

**MISE AU POINT D'UNE METHODE
DE DETERMINATION DE L'AGE
DE LA GRANDE ALOSE (*ALOSA ALOSA*)
A PARTIR DES ECAILLES**

Catherine MENNESSON-BOISNEAU, Jean-Luc BAGLINIERE¹

RESUME

Les écailles de 1689 grandes aloses capturées sur le bassin de la Loire sont analysées afin de mettre au point une méthode pratique de détermination de l'âge. Les structures observées sur les écailles sont décrites, une zone optimale de prélèvement est déterminée et l'impact de la maturation sexuelle sur la forme de l'écaille est évalué.

La détermination de l'âge est effectuée en comparant les interprétations faites à partir des écailles et des otolithes par deux lecteurs. Un âge est attribué à 94 % des individus. Les risques moyens d'erreur d'attribution d'un âge sont faibles, que ce soit entre les écailles et les otolithes ou entre les deux lecteurs pour une même structure. Néanmoins ces risques d'erreur apparaissent plus élevés pour les poissons les plus âgés (7 ans) et pour la lecture d'écailles.

Les résultats sont discutés et montrent que l'écaille de grande Alose reste une structure utilisable dans la pratique pour déterminer l'âge individuel à condition de tenir compte de certaines recommandations.

**METHOD FOR AGE DETERMINATION OF ALLIS SHAD
(*ALOSA ALOSA*) BASED ON THEIR SCALES AFTER
COMPARISON WITH OTOLITHS**

ABSTRACT

Scales of 1689 Allis shad, collected in the Loire basin from 1985 to 1989, are analysed to determine a suitable method of age determination.

Age is determined from scales and otoliths independantly reading and by two participants.

¹ Station de Physiologie et d'Ecologie des Poissons, Laboratoire d'Ecologie Hydrobiologique, INRA, 65 Rue de St Briec 35042 RENNES Cedex

Scales are not easily readable instead of otoliths because of regeneration, great variability in annuli and of marginal and surface erosion. Scales structures are described and sampling zone is located in the midline of the side between the end of the dorsal fin and the implantation of the anal fin.

Scale erosion is related to fish condition index and indices of average error are calculated.

Age is attributed to 94 % of fish, the average percentage of agreement being of 94 per cent. Indices of average error vary from 1 to 11 per cent for scales while for otolith the variation is 1 to 6 per cent.

Results are discussed and show that Allis shad scales can be used to determine individual ages when some conditions are filled.

INTRODUCTION

Chez la grande Alose, les travaux antérieurs ont souligné la difficulté d'utiliser les écailles pour la détermination de l'âge (Roule, 1923 ; Le Clerc, 1941 ; Hoestlandt, 1958 ; Douchement, 1981), notamment en raison d'une forte érosion périphérique et superficielle en liaison avec la maturation sexuelle (Menesson-Boisneau *et al.*, 1986). Or la détermination de l'âge à partir des écailles constitue un outil indispensable dans toute étude de dynamique de population puisqu'elle évite le sacrifice du poisson à la différence de la méthode otolithométrique.

Aussi, la mise en place d'une méthode de détermination de l'âge des aloses, à partir des écailles, a comporté deux étapes nécessitant un large recours aux otolithes, structure habituellement utilisée chez les Clupéides. Après avoir essayé de résoudre certaines difficultés liées aux écailles, les résultats de l'attribution de l'âge à partir des deux structures dures ont été comparés, tout en évaluant les sources et les risques d'erreur propres à chacune d'entre elles.

METHODOLOGIE

Les grandes aloses sont capturées, lors de leur migration de reproduction, de 1985 à 1989, en trois points sur la Loire (Estuaire à 50 km de l'océan ; Loire moyenne à 330 km de l'océan et Loire amont à 576 km de l'océan), et sur trois affluents : Mayenne, Vienne et Allier.

Sur 1689 aloses (914 mâles, 734 femelles) 20 à 25 écailles sont prélevées tandis que les otolithes (sagittae) sont extraits sur 816 (499 mâles, 317 femelles) d'entre elles. Un tri permet d'éliminer les écailles régénérées ou peu lisibles. Les huit meilleures sont mises à tremper dans une solution de soude (5 %) puis rincées à l'eau, nettoyées, séchées et montées entre deux lames. Les otolithes ont été conservés dans de la glycérine. Les lectures sont effectuées avec du matériel optique, lecteur de microfiches (X 10 ou 40) pour les écailles ; en lumière réfléchie, à la loupe binoculaire (X 20 ou 50) pour les otolithes qui sont de faible épaisseur.

