

**L'ESTIMATION DE L'AGE INDIVIDUEL
CHEZ LES CHONDRICHTHYENS :
REVUE BIBLIOGRAPHIQUE
DES PROBLEMES METHODOLOGIQUES**

François J. MEUNIER¹

RESUME

Bien que pratiquement totalement dépourvus de tissus osseux, les Chondrichthyens possèdent d'autres tissus durs calcifiés, susceptibles d'être utilisés pour l'estimation de l'âge individuel. Il s'agit :

- des tissus cartilagineux des corps vertébraux, couramment employés chez les requins et les raies et qui présentent une alternance d'anneaux plus ou moins calcifiés ;
- des tissus calcifiés des épines des nageoires dorsales de certains requins squaliformes qui présentent des cernes sur la dentine et sur l'émail (ou émailloïde).

Il faut noter que chez ces animaux, se posent les mêmes questions fondamentales au sujet des problèmes d'interprétation des marques de croissance que chez les autres vertébrés et notamment sur leur réelle signification : "vraies" et "fausses" marques, nature des marques de croissance, leur périodicité... Pour valider les cycles enregistrés par les pièces squelettiques, les méthodes de prélèvements mensuels, de capture-recapture ou, mieux encore, le marquage vital (couplé à la précédente) sont les meilleures approches. Les marques squelettiques observées correspondent le plus souvent à des cycles de croissance annuels. Toutefois, des doubles cycles annuels ou saisonniers ont pu être observés.

**AGING CHONDRICHTHYES : METHODOLOGY
AND BIBLIOGRAPHY**

ABSTRACT

The Chondrichthyes do not have bone tissues but they have other hard calcified tissues useful for individual age estimation :

¹ UA CNRS 1137, Equipe "Formations Squelettiques", Laboratoire d'Anatomie Comparée, Université Paris 7, 2 place Jussieu, 75251 PARIS Cedex 05.

- cartilaginous vertebral centra that are regularly used for sharks and rays and that show alternating rings more or less calcified ;
- calcified tissues of the dorsal fin spines of some squaliform sharks that show typical rings on dentine and or enamel (or enameloid).

It is noted that in these animals the fundamental problems with the interpretation of the various growth marks are the same as in other vertebrates and especially about their significance : "true" and "false" marks, growth checks, number of growth cycles, periodicity of the growth cycles... For validation of the registered growth cycles monthly prelevements, capture-recapture techniques or, better, vital labelling (associated with the preceding) are the best methods. The observed skeletal growth marks generally correspond to annual growth cycles. However, semi annual or seasonal growth cycles were described for some sharks.

INTRODUCTION

L'exploitation commerciale des Chondrichthyens et tout particulièrement des requins est en augmentation constante surtout depuis une dizaine d'années (Cailliet et Radtke, 1987 ; Compagnolo, 1990 ; Smith et Abramson, 1990). Afin d'envisager une politique rationnelle de gestion des stocks il est indispensable de développer des études écologiques et notamment de connaître la structure et la dynamique des populations des espèces pêchées.

Dans ces études, la connaissance de l'âge des animaux est une donnée essentielle (Daget et Le Guen, 1975 ; Bourlière, 1980). Chez les "Poissons" (comme chez tous les Vertébrés en général), l'évaluation de l'âge des animaux peut s'effectuer grâce à des méthodes d'analyse de fréquence (méthode de Petersen) de taille (Tesch, 1968 ; Daget et Le Guen, 1975) ou à des marquages externes associés aux techniques de capture-recapture ; de telles approches ont été tentées chez les Chondrichthyens (Steven, 1936 ; Olsen, 1954 ; Holland, 1957 ; Aasen, 1961, 1963, 1966 ; Holden, 1973 ; Francis, 1981 ; Beamish et McFarlane, 1985 Brander et Palmer, 1985 ; Parsons, 1985 ; Bougis, 1989 ; Carrier et Luer, 1990 ; Smith et Abramson, 1990).

