le but de la discrimination des stocks est, à partir de critères fiables, de reconnaître l'origine géographique de plusieurs populations d'une même espèce qui se mélangent à un moment donné au cours de leur cycle biologique. Ces études de discrimination concernent souvent des espèces à grande valeur commerciale ou sportive (Saumons de l'Atlantique et du Pacifique, Truite de mer, Aloses, Bar rayé, Sardine : tableau 2). Dans ce type d'approche les écailles ont été prises en compte très tôt (Tanaka *et al.*, 1969). De l'analyse d'un certain nombre de ces études rassemblées dans le tableau 2, il ressort que :

- la structure superficielle de l'écaille est le principal critère pris en compte surtout chez les salmonidés. Des critères tels le nombre de scutelles ventrales (écailles typiques des Clupéidés), le nombre d'écailles de la ligne latérale, la forme et la composition chimique de l'écaille sont utilisés pour *Alosa sp.* et *Morone saxatilis*,

- chez le Bar rayé (*Morone saxatilis*), 60 à 80 % des populations étudiées sont bien classées par la seule prise en compte des critères scalimétriques. L'adjonction à ces derniers, de critères méristiques et morphométriques, permet d'aboutir à l'identification complète des populations d'*Alosa sapidissima* et d'*A. alosa*,

- chez les salmonidés, les pourcentages de bien classés varient fortement (0,7 à 100 %). Les meilleures valeurs apparaissent chez *Salmo salar* et les plus faibles chez *Oncorhynchus gorbusha* par ailleurs, la classification des stocks semble d'autant meilleure que les populations sont plus éloignées géographiquement cas du *Salmo salar* entre populations européennes et nord-américaines.

Enfin la fiabilité de la reconnaissance de l'origine géographique de stocks à partir des écailles a été testée à l'aide du marquage et de la recapture d'individus de différentes populations (Tanaka *et al.*, 1969).

## CONCLUSION

A travers les diverses utilisations des écailles qui viennent d'être présentées, il est possible de dresser un bilan en trois points :

### UN LARGE EMPLOI EN ECOLOGIE HALIEUTIQUE

Les techniques de prélèvement et d'observation des écailles sont en général faciles à mettre en oeuvre. De plus, leur prélèvement ne nuit pas à la survie du poisson. Ainsi, l'écaille apparaît comme un outil de choix pour une première approche biologique d'une espèce et surtout pour le suivi individuel des poissons.

TABLEAU 2 - Quelques exemples d'étude de discrimination de stocks de poissons à partir des écailles

Str.: Structures superficielles      Discrim.: Discrimination  
 ED : Eau douce                      NS : Non Significatif  
 L.L.: Ligne latérale                S : Significatif

Espèces	Origine et (nombre) des populations	Critères de discrimination		Résultats	Références
		Ecailles	: Autres		
<i>SALMO SALAR</i>	sauvage et d'élevage	Str.: 1ère année	:		Anthéré et Ikonen (1983)
		% de régénération	:		
		:	:		
	nord-américaine et européenne (2)	Str.: 1ère année en mer	:	94,4 à 98 % bien classés	Reddin <i>et al.</i> (1984)
		:	:		
	écossaises (5)	Str.: 1ère année en mer	:	42 à 44 % bien classés	Shearer (1983)
		:	:		
	norvégienne et écossaise (2)	Str.: phase eau douce	:	88,9 à 100 % bien classés	Shearer (1984)
		1ère année en mer	:		
		:	:		
	françaises (5)	Str.: phase eau douce.	:	50 à 70 % bien classés	Prévost (1987)
		1ère année en mer	:		
		divers (32 var.)	:		
		:	:		
	nord-américaines et européennes (8)	Forme	:	72,8 à 99,5 % bien classés	De Pontual, Prouzet (1987)
		:	:		
		:	:		
	Baltique (4)	Str.: 1ère année en mer	:	Discrim. NS	Sych (1983)
		:	:		
<i>SALMO TRUTTA</i> (de mer)	Baltique (2)	Str.: 1ère année en mer	:	Discrim. NS	Sych (1983)
		:	:		

TABLEAU 2 - suite

<i>ONCORHYNCHUS KETA</i>	soviétiques (21)	Str.: 1ère année	:	84 % bien classés	Nikolayeva, Semenets (1983)
			:		
	japonaises	Str.: % de régénération	:	Discrim. stock d'Hokkaido	Bigler (1988)
		1ère année de mer	:		
			:		
	nord-américaines et asiatiques (3)	Str.: 1ère et 2nde année	:	80 % bien classés	Tanaka <i>et al.</i> (1969)
<i>ONCORHYNCHUS NERKA</i>	soviétiques	Str.: 1ère année en ED	:	90 % bien classés	Bugaev (1986)
		1ère année en mer	:		
<i>ONCORHYNCHUS GORBUSHA</i>	nord-américaines (13)	Str.: divers (27 var.)	:	0,7 à 76,9 % bien classés	Takagi <i>et al.</i> (1981)
			:		
	nord-américaines (6)	Str.: 1ère année en mer	:	53 à 100 % bien classés	Major <i>et al.</i> (1978)
			:		
<i>ALOSA ALOSA</i>	françaises (4)	Nombre de scutelles ventrales	:Mér. :Morpho.	Discrim. S	Douchement (1981)
<i>ALOSA SAPIDISSIMA</i>	nord-américaines	Nombre de scutelles ventrales	:Mér. :Morpho.	Discrim. S	Prager, Fabricio (1990)
<i>SARDINA SP.</i>	méditerranéennes et atlantique (3)	Str.: 3 premières années	:	Discrim. S	Anonyme (1982)
<i>MORONE SAXATILIS</i>	nord-américaines	Nombre d'écailles (L.L.): Forme Composition chimique	: : :	65 à 80 % bien classés	Waldman <i>et al.</i> (1988)

Ce dernier aspect permet notamment d'entreprendre des études de dynamique des populations conduisant à des règles de gestion, de mettre en place des protocoles de validation des méthodes et il prend toute son importance dans le cas d'espèces exploitées par pêche sportive ou commerciale alors que l'aspect général du poisson doit être préservé.