La terminologie retenue pour la lecture et l'interprétation des structures dures est celle définie chez le saumon atlantique (Anonyme, 1984 ; Baglinière, 1985). La date anniversaire est fixée au premier juillet, date moyenne de naissance des aloses.

Les modalités d'interprétation sont les suivantes :

- les annuli ou lignes d'arrêt de croissance, marquant la limite entre deux couches de croissance successives, et les anneaux de frai sont considérés comme des anneaux d'âge (Cating, 1953 ; Rothschild, 1963 ; Marcy, 1969) ;
- lorsque le dernier annulus visible est suivi d'une plage de croissance importante, le bord de l'écaille ou de l'otolithe est compté comme le dernier hiver avant la migration (Mennesson-Boisneau *et al.*, 1986).

Les écailles et les otolithes de chaque individu sont lus de manière indépendante, deux fois, par la même personne avec un intervalle de plusieurs mois. Puis, le matériel est soumis à un second lecteur.

La précision de l'estimation de l'âge, pour chaque individu, est évaluée à partir du pourcentage moyen d'erreur d'attribution d'un âge selon la formule de Beamish et Fournier (1981) :

$$E = (1/R) \sum_{i=1}^R (|X_{ij} - X_j|/X_j) \times 100$$

avec R : nombre de lectures effectuées,

X_j : âge moyen calculé par moyenne arithmétique des différents âges attribués au même poisson,

X_{ij} : valeur de l'âge lors de la i^{ème} lecture.

Le coefficient de condition K ($K = 10^5 \text{ PT} / \text{LF}^3$ avec PT : poids total en grammes et LF : longueur à la fourche en millimètres) est calculé afin de pouvoir le relier à une évaluation de l'érosion des écailles.

RESULTATS

OBSERVATIONS DES DEUX STRUCTURES DURES

De nombreuses difficultés sont apparues lors de l'observation des écailles. Leur lisibilité est très irrégulière et les écailles régénérées (absence de circuli dans le centre (figure 1A)) sont nombreuses. Les annuli sont de morphologie et d'intensité très variables d'un individu à un autre, voire même d'une écaille à une autre (figure 1A). L'érosion peut faire disparaître, dans les champs latéraux, l'annulus précédant la migration et constitue une source d'erreur lors de l'estimation de l'âge.

Sur les otolithes, les comptages des couches de croissance annuelle sont plus aisés en raison d'une absence d'érosion et d'une moindre variabilité des lignes d'arrêt de croissance (figure 1D). Par contre, les marques de frai ne sont pas visibles.

Pour résoudre les difficultés rencontrées sur les structures scalaires, plusieurs propositions sont avancées.

Une **zone de prélèvement** des écailles sur le corps du poisson a été déterminée après étude de trois sites. La zone retenue fournit une bonne proportion d'écailles facilement lisibles (37 %), un nombre minimal d'écailles régénérées et dont les stries transversales gênent la lecture (test de X^2 , $p < 0,01$). Elle se situe, à mi chemin, sur une ligne joignant l'arrière de la nageoire dorsale et le point d'insertion de la nageoire anale.

Une **définition très large des annuli**, complétant celles données par CassouLeins et Cassou-Leins (1981), est considérée. Bien que de morphologie et d'intensité très variables, un annulus peut-être décrit comme une ligne blanche, parallèle au bord de l'écaille, délimitant des bandes concentriques dont l'espacement des stries fines augmente du centre vers l'extérieur (figure 1B). Ces dernières sont coupées et leurs reprises ne coïncident pas exactement.

Certains annuli, peu marqués peuvent ne présenter aucune ligne blanche et ne sont décelés que par une distorsion ou une ramification des stries fines sans coupure des stries transversales. D'autres, très marqués possèdent au contraire de larges bandes blanches avec ou sans désorganisation des stries fines. Les annuli se distinguent des anneaux supplémentaires car ils ne font que rarement le tour complet de l'écaille et se rencontrent au delà du deuxième annulus. Leurs structures sont moins marquées, bien que dans certains cas, la différence entre une ligne d'arrêt de croissance et un anneau supplémentaire puisse être très faible.