Chez les Ostéichthyens, l'estimation de l'âge individuel repose sur l'étude des marques de croissance déposées dans les os, les écailles ou les otolithes (méthode squelettechronologique, voir Meunier, 1988). Chez les Chondrichthyens, les tissus osseux*, d'une part, et les otolithes (réduits à des granules), d'autre part, sont inutilisables.

* En fait, du tissu osseux existe à la base des éléments du dermosquelette (écailles placoïdes : Moss, 1977 ; Kemp et Westrin, 1979) et de certains secteurs de l'endosquelette vertébral (Peignoux-Deville *et al.*, 1981, 1982 ; Bordat, 1987). Ces territoires osseux sont toutefois insuffisamment développés dans le temps et dans l'espace, sur un animal donné, pour permettre une analyse squelettechronologique osseuse.

Il faut donc faire appel à d'autres structures tissulaires comme support de marques de croissance squelettique. En général les spécialistes utilisent les corps vertébraux dont la structure cartilagineuse est assez bien connue (Ridewood, 1921 ; Moss, 1977 ; Hoening & Walsh, 1982) ou les épines des nageoires dorsales, quand elles existent (chez les Squaliformes et les Hétérodontiformes), et dont la morphogenèse a également été étudiée en plusieurs occasions (Markert, 1896 ; Goodrich, 1909 ; Peyer, 1957 ; Holden et Meadows, 1962 ; Maisey, 1979). Des marques de croissance ont également été signalées sur les dents (Tanaka, 1990) mais n'ont pas donné lieu à des applications squelettochronologiques.

METHODE BASEE SUR L'ETUDE DES CORPS VERTEBRAUX

Depuis les travaux de Ridewood (1921), on sait que chez de nombreux Chondrichthyens, les corps vertébraux présentent des anneaux concentriques de cartilage calcifié séparés par des anneaux de cartilage peu ou pas calcifié donnant aux vertèbres des propriétés de transparence différentes à la lumière. Ces anneaux sont plus ou moins visibles à la surface des cônes vertébraux (figure 1). Cette alternance régulière de secteurs calcifiés et moins calcifiés correspond à des phénomènes cycliques plus ou moins réguliers susceptibles d'une application squelettochronologique.

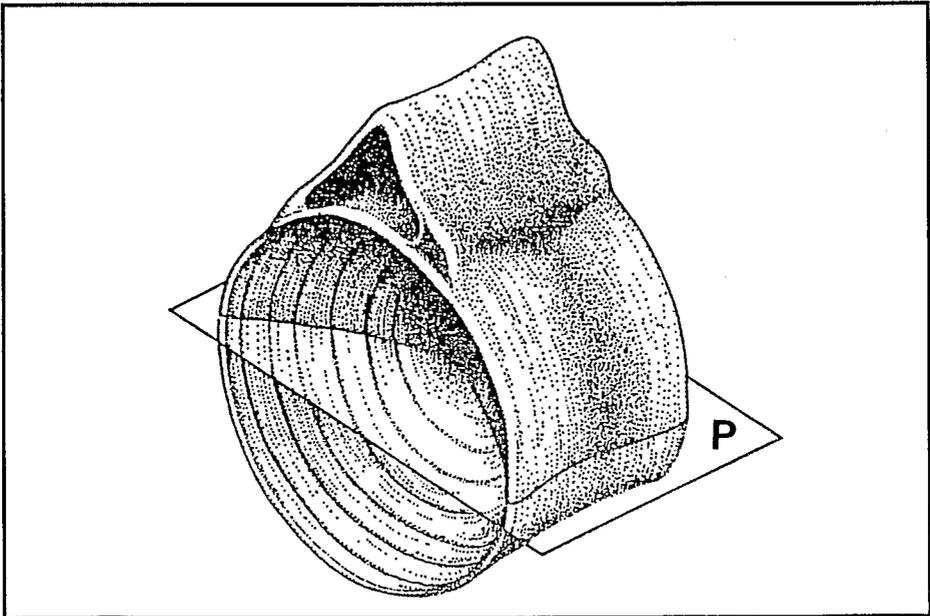


Figure 1. Schéma d'un corps vertébral de requin montrant les marques squelettiques sur le cône vertébral ; P = localisation d'un plan de coupe horizontal pour une étude histologique. (d'après Casey *et al.*, 1985).