Dans un premier temps, l'analyse des structures superficielles des écailles a servi exclusivement à l'estimation de l'âge et à l'étude de la croissance des poissons. Dans ce cadre, de nombreuses espèces vivant dans tous les milieux aquatiques (plus particulièrement à saisons marquées) sont concernées. Pour bon nombre d'entre elles, notamment pour certaines espèces de Salmonidés l'écaille reste la structure la plus performante.

Depuis quelques décennies, grâce à l'amélioration des techniques d'observation et de traitement des données, le spectre d'utilisation des écailles s'est ouvert à d'autres objectifs tels la reconnaissance d'espèces et la discrimination de stocks. Ceci a eu pour conséquence d'augmenter le nombre d'espèces voire des familles concernées notamment chez les poissons tropicaux. Pour ces derniers la prise en compte des écailles semble actuellement de plus en plus dépasser le cadre de la simple reconnaissance d'espèces pour aborder celui de la détermination de l'âge.

#### LA NECESSITE D'UNE APPROCHE CRITIQUE DES METHODOLOGIES

Comme l'ont souligné Beamish et Mc Farlane (1983), dans de trop nombreux travaux basés sur l'utilisation des écailles, on constate l'absence de validation des interprétations des structures superficielles. Dans le même ordre d'idée, il faut placer le problème du choix du site de prélèvement d'écailles sur le corps du poisson notamment pour le rétrocalcul des tailles et de la discrimination des stocks. L'interprétation des écailles est "un art qui se développe avec l'expérience" mais qui devient un danger si elle devient routinière (Carlander, 1974). Ainsi l'utilisation banalisée des écailles a été remise en cause récemment en raison des graves erreurs qu'elle a occasionnées dans la gestion des stocks de certains poissons. C'est pourquoi, il apparaît nécessaire de se diriger pour chaque espèce dans son aire de répartition vers une standardisation (1) des sites de prélèvement d'écailles, (2) des critères d'interprétation de leurs structures superficielles, (3) des axes et des types de mensurations de l'écaille pour le rétrocalcul des tailles comme cela a été réalisé chez le Saumon atlantique (*Salmo salar*) (Anonyme, 1984).

#### L'EXISTENCE DE PERSPECTIVES DANS L'UTILISATION DES ECAILLES

L'amélioration des techniques d'observation (microscope électronique à balayage et à transmission) et l'apparition de nouvelles méthodes d'investigation (microsondes ioniques) devraient permettre de poursuivre les travaux sur l'ontogénèse des écailles et de leurs structures internes. Ces informations ainsi que celles, toujours attendues, sur la physiologie de la formation des écailles en liaison avec le cycle du Calcium, combinées à l'observation des structures superficielles devraient déboucher sur une meilleure interprétation de la rythmicité de la construction de l'écaille en relation avec les facteurs du milieu. Une telle approche permettrait d'une part de mieux reconstituer la vie du poisson (son cycle biologique et son environnement) débouchant sur la mise en oeuvre de nouvelles méthodologies applicables aux poissons tropicaux. D'autre part, elle peut constituer un préalable nécessaire à la mise en place de

techniques d'estimation automatique de l'âge par analyse d'image dans le cas de certaines espèces.

## BIBLIOGRAPHIE

- AL-ABSY A.H., CARLANDER K.D., 1988. Criteria for selection of scale-sampling sites in growth studies of yellow perch. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 117 : 209-212.
- ANOKHINA L. Y., 1973. The pattern of scale growth and its reflection in back calculations of the length of white sea herring (*Clupea harengus marisalbi* (Berg)). *J. Ichtyol.*, 13 (5) : 715-724.
- ANONYME, 1957. Standardisation des méthodes d'étude biométrique et d'observation des clupéidés (en particulier de *Sardina pilchardus*) utilisées en biologie de pêches. *CGPM, Etudes et Revues, Rome* : 54 p.
- ANONYME, 1984. Atlantic salmon scale reading. Report on the atlantic salmon scale reading workshop. *I.C.E.S.*: 17 p.
- ANTHERE I., IKONEN E., 1983. A method of distinguishing wild salmon from those originating from fish farms on the basis of scale structure. *I.C.E.S., C.M. 1983/M* : 26 : 8 p.
- BACKIEL T., 1962. Determination of time of annulus formation in fish scale. *Acta Hydrob.*, (34) : 393-411.
- BACKIEL T., SYCH R., 1968. Scales resorption and spawning marks in sea trout (*Salmo trutta* L.) from polish waters. *Roc. Nauk. Rol.*, 73 ser B : 119-148.
- BAGENAL T.B., MACKERETH F.J.H., HERON J., 1973. The distinction between brown trout and sea trout by the strontium content of their scales. *J. Fish. Biol.*, 5 : 555-557.
- BAGLINIERE J.L., LECLERC C., RICHARD A., 1986. Comparaison entre l'âge et la croissance déterminés par scalimétrie et otolimétrie chez la truite de mer (*Salmo trutta*). *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 301 : 56-66
- BAGLINIERE J.L., 1985. La détermination de l'âge par scalimétrie chez le saumon atlantique (*Salmo salar*) dans son aire de répartition méridionale : Utilisation pratique et diffi cultés de la méthode. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 298 : 69-105.
- BAGLINIERE J.L., LELOUARN H., 1987. Caractéristiques scalimétriques des principales espèces de poissons d'eau douce de France. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 306 : 1-39.
- BAGLINIERE E., OMBREDANNE D., 1990. Choix et fiabilité d'un modèle de rétrocalcul des tailles en Ecologie Halieutique. Mise au point d'un logiciel informatique. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, n° sp 319 : Sous presse.
- BARBER W.E., WALKER R.J., 1988. Circuli spacing and annulus formation : Is there more their meet the eye ? The case for sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *J. Fish Biol.*, 32 : 237-245.
- BARBOUR S.E., EINARSSON M., 1987. Ageing and growth of charr, *Salvelinus alpinus* (L.), from three habitat types in Scotland. *Aquac. Fish Man.*, 18 : 63-72.