Les **marques de frai** apparaissent comme des lignes concentriques plus ou moins claires, de largeur très variable, recoupant les stries fines de la partie interne de l'écaille (figure 1C).

Une **évaluation de l'érosion** des écailles a été appréhendée en liaison avec le coefficient de condition. Les écailles non érodées possèdent, sur un pourtour parfaitement lisse, un très fin liseré translucide. L'érosion fait d'abord disparaître ce liseré, puis attaque les champs latéraux et, beaucoup plus tard, le champ antérieur. Deux valeurs seuils du coefficient de condition ont permis de définir quatre classes de risque d'erreur d'attribution de l'âge :

- $k > 1,1$, sites estuaire et Loire moyenne : 4,5 % (N = 72, intervalle de confiance à 5 % : 0 à 9 %),
- $k > 1,1$, site Loire amont pré-frai : 7 % (N = 29, intervalle de confiance à 5 % : 0 à 16 %),
- $0,8 < k \leq 1,1$, site Loire amont pré-frai : 17 % (N = 16, intervalle de confiance à 5 % : 1,5 à 35 %),
- $k \leq 0,8$, site Loire amont post-frai : 32 % (N = 22, intervalle de confiance à 5 % : 12 à 51 %).

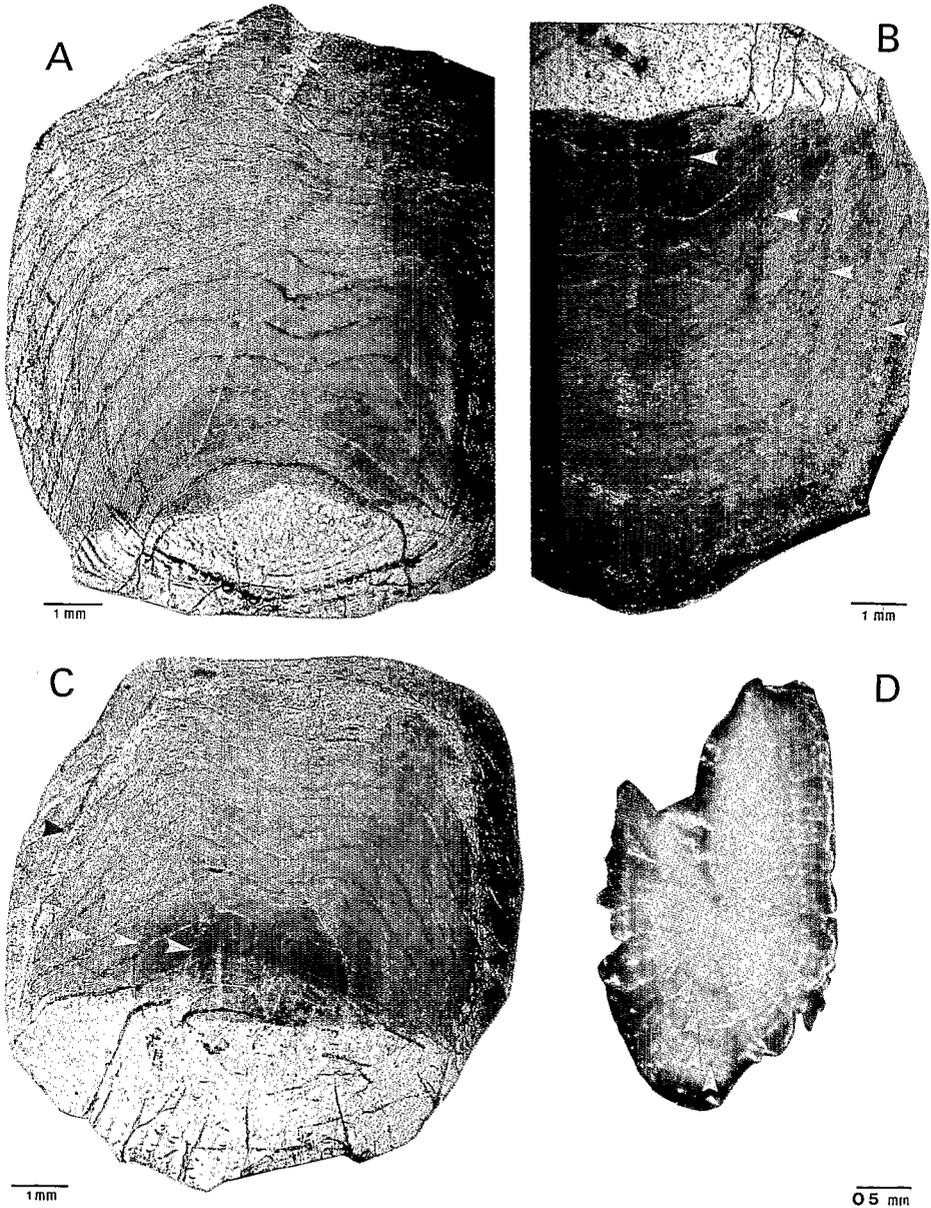


Figure 1. Ecailles et otolithe de grande Alose (*Alosa alosa*) (annulus : ▷)

A - Ecaille de lisibilité moyenne, régénérée au centre et érodée superficiellement et au bord de l'écaille (âge : 5+ ans). B - Ecaille dont les couches de croissance annuelle sont nettement différenciées (âge : 5+ ans). C : Ecaille d'une Alose de 4+ ans présentant une marque de frai (▶). D : Otolithe de grande Alose âgée de 5+ ans.

ATTRIBUTION DE L'AGE AU MOYEN DES STRUCTURES DURES

A cause d'un grand nombre d'écailles régénérées, 15,6 % des 1689 grandes aloses ne possèdent pas huit écailles utilisables pour la lecture. Leur âge a cependant été déterminé chaque fois que cela a été possible.

L'agrément entre les deux lecteurs est meilleur pour les otolithes, 98 %, que pour les écailles, 94 %.

Un âge est affecté, à partir des écailles, pour 94 % des individus, sans différences significatives entre les sexes, à raison de 87 %, en moyenne, dès la première lecture. Les otolithes ont permis d'attribuer un âge à 98 % des individus dès la première lecture. Après la seconde tous les poissons ont un âge à l'exception de ceux qui ont fourni des otolithes mal formés ou illisibles (0,6 %).