Au début du siècle, quelques auteurs ont émis l'hypothèse que les anneaux des

vertèbres pouvaient représenter des indices d'une croissance cyclique annuelle (Parker et Stott, 1965). Toutefois, c'est Haskell (1949) qui fut le premier à formuler clairement l'hypothèse d'une relation étroite entre ces anneaux vertébraux et la croissance des animaux et qui proposa d'utiliser des coupes de vertèbres pour estimer l'âge. La première utilisation pratique effective pour l'estimation de l'âge individuel chez une raie a été publiée par Ishiyama (1951a) et chez les requins par Parker et Stott (1965). Ces premières études ont été suivies par de nouvelles applications surtout dans les deux dernières décennies (voir Tableaux 1 et 2).

Tableau 1. Travaux de squelettochronologie effectués à partir des vertèbres chez les raies

<i>Raja batis</i>	Du Buit, 1977
<i>Raja brachyura</i>	Holden, 1972
<i>Raja clavata</i>	Holden, 1972 ; Holden et Vince, 1973 ; Ryland et Ajayi, 1984
<i>Raja eglanteria</i>	Daiber, 1960 ; Berry, 1965
<i>Raja erinacea</i>	Richards <i>et al.</i> , 1963
<i>Raja fusca</i>	Ishiyama, 1951a
<i>Raja microocellata</i>	Ryland et Ajayi, 1984
<i>Raja montagui</i>	Holden, 1972 ; Ryland et Ajayi, 1984
<i>Raja naevus</i>	Du Buit, 1977
<i>Dasybatus akajei</i>	Yokota, 1951
<i>Myliobatis californica</i>	Martin, 1982 ; Martin et Cailliet, 1988
<i>Rhinobatos annulatus</i>	Rossouw, 1984
<i>Rhinoptera bonasus</i>	Smith et Merriner, 1987

Les marques de croissance apparaissent sous forme de bandes opaques alternant avec des bandes hyalines (ou translucides) (figure 2). Les premières présentent un taux élevé de calcium et de phosphore, alors que les secondes, parfois appelées *annuli* (Smith et Merriner, 1987), sont moins minéralisées (Cailliet *et al.*, 1983b ; Branstetter, 1987a,b ; Cailliet et Radtke, 1987).

La visibilité des anneaux calcifiés peut poser des problèmes à l'observateur pour leur discrimination. Il est alors nécessaire d'augmenter le contraste des préparations par des colorations spécifiques (La Marca, 1966 ; Stevens, 1975 ; Hoening, 1979 ; Thorson et Lacy, 1982 ; Cailliet *et al.*, 1983a, b ; Gruber et Stout, 1983 ; Schwartz, 1983 ; Davenport et Stevens, 1988), comme la méthode du nitrate d'argent de Von Kossa, après un bon nettoyage des tissus conjonctifs. Le nitrate d'argent permettant la révélation du calcium, les anneaux calcifiés apparaissent alors en noir. De leur côté, Aasen (1963), Cailliet *et al.*, (1983a), Welden *et al.*, (1987) et Yudin et Cailliet (1990) font leurs observations sur des radiographies de vertèbres alors que Jones et Geen (1977) utilisent la spectrométrie de rayons X pour mesurer les variations de la composition élémentaire des vertèbres. Dans le cas de l'utilisation de la ninhydrine comme colorant, c'est plutôt la partie la moins calcifiée de la vertèbre qui est colorée (Davenport et Stevens, 1988) alors que l'hématoxyline se dépose sur les bandes opaques hyperminéralisées (Cailliet *et al.*, 1990 ; Tanaka *et al.*, 1990).