- BAUCHOT M.L., PRAS A., 1980. Guide des poissons marins d'Europe. Delachaux et Niestlé, Editeurs, Lausanne-Paris.
- BEALL E., DAVAINÉ P., 1988. Analyses scalimétrique de la truite de mer (*Salmo trutta* L.) : Formation des anneaux et critères d'identification chez les individus sédentaires et migrateurs d'une même population acclimatée aux îles Kerguelen (TAAF). *Aquat. Living resour.*, 1 : 3-16.
- BEAMISH R.J., MAC FARLANE G.A., 1983. The forgotten requirement for age validation in fisheries biologie. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 112 : 735-743.
- BERTIN L., 1958. Ecailles et sclérifications dermiques. (482- 504) et Denticules cutanées et dents (505-531) in P. P. Grasse (ed.), 1958.- *Traité de Zoologie, Agnathes et Poissons : anatomie, éthologie, systématique* Tome XIII, 1er fasc. Masson et Cie Ed. : 924 p.
- BIGLER B., 1988. Focal scale resorption among chum salmon (*Oncorhynchus keta*) of Hokkaido, Japan. *Can. Fish Aquat. Sci.*, 45 (4) : 698-704.
- BILTON H.T., 1984. Variation in scales sampled from different body areas of sockeye salmon yearling (*Oncorhynchus nerka*). *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1297 : 11 p.
- BILTON H.T., JENKISON D.W., 1968. Comparison of the otolith and scale methods for aging sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and chum (*Oncorhynchus keta*). *J. Fish. Res. Board Can.*, 25 : 1067-1069.
- BOET P., LE LOUARN H., 1985. La croissance du poisson - Techniques d'étude. in D. Gerdeaux et R. Billard (eds.), 1985, *Gestion piscicole des lacs et retenues artificielles*, INRA, Paris : 125-142.
- BOISNEAU P., 1990. Migration, Répartition, Reproduction et Taxonomie des aloses (*alosa* sp.) dans le bassin de la Loire. Thèse de Docteur en sciences, Univ. Paris XII : 106 p.
- BOUAIN A., 1986. Croissance linéaire des mérours du golfe de Gabès, Tunisie. *Cybiurn*, 10 (3) : 299-301.
- BOXRUCKER J., 1986. A comparison of the otolith and scale methods for aging white crappies in Oklaoma. *North Amer. J. Fish. Man.*, 6 : 122-125.
- BRENNER B.C., 1979. Ultrasonic method for cleaning fish scales for aging. *Prog. Fish-Cult.*, 41 (3) : 144.
- BRYUZGIN V.L., 1970. Use of empirical to study the growth of fishes. *Hydrobiol. J.*, 6 : 85-94.
- BUGAEV V.F., 1984. Rate of circuli formation and growth of juvenile sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in the Kamchatka River Bassin in the year of seaward migration. *Voprosy Ikhtyologii*, 6 : 991-1002.
- BUGAEV V.F., 1986. Additional zones on the scales and growth pecaliarities of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Kamchatka River bassin. *Voprosy ikhtiologii*, 1 : 87-93.

- BUGAEV V.F., 1986. Identification of stocks and local group of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, of the kamchatka bassin in coastal and river fisheries. *Voprosy ikhtiologii*, 4 : 600-609.
- BUGAEV V.F., BAZARKIN V.N., 1987. Scale structure and growth of juvenile sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in lake Azabach'e (Kamchatka). *Voprosy Ikhtiologii*, 1 : 59-72.
- BURCHETT M.S., 1986. Age determination of *Notothenia rossii* from South Georgia (Antarctica) using scales and otoliths. *Cybium*, 8 : 19-26.
- BURDAK V.D., 1979. Morphologie fonctionnelle du tégument écaillé des poissons. La Pensée Scientifique, Kiev (en russe). traduction française in *Cybium*, 1986, 10 (3) supplément : 147 p.
- CARCADEN J.E., LEGETT W.C., 1975. Meristic differences in spawning populations of american shad, *Alosa sapidissima*: Evidence for homing to tributaries in the Saint Jones River, New Brunswick. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32 : 653-660.
- CARLANDER K.D., 1950. Some considerations in the use of fish growth data based upon scale studies. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 79 : 187-194.
- CARLANDER K.D., 1974. Difficulties in ageing fish in relation to inland fisheries management. In *Ageing of Fishes*, T. B. Bagenal (ed.), Unwin Brothers, Old Woking : 200-205.
- CARLANDER K.D., 1981. Caution on the use of the regression methods of backcalculating lengths from scale measurements. *Fisheries* 6 (1) : 2-4.
- CARLANDER K.D., 1982.-Standart intercepts for calculating lengths from scale. Measurements for some centrarchid and percid fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 111 : 332-336.
- CASSELMAN J.M., 1967. Age and growth of Northern pike (*Esox lucius* Linnaeus) of the upper St Lawrence River. M. S. University of Guelph : 219 p.
- CASSOU-LEINS F, CASSOU-LEINS J.J., 1981. Recherche sur la biologie et l'halieutique des migrateurs de la Garonne et principalement de l'alose (*Alosa alosa* Linné). Thèse 3ème cycle, Inst. Nat. Polytechn. Toulouse : 392 p.
- CASTANET J., VIEILLOT H., MEUNIER F., 1991. La squeletteochronologie à partir des tissus osseux et dentaires de vertébrés. In "Tissus durs et âge individuel des vertébrés". Baglinière J.L, Castanet J., Conand F., Meunier F.J. (eds.), ORSTOM, INRA, PARIS : Sous presse.
- CASTONGUAY M., FITZGERALD G.J., 1982. Critique de la méthode de distinction entre poissons anadromes ou dulcicoles de la même espèce par la teneur en strontium de leurs écailles. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39 : 1423-1425.
- CEGPM/GFCM, 1982. Rapport de la consultation technique sur les méthodologies utilisées dans la lecture de l'âge des poissons, Montpellier, France, 5-9 octobre 1981. *FAO Rapp. Pêches*, 257 : 104 p.