Quelle que soit la structure, l'écart d'âge maximum entre deux lectures ou les deux lecteurs est de un an. Les comptages des couches de croissance sont plus difficiles lorsque les individus présentent une croissance continue, des tassements d'annuli en bordure, notamment chez les individus les plus âgés, et lorsque les écailles sont fortement érodées ou possèdent des stries transversales très épaisses. Les pourcentages moyens d'erreurs d'attribution d'un âge sont peu élevés, quel que soit le sexe ou la classe d'âge, à l'exception des femelles âgées (7 ans) (tableau 1).

L'agrément entre les lectures d'otolithes et d'écailles est élevé, 91 % pour les mâles, 93 % pour les femelles et maximum pour la classe 4 ans (tableau 2).

Le maximum de différence d'âge entre les deux structures dures est de deux ans et se rencontre chez les individus dont les écailles sont très érodées, notamment chez les femelles les plus âgées. L'utilisation conjointe des deux structures permet l'attribution d'un âge à 97,7 % des grandes aloses, les otolithes permettant d'âger 6 % d'individus de plus qu'avec les écailles uniquement.

DISCUSSION

Les résultats obtenus montrent la possibilité de retenir la scalimétrie comme une méthode utilisable et fiable de détermination de l'âge pour plusieurs raisons :

- les pourcentages moyens d'erreur d'attribution d'un âge à partir des écailles sont faibles et le pourcentage d'agrément entre les écailles et les otolithes est élevé (93 %). Ce résultat confirme ceux obtenus sur la grande Alose par Cassou-Leins et Cassou-Leins (1981) et sur des aloses américaines par Norden (1967) et Melvin *et al.* (1985). Par ailleurs, la comparaison de la détermination d'un âge à l'aide de plusieurs méthodes apparaît comme un moyen de vérification et d'évaluation de la fiabilité d'une de ces méthodes (Beamish, 1973 ; Carlander, 1973 ; Le Cren, 1973 ; Beamish et Mc Farlane, 1983, 1985) et notamment ici de la scalimétrie.