Les observations sont faites soit sur des vertèbres entières (Daiber, 1960 ; Taylor et Holden, 1964 ; Stevens, 1975 ; Cailliet *et al.*, 1983b), soit sur des surfaces de sections polies (Lawler, 1976 ; Tanaka *et al.*, 1978 ; Gruber et Stout, 1983), soit, encore, sur des coupes histologiques (Ishiyama, 1951a, Hoening, 1979 ; Casey *et al.*, 1983 ; Schwartz, 1983 ; Branstetter et Mc Eachran, 1987) (figure 1, 2).

Tableau 2. Travaux de squelettochronologie effectués à partir des vertèbres chez les requins

<i>Alopias superciliosus</i>	Gruber et Compagno, 1981
<i>Alopias vulpinus</i>	Cailliet et al., 1983a
<i>Carcharhinus amblyrhynchos</i>	Cailliet et Radtke, 1987
<i>Carcharhinus falciformis</i>	Branstetter, 1987b
<i>Carcharhinus leucas</i>	Branstetter et Stiles, 1987
<i>Carcharhinus leucas</i>	Haskell, 1949 ; Thorson et Lacy, 1982
<i>Carcharhinus limbatus</i>	Branstetter, 1987a ; Killan et Parsons, 1989
<i>Carcharhinus limbatus</i>	Davenport et Stevens, 1988
<i>Carcharhinus obscurus</i>	Schwartz, 1983
<i>Carcharhinus plumbeus</i>	Lawler, 1976 ; Casey et al., 1985 ; Branstetter, 1987a
<i>Carcharhinus sorrah</i>	Davenport et Stevens, 1988
<i>Cetorhinus maximus</i>	Parker et Stott, 1965 ; Springer et Gilbert, 1976
<i>Eugomphodus taurus</i>	La Marca, 1966
<i>Galeocерdo cuvieri</i>	Branstetter et al., 1987
<i>Galeorhinus japonicus</i>	Tanaka et al., 1978
<i>Isurus oxyrinchus</i>	Cailliet et al., 1983a ; Pratt et Casey, 1983
<i>Lamna nasus</i>	Aasen, 1963
<i>Mustelus californicus</i>	Yudin et Cailliet, 1990
<i>Mustelus henlei</i>	Yudin et Cailliet, 1990
<i>Mustelus manazo</i>	Tanaka et Mizue, 1979
<i>Prionace glauca</i>	Cailliet et al., 1983a
<i>Prionace glauca</i>	Stevens, 1975
<i>Rhizoprionodon terraenovae</i>	Parsons, 1985 ; Branstetter, 1987a
<i>Sphyrna lewini</i>	Schwartz, 1983 ; Branstetter, 1987b
<i>Squatina californica</i>	Natanson et Cailliet, 1990
<i>Triakis semifasciata</i>	Kusher, 1987
<i>Triakis semifasciata</i>	Smith et Abramson, 1990

Le choix des vertèbres à étudier doit être fait avec circonspection. En effet, le nombre de marques de croissance peut varier en fonction de la localisation de la vertèbre sur l'axe squelettique. Chez l'ange de mer par exemple, on constate une nette diminution de leur nombre de l'avant vers l'arrière, surtout chez les spécimens âgés (Natanson et Cailliet, 1990). D'une façon générale les difficultés de dénombrement des marques de croissance augmentent avec le vieillissement des animaux (Martin et Cailliet, 1988) comme cela est le cas très souvent chez les autres Vertébrés.

L'époque du dépôt des bandes opaques hyperminéralisées apparait très variable selon les espèces. Associées à la croissance rapide estivale chez certaines (Cailliet et al., 1986), elles sont nettement hivernales chez *Mustelus californicus* (Yudin et Cailliet, 1990), *Raja fusca* (Ishiyama, 1951a) et *R. hollandi* (Ishiyama, 1951b) alors que chez *Mustelus manazo* (Tanaka et Mizue, 1979) et *Prionace glauca* (Stevens, 1975) elles interviennent au printemps.