- CHAUVET C., 1988. Etude de la croissance du mérrou, *Epinephelus guaza* (Linné, 1758) des côtes tunisiennes. *Aquat. Living Ressour*, 1 : 277-288.
- CHERVINSKI J., 1986. Identification of additional tilapia from Lake Kinneret, Israel, by the form of their scales. *Aquac.*, 55 : 157-159.
- CIEPIELOVSKI W., 1971. Annual rings formation on the scales of *Coregonus albula* L.. *Roc. Nauk. Rol*, 93 : 25-34.
- COTE Y., BABOS I., ROBITAILLE J.A., 1984. Caractéristiques scalimétriques des saumons du Koksoak (Ungava, Québec). *Nat. Can.*, 111 : 401-409.
- CRAIG J.F., 1985. Ageing in fish. *Can. J. of Zoology*, 63 (1) : 1-8
- CRISP D.T., 1963. A preliminary survey of brown trout (*Salmo trutta* L.) and bullheads (*Cottus gobio* L.) in high altitude becks. *Salm. Trout Mag.*, 167 : 45-59.
- DAGET J., LE GUEN J.C., 1975. Les critères d'âge chez les poissons. In : Problèmes d'Ecologie : La démographie des populations de vertébrés. Lamotte M. et Bourlière F. Masson et Cie, Editeurs, Paris.
- DE PONTUAL H., PROUZET P., 1987. Atlantic salmon, *Salmo salar* L., stock discrimination by scale-shape analysis. *Aquac. Fish. Man.*, 18 : 277-289.
- DESSOUTTER M., 1987. Statut de *Microchirus boscanion* Chabanaud, 1926 et de *Buglossidium luteum* (Risso, 1810) (pisces, pleuronectiformes, soleidae). *Cybium*, 11 (4) : 427-439.
- DOUCHEMENT C., 1981. Les aloses des fleuves français : *Alosa fallax* Lacepede et *Alosa alosa* Linné. Biométrie, Ecobiologie, Autonomie des populations. Thèse 3e cycle, Ecol. Gen. App., Montpellier : 393 p.
- DOYLE W., TALBOT A.J., NICHOLAS R.R., 1987. Statistical interrelation of length, growth, and scale circulus spacing : Appraisal of a growth rate estimator for fish. *J. Can. Sci. Halieut. Aquat.*, 44 (9) : 1520-1528.
- DUNCAN K.W., 1980. On the back-calculation of fish lengths : Modifications and extensions to the Fraser-Lee equation. *J. Fish Biol.*, 16 : 725-730.
- DUTIL J.D., POWER G., 1977. Validité de la lecture des otolithes comparée à celle de la lecture des écailles pour la détermination de l'âge de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*). *Nat. Can.*, 104 : 361-367.
- EVERSON I., 1980. Méthodes de détermination de l'âge chez les poissons antarctiques. *Cybium*, 3e série, 11 : 41-59.
- FAHY E., 1983. Characteristics of riverine phase of large sea trout. *Salmon Trout Magaz*, 225 : 66-69.
- FRANCILLON-VIELLOT H., BUFFRENIL V. de, CASTANET J., GERAUDIE J., MEUNIER F.J., SIRE J.Y., ZYLBERBERG L., RICQLES A. de, 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. in *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*. J.G. Carter (ed.), I : 471-530.