Tableau 1. Pourcentage moyen d'erreur (PME) d'attribution de l'âge à partir des lectures d'écaillés et d'otolithes de grandes aloses

	ECAILLES		OTOLITHES	
	Effectif	PME	Effectif	PME
Males	914	1,21 (0 - 2 %)	499	0,10 (0 - 1 %)
Femelles	734	0,98 (0 - 2 %)	317	0,28 (0 - 1 %)
3 ans	80	2,32 (1 - 6 %)	45	0,00
4 ans	788	0,81 (0 - 2 %)	507	0,07 (0 - 1 %)
5 ans	594	1,19 (0 - 2 %)	230	0,13 (0 - 1 %)
6 ans	118	1,23 (1 - 3 %)	29	0,23 (1 - 2 %)
7 ans	21	3,29 (4 - 11 %)	5	0,36 (4 - 6 %)

() intervalle de confiance à 5 %

Tableau 2 - Pourcentage d'agrément entre les lectures d'écaillés et d'otolithes chez la grande Alose.

Age	Males	Femelles
3 ans	84,4	-
4 ans	92,8	94,5
5 ans	87,6	93,4
6 ans	87,5	86,3
7 ans	-	70,0
Total	91,1	93,2

- la présentation d'une gamme de définitions des annuli, suffisamment large, permet de diminuer l'erreur d'attribution de l'âge liée à la variabilité structurelle de ces lignes d'arrêt de croissance. Cette variabilité est d'ailleurs souvent plus accentuée entre les écaillés d'un même individu qu'entre les individus et semble être un facteur commun au genre *Alosa* (grande Alose : Cassou-Leins et Cassou-Leins (1981) ; Douchement (1981) ; Mennesson-Boisneau *et al.* (1986) ; Alose savoureuse et Gaspereau : Borodin (1924) ; Leim (1924) ; Cating (1953) ; Judy (1961) ; Rothschild (1963) ; Walton (1983)).

La détermination et le comptage des lignes d'arrêt de croissance sont parfois gênés par l'érosion des écailles très fréquente en bordure et en surface, pouvant aller jusqu'à entraîner une sous-estimation de l'âge (≤ 2 ans). Ce phénomène, est d'autant plus important que les poissons sont capturés loin de la mer et/ou proches de la période de frai. Cependant, la relation entre le coefficient de condition des grandes aloses et l'érosion de leurs écailles, mise en évidence dans ce travail, permet de limiter le rejet d'échantillons. Si elle n'apparaît pas totalement satisfaisante, elle constitue cependant un guide dans le choix des individus à âger et un indicateur quant aux limites à apporter à la détermination de l'âge.

- les avantages et les inconvénients dans l'utilisation des méthodes scalimétriques et otolithométriques se contrebalancent. Comparé à l'écaille, l'otolithe apparaît comme une structure intéressante pour plusieurs raisons : homogénéité des lignes d'arrêt de croissance, absence d'anneaux supplémentaires et de phénomène d'érosion, et régénération faible. Ainsi, il peut utilement compléter l'écaille pour les géniteurs les plus âgés pour ceux parvenus en fin de migration ou en cours de reproduction. De son côté l'écaille, bien que plus difficile à interpréter, reste un matériel facile à employer qui présente par ailleurs l'avantage de conserver le poisson vivant. De plus, par rapport à l'interprétation macroscopique des otolithes, elle permet d'individualiser les marques de frai. Cependant, la scalimétrie et l'otolithométrie montrent des limites communes d'utilisation et d'interprétation puisque :

- il est difficile d'attribuer un âge à de vieux individus ou à ceux présentant une croissance continue,
- les dédoublements d'anneaux, qui ont été rencontrés, sont présents sur les deux structures dures,
- il a été impossible de différencier la phase dulçaquicole du séjour marin, à l'inverse de ce qu'ont observé certains auteurs américains sur les écailles de l'Alose savoureuse (Hammer, 1942 ; Cating, 1953). Ceux-ci y délimitent la zone d'eau douce par un premier anneau et le premier arrêt hivernal de croissance comme un deuxième anneau très proche du premier.