- FRANCIS R.I.C.C., 1990. Back-calculation of fish length : A critical review. *J. Fish Biol.*, 36 : 883-902.
- FREYTAG C., 1980. Length, age and growth of *Notothenia rossii marmorata* Fisher 1885, in the west antarctic waters. *Arch. Fish. Wiss.*, 30 : 39-66.
- GEFFEN A.J., 1983. The disposition of otolith rings in atlantic salmon, *Salmo salar* L., embryos. *J. Fish Biol.*, 23 : 467-474.
- GERDEAUX D., 1986. Ecologie du gardon (*Rutilus rutilus* L.) et du sandre (*Lucioperca lucioperca* L.) dans le lac de Créteil de 1977 à 1982. Etude de la ligulose du gardon. Thèse de Docteur ès Sciences, Fac.Sci., Univ. Paris VI, 1 vol. : 161 p.
- GERY J., 1987. Description d'une nouvelle espèce de poisson anostomidé (ostariophysii, characoidei) du Rio Mamoré, Bolivie : *Rhytiodus lauzannei* S.P.N.. *Cybium*, 11 : 365-373.
- GIRARDIN M., QUIGNARD J.P., 1985. Croissance de *Pagellus erythrinus* (Pisces : téléostéens, Sparidae) dans le golfe du Lion. *Cybium*, 9 : 359-374.
- GULLESTAD N., 1974. On lake of winter zones in the centre of scales from artic charr (*Salmo alpinus* L.). *Norw. J. Zool.*, 22 : 141-143.
- HARDER, 1975. Anatomy of fishes. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele U. Obermiller) . Stuttgart.
- HELLAWELL J.M., 1969. Age determination and growth of the grayling (*Thymallus thymallus* (L.)) of the river Lugg, Herefordshire. *J. Fish Biol.*, 1 : 373-382.
- HELLAWELL J.M., 1974. The problems of protracted formation and the validity of the use of scales in age determination exemplified by two populations of dace *Leuciscus leuciscus* (L.). 173-180 in T.B. Bagenal (ed.), "The Ageing of Fish", Unwin Brothers Ltd. London.
- HESTHAGEN T., 1985. Validity of the age determination from scales of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Int. Freshw. Res. Drottingholm Rep.*, 62 : 65-70.
- HILE R., 1970. Body-scale relation and calculation of growth in fishes. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 3 : 468-474.
- HOFSTEDE A.E., 1974. Studies on growth, ageing and back-calculation of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) and dace (*Leuciscus leuciscus* (L.)). 137-147 in T.B. Bagenal (ed.), "The Ageing of Fish", Unwin Brothers Ltd. London.
- HOGMAN W.J., 1968. Annulus formation on scales of four species of coregonids reared under artificial conditions. *J. Fish. Res. Board Canada*, 25 : 2111-2122.
- HUDSON W.H., BULOW F.J., 1984. Relationships between squamation chronology of the bluegill, *Lepomis macrochirus* Rafinesque, and age-growth methods. *J. Fish. Biol.*, 24 : 459-469.
- HUREAU J.C., OUZOUF-COSTAZ C., 1980. Age determination and growth of *Dissostichus eleginoides* Smitt, 1898, from Kerguelen and Crozet Islands. *Cybium* 3ème série, 8 : 23-32.

- JARVI T.H., MENZIES N.J.M., 1936. The interpretation of the zones on scales of salmon, sea trout and brown trout. *Cons. Perm. Expl. Mer*, XCVII, 1 vol : 63 p.
- JEARLD A., 1983. Age determination In : *Fisheries Techniques Nielsen L. Ed. Blacksburg* : 301-324.
- JELLYMAN D.J., 1979. Scale development and age determination in New Zealand freshwater eels (*Anguilla* ssp). *New Zealand J. Mar. et Freshwater Res.*, 13 (1) : 23-30.
- JENSEN A.J., JOHNSEN B.O., 1982. Difficulties in aging atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) from cold river due to lack of scales as yearlings. *J. Can. Sc. Hal. Aquat.*, 39 : 321-325.
- JOHNSON M.G. , 1989. Metals in fish scales collected in lake Opeongo, Canada, from 1939 to 1979. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 118 : 331-335.
- JONSSON B., 1976. Comparison of scales and otoliths for age determination in brown trout, *Salmo trutta* L.. *Now. J. Zool.*, 24 : 295-301.
- JONSSON B., STENSETH N.S., 1977. A method for estimating fish length from otolith size. *Report Instit. Freshw. Res. of Drottningholm*, 56 : 81-86.
- KIPLING C., 1962. The use of the scale of the trout (*Salmo trutta* L.) for the back calculation of growth. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, XXVII, 3 : 304-315.
- KOBAYASHI S., YAMADA J., MAEKAWA K., OUCHI K., 1972. Calcification and nucleation in fish-scales. *Biomineralization* , 6: 84-90.
- KULLANDER S.O., STAECK W, 1988. Description of a new *Apistogramma* species (teleostei, cichlidae) from the Rio Negro in Brazil. *Cybium*, 12 (3) : 189-201.
- LAI H.L., GUNDERSON D.R., LOW L.L., 1987. Age determination of pacific cod, *Gadus macrocephalus*, using five ageing methods. *Fish. Bull.*, 85 (4) : 713-723.
- LAURENT M., LASSERE G., 1974. Détermination des classes d'âge dans trois échantillons de daurade (*Sparus aurata* L.). Comparaison de la méthode scalimétrique et de la méthode des différences logarithmiques. *Ann. Hydrobiol.*, 5 : 73-76.
- LEA E., 1910. On the methods used in herring investigations. *Publ. Circons. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, 53 : 175 p.
- LE CREN E.D., 1947. The determination of age and growth of the perch (*Perca fluviatilis*) from the opercular bone. *J. Anim. Ecol.*, 16 : 188-204.
- LEE R.M., 1920.-A review of the methods of age and growth determination in fishes by means of scales. *Fish. Invest. Loud.*, ser. 2, 4 : 32 p.
- LEVEQUE C., BIGORNE R., 1985. Répartition et variabilité des caractères méristiques et métriques des espèces du genre *Mormyrus* (pisces, mormyridae) en Afrique de l'Ouest. *Cybium*, 9 : 325-340.
- LEVEQUE C., TEUGELS G.G., DIRK F.E. THYS VAN DEN AUDENAERDE, 1987. Description de trois nouvelles espèces de *Barbus* d'Afrique de l'ouest. *Cybium*, 12 (3) : 179-187.