Hammer (1942) pour l'Alose savoureuse a montré que cette première ligne se forme au moment de la transition eau douce - eau salée à trois-cinq mois. Chez les alosons dévalant le cours moyen de la Loire ou capturés en décembre dans l'estuaire, le premier annulus n'est pas présent sur les écailles. Il pourrait donc se former beaucoup plus tard en mai-juin de l'année suivante comme l'ont observé Taverny et Elie (1988) pour les aloses du système Gironde-Garonne-Dordogne.

Si la technique mise au point, chez l'alose, dans le cadre de cette étude, peut constituer une méthode utilisable et relativement fiable, il n'en reste pas moins que toute méthode de détermination d'âge doit être validée par des suivis d'élevage et/ou par des opérations de marquage-recapture de juvéniles et d'adultes. Ceci n'a jamais été réalisé sur les aloses européennes et reste le cas de la majorité d'espèces de poissons (Beamish et Mc Farlane, 1983). De telles opérations permettent non seulement de vérifier l'âge mais également d'interpréter correctement les structures présentes sur les écailles (cas de la Truite de mer : Richard et Baglinière, (1990)). Chez le Saumon atlantique pour lequel la scalimétrie est considérée comme un outil performant

(Baglinière et Le Louarn, 1987), toutes les structures de l'écaille n'ont pas encore été validées mais des recommandations internationales ont été récemment faites dans ce sens (Anonyme, 1988). Une même démarche doit être effectuée pour les aloses au niveau national et/ou européen.

L'étude optique des écailles, telle qu'elle a été développée dans ce travail, n'est peut-être pas la technique privilégiée pour déterminer l'âge des aloses comparée aux performances de la microradiographie (Cassou-Leins et Cassou-Leins, 1981). Cependant, en tenant compte des limites mises en évidence, cette méthode constitue un outil facilement utilisable dans le suivi de programmes de restauration et dans des études de dynamique de population de grande alose.

Par contre, si l'otolithe reste un complément intéressant de l'écaille à l'échelle macroscopique, son intérêt actuel réside dans les voies de recherches qu'ouvre l'analyse de sa micro-structure permettant de :

- connaître la vie du poisson à une période où l'écaille n'est pas encore présente puisque l'otolithe se forme dans l'oeuf (Marshall et Parker, 1982 ; Geffen, 1983),
- de descendre à une échelle spatio-temporelle plus fine pour étudier les interrelations poisson-environnement, notamment la transition eau douce - eau de mer et la marque de reproduction.

REFERENCES

- ANONYME, 1984. *Atlantic salmon scale reading*. Report of the atlantic salmon scale reading workshop. Aberdeen, Scotland, 23-28 april, CIEM : 17 p. + fig.
- ANONYME, 1988. *Atlantic Salmon scale reading*. Report of the second Atlantic Salmon scale reading workshop, Aberdeen, Scotland, 12-14 october, 1988, ICES, 1 vol. : 16 p.
- 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 difficultés de la méthode. *Bull. Fr. Pêche. Piscic.*, 298 (3) : 69-105.
- BAGLINIERE, J.L., LE LOUARN, H., 1987. Caractéristiques scalimétriques des principales espèces de poissons d'eau douce de France. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 306 : 1-39.
- BEAMISH, R.J., 1973. Determination of age and growth of populations of the White Sucker (*Castostomus commersoni*) exhibiting a wide range in size maturity. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 30 : 607-616.
- BEAMISH, R.J., FOURNIER D.A., 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38 : 982-983.