- LEVI D., MORTERA J., 1982. Problèmes d'échantillonnage, méthodes de prélèvement, de conservation, de préparation, et de montage des parties osseuses, et techniques de lecture utilisées pour déterminer l'âge des poissons. annexe C in: CGPM/GFCM, 1982.-Rapport de la consultation technique sur les méthodologies utilisées dans la lecture de l'âge des poissons, Montpellier, France, 5-9 octobre 1981. *FAO Rapp. Pêches*, 257 : 104 p.
- LIBOVARSKY J., 1970. Scale growth in brown trout (*Salmo trutta m. fario*) from the Loucka Creek. *Zool. Pisty*, 19 : 365-375.
- LIBOVARSKY J., 1976. Lepidological note on grey mullet (*Mugil capito*) from Egypt. *Zool. Listy*, 25 : 73-79.
- LINDROTH A., 1963. The body/scale relationship in atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) a preliminary report. *J. Cons. Int. Expl. Mer*, 28 (1) : 137-152.
- LINFIELD R.S., 1974. The errors likely in ageing roach (*Rutilus rutilus* L.) with special reference to stunted populations. In "The Ageing in Fish", Bagenal T.B., (ed.), Unwin Brothers, London.
- LIPPITSCH E., 1990. Scale morphology and squamation patterns in cichlids (teleostei, perciformes) : A comparative study. *J. Fish Biol.*, 37 : 265-291.
- LOWE-MAC CONNELL R.H., 1978. Identification of freshwater fishes. IN "Methods for assessment of fish production in fresh waters" T. Bagenal (ed.), Blackwell Scient. Pub., Oxford, 3ème édition : 48-83.
- MACPHAIL D.K., 1974. Photographic reproductions of atlantic salmon scales from fish of known sea ages. *Res. Develop. Branch Marit. Region. Mar/T-74-1*.
- MAGNAN P., FITZGERALD G.J., 1983. Age scalaire et otolithique de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*): comparaison et interprétation des faux annuli. *Naturaliste can. (Rev. Ecol. Syst.)*, 110 : 149-154.
- MAISSE G., BAGLINIERE J.L., 1990. Limites de la méthode de reconnaissance de l'origine (marine ou dulcicole) de la truite (*Salmo trutta* L.) au moyen de l'analyse de la teneur en strontium des écailles. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 316 : 24-27.
- MAITLAND P.S., 1972. Key to british freshwater fishes. Freshwater Biological Association, scientific publication N°. 27.
- MAJOR R.L., ITO J., ITO S, GODFREY H., 1978. Distribution and origin of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in offshore waters of the North Pacific ocean. *Int. North Pac. Fish. Comm.*, 38 : 54 p.
- MARTYNOV V.G., 1983. On variability on scale characteristics in atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Int. Counc. Explor. Mer, Anacat Committee C.M.1983/M* : 11 p.
- MARSHALL S.L., PARKER S.S., 1982. Pattern identification in the microstructure of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39 : 542-547.
- MELHAOUI M., 1985. Eléments de l'écologie de la truite de lac (*Salmo trutta* L.) du Léman dans le système lac-affluent. Thèse de 3e cycle, Fac. Sci. Univ. Paris VI, 1 vol : 127 p.

- MENESSON-BOISNEAU C., 1990. Migration, répartition, reproduction et caractéristiques biologiques des aloses (*Alosa* sp.) dans le bassin de la Loire. Thèse de Docteur en Sciences, Univ. Rennes I : 106 p.
- MEUNIER F., 1974. La technique de marquage vital des tissus squelettiques des poissons. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 255 : 51-57.
- MEUNIER F.J., 1980.-Recherches histologiques sur le squelette dermique des Polypteridae. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 122 : 279-280.
- MEUNIER F.J., 1984. Structure et minéralisation des écailles de quelques osteoglossidae (osteichthiens, téléostéens). *Ann. Sci. Nat. Zool.*, Paris. 13<sup>ème</sup> série, Vol. 6 : 111-124.
- MEUNIER F.J., 1987. Structure et minéralisation des écailles de quelques Osteoglossidae (Ostéichtyens, téléostéens). *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 13<sup>e</sup> série, 6 : 11-24.
- MEUNIER, CASTANET, 1982. Organisation spatiale des fibres de collagène de la plaque basale des écailles de téléostéens. *Zool. Scr.*, 11 : 141-153.
- MILLER P.J, FOU DA M.M., 1986. Note on the biology of a red sea gobi, *Silhouetta aegyptia*, (Chabanaud, 1933) (Teleostei : Gobiidae). *Cybiurn*, 10 (4) : 395-409.
- MOREAU G., BARBEAU C., 1979. Différenciation de populations anadromes et dulcicoles de Grands Corégones (*Coregonus clupeaformis*) par la composition minérale de leurs écailles. *J. Fish. Res. Board Can.*, 36 : 1439-1444.
- MOREAU G., BARBEAU C., FRENETTE J.J., SAINT-ONGE J., SIMONEAU M., 1983. Zinc, manganese and strontium in opercula and scales of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) as indicators of lake acidification. *Can. Fish. Aquat. Sci.*, 40 : 1685-1691.
- MOYLE P.B., CECH J.J., 1982. Fishes : An introduction to ichthyology. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J. 07632.
- NELVA-PASQUAL A., 1985. Biogéographie, Démographie et Ecologie de *Chondrostoma nasus nasus*, L., (1758) (hotu, poisson, téléostéen, cyprynide). Thèse d'Etat UER Sciences de la nature, Fac. Sci. Univ. Lyon 1, 1 vol : 349 p.
- NESBIT R.A., 1934. A convenient method for preparing celluloïd impressions of fish scales. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, 9 : 373-376.
- NIKOLAYEVA Y.T., SEMENETS N.I., 1983. A contribution to stock differentiation of chum salmon, *Oncorhynchus keta* (salmonidae), by scale structure in the first year of growth. *J. Ichthyology*, 23 (5) : 18-29.
- NORTH A.W., 1988. Age of antarctic fish: Validation of the timing of annuli formation in otoliths and scales. *Cybiurn*, 12 (2) : 107-114.
- NORTH A.W., WHITE M.J., BURCHETT M.S., 1980. Age determination of Antarctic fish. *Cybiurn*, 3<sup>e</sup> série, 8 : 7-11.
- OMBREDANE D., RICHARD A., 1990. Détermination de la zone optimale de prélèvement d'écailles chez les juvéniles de truite de mer (*Salmo trutta* L.). *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, n° sp 319 : Sous presse.