- BEAMISH, R.J., Mc FARLANE G.A., 1983. The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 112 (6) : 735-743.
- BEAMISH, R.J., Mc FARLANE G.A., 1985. Annulus development on the second dorsal spine of the spiny dogfish (*Squalus acanthias*) and its validity for age determination. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 42 : 1799-1805.
- BORODIN, N., 1924. Age of shad (*Alosa sapidissima*) as determined by scales. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 54 : 178-184.
- CARLANDER K.D., 1973. Difficulties in ageing fish in relation to inland fisheries management. In "*The ageing of fish*" Symposium du 19 au 20 juillet 1973. Bagenal Ed. Freshwater Biological Association : 200-205.
- CASSOU-LEINS F., CASSOU-LEINS J.J., 1981. Recherches sur la biologie et l'halieutique des migrateurs de la Garonne et principalement de l'alose, *Alosa alosa* L. *Thèse Inst. Nat. Polytechn. Toulouse* : 382 p. + ann.
- CATING J., 1953. Determining age of atlantic shad from their scales. *Fish. Bull.*, 85 (54) : 187-199.
- DOUCHEMENT C., 1981. Les aloses des fleuves français *Alosa fallax* Lacépède, 1803 et *Alosa alosa* Linné, 1758. Biométrie, écobiologie, autonomie des populations. *Thèse 3ème cycle, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier* : 377 p.
- GEFFEN A J., 1983. The deposition of otoliths rings in Atlantic salmon *Salmo salar* L., Embryos. *J. Fish Biol.*, 23 : 467-474.
- HAMMER R.C., 1942. *The homing instinct of the Chesapeake shad, Alosa sapidissima, Wilson, as revealed by a study of their scales.* Univ. Maryland, USA : 44 p.
- HOESLANDT H., 1958. Reproduction de l'Alose atlantique (*Alosa alosa* Linné) et transfert au Bassin Méditerranéen. *Verh. Internat. Ver. Limnol.*, 13 : 736-742.
- JUDY M.H., 1961. Validity of age determination from scales of marked american shad. *Fish. Bull.*, 185 : 161-169.
- LE CLERC M., 1941. Note sur des essais de multiplication artificielle de l'alose dans le bassin de la Loire. *Bull. Fr. Piscic.*, 123 : 27-37.
- LE CREN E.D., 1973. The effects of error in ageing in production studies. In "*The ageing of fish*" Symposium du 19 au 20 juillet 1973. Bagenal Ed., *Freshwater Biological Association* : 221-224.

- LEIM A.H., 1924. The life history of the shad (*Alosa sapidissima* Wilson) with special reference to the factors limiting its abundance. *Contributions to Can. Biol. New series*, 2 : 163-284.
- MARCY B. JR., 1969. Age determinations from scales of *Alosa pseudoharengus* and *Alosa aestivalis* in Connecticut Waters. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 4 : 622-630.
- MARSHALL S.L., PARKER S.S., 1982. Pattern identification in the micro-structure of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39 : 542-547.
- MELVIN G.D., DADSWELL M.J., MARTIN J.D., 1985. A pre operation study of the spawning population of American shad *Alosa sapidissima* (Pisces : Clupeidae), in the Annapolis R. Nova Scotia, Canada. *Can. Techn. Rep. of Fish. Aquat. Sci.*, 1340 : 32 p.
- MENNESSON-BOISNEAU C., BOISNEAU Ph., BAGLINIERE J.L., 1986. Premières observations sur les caractéristiques biologiques des adultes de grande alose (*Alosa alosa*, L.) dans le cours moyen de la Loire. *Acta Oecol. Oecol. Applic.*, 7 (4) : 337-353.
- NORDEN, C.R., 1967. Age, growth and fecundity of the alewife, *Alosa pseudoharengus* in lake Michigan. ? : 387-393.
- RICHARD A., BAGLINIERE J.L., 1990. Description et interprétation des écailles de Truite de mer (*Salmo trutta* L.) des deux rivières de Basse-Normandie : l'Orne et la Touques. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 319 : 239-257.
- ROTHSCHILD B.J., 1963. A critique of the scale method for determining the age of the alewife *Alosa pseudoharengus*. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 92 (4) : 409-413.
- ROULE L., 1923. Notes sur les aloses de la Loire et de l'Aquitaine. *Bull. Soc. Cent. Agric. Pêche*, 30 (1-3) : 14-22.
- TAVERNY C., ELIE P., 1988. *Mortalités engendrées par l'industrie et la pêche. Le cas des juvéniles d'Alosa alosa et d'Alosa fallax dans l'estuaire de la Gironde en 1986*. CEMAGREF, Bordeaux, ALA : 45 p.
- WALTON C.J., 1983. Growth parameters for typical anadromous and dwarf stocks of alewives *Alosa pseudoharengus* (Pisces, Clupeida). *Environmental Biol. Fish.*, 9 (3/4) : 277-287.