- OTTAWAY E.M., 1978. Rhythmic growth activity in fish scales. *J. Fish Biol.*, 12 : 615-623.
- OTTAWAY E.M., SIMKISS K., 1977. Instantaneous growth rates of fish scales and their use in studies of fish populations. *J. Zool.*, Lond., 181 : 407-419.
- PHILIPPART J.C., 1975. Dynamique des populations de poissons d'eau douce non exploitées. In : Problèmes d'Ecologie : La démographie des populations de vertébrés. Lamotte M. et Bourlière F., Masson et Cie, Editeurs, Paris.
- PHILIPPS J.B., 1948. Comparison of calculated fish lengths based on scales from different body areas of the sardine, *Sardinops caerulea*. *Copeia*, 2 : 99-106.
- PIKITCH E.K., DEMORY R.L., 1988. Assessment of scales as a means of aging dover sole. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 117 : 345-349.
- PRAGER H., FABRICIO M.C., 1990. Comparison of logistic regression and discriminant analyses for stock identification of anadromous fish, with application to striped bass and american shad. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47 : 1570-1577.
- PREVOST E., 1987. Recherches sur le saumon atlantique (*Salmo salar* L.) en France. Description, Relation avec les caractéristiques des rivières, Essai de discrimination. Thèse de docteur en sciences, Ecol. Nat. Sup. Agro. Rennes I : 103 p.
- PROTOPOPOV N.K., 1980. The formation of spawning rings and supplementary rings on the scale of the perchora river whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian*). *J. Ichtyol.*, 20: 38-48.
- PROUZET P., TROADEC H., 1988. Definition of a conceptual framework for automatic ageing and growth of atlantic salmon from a Data Base. *C.I.E.M.*.
- QUIGNARD J.P., AUTHEM M., 1981. Structure des populations de *Liza ramada* (poisson, mugilidés) des côtes languedociennes de Carnon au Rhône. Age et croissance de ce poisson. *Cybiurn*, 5 : 49-63.
- REDDIN D.G., BURFITT R.N., 1983.-An update : The use of scale characters and multivariate analysis to discriminate between atlantic salmon (*Salmo salar* L.) of North American and European origin caught at West Greenland. *C.I.E.M. C.M. 1983/ M*, 11 : 14 p.
- REDDIN D.G., BURFITT R.N., SHORT P.B., 1984. Identification of north american and european atlantic salmon (*Salmo salar* L.) caught off west Greenland in 1982-83. *I.C.E.S., C.M. 1984/M* : 12 : 9 p.
- RICHARD A., BAGLINIERE J.L., 1990. Description et interprétation des écailles de truites de mer (*Salmo trutta* L.) de deux rivières de Basse-Normandie : L'Orne et la Touques. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, spé. coll., 39 : Sous presse.
- ROBITAILLÉ J.A., COTE Y, SHOONER G., HAYEUR G., 1984. Croissance estuarienne du saumon atlantique (*Salmo salar*) dans le fleuve Koksoak, en Ungava. *Rapp. Tech. Can. Sci. Halieut. Aquat.*, 1314 : 23 p.
- ROUSSET J., 1983. Etude des écailles et otolithes des soléidés d'Algérie. *Cybiurn*, 7 : 71-96.

- SABATIE M.R., 1990. Croissance linéaire de l'alose vraie *Alosa alosa* Linné 1758 (clupeidae) dans l'Oues Sebou (façade nord-atlantique du Maroc). *Cybium*, 14 : 131-142.
- SCARNECCHIA D.L., 1979. Variation of scale characteristics of coho salmo with sampling location on the body. *The Progressive fish culturist*, 41 (3) : 132-135.
- SCHOFIELD E., 1984. Report on ages of atlantic salmon, samples from Miramichi Bay-River, Bartholomew River and Chaleur Bay-Restigouche River, New Brunswick, Canada. *I.C.E.S.* : 80 p.
- SCOTT W.B., CROSSMAN E.J., 1974. Poissons d'eau douce du Canada. *Bull.* 184, *Off. Rech. Pêcheries Can.* Ottawa : 1026 p.
- SHEARER W.M., 1983. The use of scale characteristics and multi-variate analysis to distinguish between stocks of fish. *I.C.E.S., C.M. 1983/M* : 21 : 4 p.
- SHEARER W.M., 1984. The use of scale characteristics and multi-variate analysis to distinguish between fish of Scottish and Norwegian origin caught in the Faroese fishery. *I.C.E.S., C.M. 1984/M* : 2 p.
- SHEARER W.M., 1989. Repport of the second atlantic salmon scale reading workshop. *I.C.E.S.* : 17 p.
- SIMKISS K., 1974. Calcium metabolism of fish in relation to ageing. In "Ageing of Fishes", T.B.BAGENAL (ed.), Unwin Brothers, Old Woking : 1-12.
- SINIS A.I., KATTOULAS M.E., 1980. Population structure of *Alosa macedonica* (vinc.,1921) (pisces:clupéidae) in lake Volvi (Macedonia,Greece). *Cybium*, 10 : 91-101.
- SIRE J.Y., 1981. La scalation (apparition et mise en place des écailles) chez *Hemichromis bimaculatus* (Gill, 1862) (Téléostéens, Perciformes, Cichlidés). *Cybium*, 5: 51-66.
- SIRE J.Y., 1985. Fibres d'ancrage et couche limitante externe à la surface des écailles du Cichlidae *Hemichromis bimaculatus* (Téléostéen, Perciforme): données ultrastructurales. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 13è série, 7 : 163-180.
- SIRE J.Y., 1986. Ontogenic development of surface ornamentation in the scales of *Hemichromis bimaculatus* (Cichlidae). *J. Fish Biol.*, 28 : 713-724.
- SIRE J.Y., 1989. The same cell lineage is involved in scale formation and regeneration in the Teleost fish *Hemichromis bimaculatus*. *Tissue and Cell*, 21 (3) : 447-462.
- SIRE J.Y., MEUNIER F.J., 1981. Structure et minéralisation de l'écaille d'*Hemichromis bimaculatus* (Téléostéen, Perciforme, Cichlidé). *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 122 : 133-150.
- SIRE J.Y., GERAUDIE J., 1983. Fine structure of developing scales in the Cichlid *Hemichromis bimaculatus* (Pisces, Teleostei, Perciformes). *Acta Zoologica (Stockh)*, 64 (1) : 1-8.
- SIRE J.Y. , GERAUDIE J., 1984. Fine structure of regenerating scales and their associated cells in the Cichlid *Hemichromis bimaculatus* (Gill). *Cell Tissue Res.*, 237 : 537-547.

- SIRE J.Y., MEUNIER F.J., 1981. Structure et minéralisation de l'écaille d'*Hemichromis bimaculatus* (Téléostéen, Perciforme, Cichlidé). *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 122 : 133-150.
- SIRE J.Y., GERAUDIE J., 1983. Fine structure of developing scales in the Cichlid *Hemichromis bimaculatus* (Pisces, Teleostei, Perciformes). *Acta Zoologica (Stockh)*, 64 (1) : 1-8.
- SIRE J.Y., GERAUDIE J., 1984. Fine structure of regenerating scales and their associated cells in the Cichlid *Hemichromis bimaculatus* (Gill). *Cell Tissue Res.*, 237 : 537-547.
- SIRE J.Y., ARNULF I., 1990. The development of squamation in four Teleostean fishes with a survey of literature. *Japan. J. Ichthyol.*, 37 (2) : 133-143.
- SKURDAL J., ANDERSEN R., 1985. Influence of temperature on number of circuli of first year scales of brown trout, *Salmo trutta* L.. *J. Fish Biol.*, 26 : 363-366.
- SMILY W.J.P., 1955. On the biology of the stone loach (*Noemacheilus barbatula* (L.)). *Ann. Ecol.*, 24 : 167-186.
- STEINMETZ, 1974. Scale reading and back-calculation of bream *Abramis brama* (L.) and rudd *Scardinius erythrophthalmus* (L.). 148-157 in T. B. Bagenal (ed.), "The Ageing of Fish", Unwin Brothers Ltd. London.
- SYCH R., 1967. Confidence estimation of a fish age determination from scales as exemplified by sea trout (*Salmo trutta* L.). *Roc. Nauk. Rol.*, 90 : 281-303.
- SYCH R., 1983. Attempts of using the scale characteristics for separation of some baltic salmon and sea trout. *I.C.E.S., C.M. 1983/ M*, 29 : 43-83.
- TAKAGI K., ARO K.V., HARTT A.C., DELL M.B., 1981. Distribution and origin of pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*) in offshore waters of the North Pacific ocean. *Int. North Pac. Fish. Comm.*, 40 : 195 p.
- TANAKA S., SHEPARD M.P., BILTON H.T., 1969. Origin of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in offshore waters of the North Pacific in 1956-1958 as determined from scale studies. *Int. North Pac. Fish. Comm.*, 26 : 57-118.
- TANKEVICH P.B., 1990. Growth, age and mortality of *Notothenia rossii rossii* in the Kerguelen Islands area. *Cybium*, 14: 269-276.
- TESH F.W., 1971. Age and growth. In : Fish Production in Fresh Waters. Blackwell Scient. Pub., Oxford, 2ème édition : 98-130
- WALDMAN J.R., GROSSFIELD J, WIRGIN I., 1988. Review of stock discrimination techniques for striped bass. *North Am. J. Fish. Man.*, 8 : 410-425.
- WALTON C.J., 1983. Growth parameters for typical anadromous and dwarf stocks of alewives, *Alosa pseudoharengus* (pisces, Clupeidae). *Env. Biol. Fish.*, 9 : 277-287.
- WEATHERLEY A.H., ROGERS S.C., 1978. Some aspects of age and growth. In "Ecology of Freshwater Fish Production", Gerking G S.H. (ed.), Blackwell Scient. Pub., Oxford : 52-74.
- WHEELER A., 1978. Key to fishes of Northern Europe. Warne : 380 p.

- WILLIAM T., BEDFORD B.C., 1974. The use of otoliths for age détermination. In T.BAGENAL (editor).The ageing in fish, 1973 symposium, *Unwin Brothers* : 114-123.
- WILLIAMS W.P., 1967.The growth and mortality of four species of fish in the river Thames at Reading. *J. Anim. Ecol.*, 36: 695-720.
- ZALEWSKI M., SUSZYCKA E., 1980. Attempt at establishing the effect of water pollution on the legibility of scale of the roach (*Rutilus rutilus* (L.)). *Acta Hydrob.*, 22 (3) : 299-311.
- ZYLBERBERG L., GERAUDIE J., MEUNIER F., SIRE J.Y. Biomineralization in the integumental skeleton of living lower vertebrates. in Bone, B.K. Hall (ed.), 4 : (sous presse).