Un système de formation des anneaux hyalins en hiver et opaque en été a été décrit chez divers autres Elasmobranches : *Raja clavata* (Holden et Vince, 1973), *Galeorhinus japonica* (Tanaka et al., 1978), *Myliobatis californica* (Martin, 1982 in Yudin et Cailliet, 1990), *Triakis semifasciatus* (Smith, 1984 ; Kusher, 1987 in Yudin et Cailliet, 1990), *Galeocерdo cuvieri* (Branstetter et al., 1987), *Carcharhinus limbatus* (Killan et Parsons, 1989).

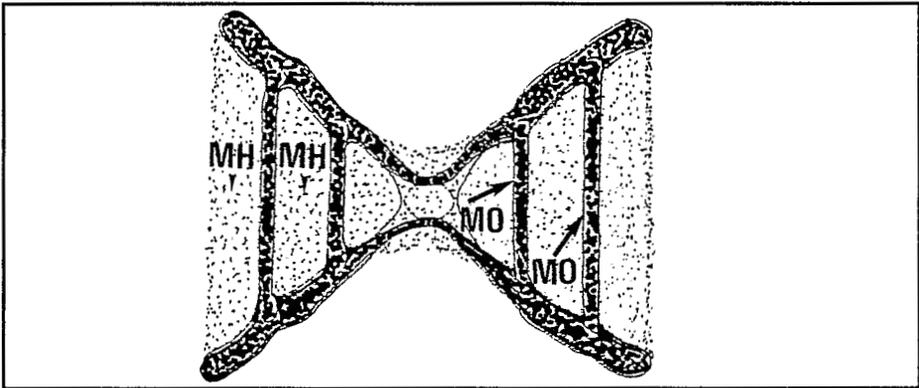


Figure 2. Schéma d'une coupe horizontale d'un corps vertébral de requin montrant les marques opaques (M O), et les marques hyalines (M H) ou transparentes. (d'après Yudin et Cailliet, 1990).

METHODE BASEE SUR L'ETUDE DES EPINES DE NAGEOIRES

Les épines des nageoires dorsales ont une structure semblable à celle des dents et des denticules cutanés. Elles sont constituées de dentine organisée autour d'une longue cavité pulpaire et recouverte d'émail ou d'émailoïde (Markert, 1896 ; Maisey, 1979). Contrairement aux dents et aux denticules soumis au remplacement, ces épines ont une croissance infinie qui présente des discontinuités rythmiques ; la couche de dentine apparait formée de cônes dentinaires emboîtés (figure 3) selon une direction centripète à partir de l'apex (Holden et Meadows, 1962 ; Maisey, 1979). Donc sur coupe transversale, la dentine la plus interne est en fait la plus récente et l'externe la plus ancienne et sur coupe longitudinale, c'est la dentine apicale qui est la plus ancienne et la dentine basale la plus récente (Holden et Meadows, 1962). Sous la couche d'émail, les bases de ces cônes successifs de dentine, soulignées par une pigmentation sombre apparaissent sous forme d'anneaux et renforcent ainsi la marque d'arrêt de la dentinogenèse (figure 4). Dans la mesure où il se forme un cône de dentine par an, le décompte de ces anneaux peut donc donner l'âge de l'animal (Holden et Meadows, 1962).

Extérieurement, l'émail présente également une série de crêtes successives, voire de zones pigmentées ; l'observation directe de ces structures, sur des épines préalablement débarrassées des tissus mous, et leur décompte permettent de proposer un âge pour chacun des animaux (McFarlane et Beamish, 1987).

Toutefois une usure plus ou moins importante de l'extrémité des épines peut faire disparaître plusieurs crêtes parmi les plus anciennes et entraîner ainsi une sous-évaluation de l'âge (McFarlane et Beamish, 1987).

Si les épines des nageoires semblent à priori utilisables chez la plupart des Squaliformes, deux espèces seulement ont fait l'objet d'applications pratiques : *Squalus acanthias* (Kaganovskaia, 1933, 1937 ; Bonham *et al.*, 1949 ; Holden et Meadows, 1962 ; Ketchen, 1975 ; Beamish et McFarlane, 1985 ; Tucker, 1985).

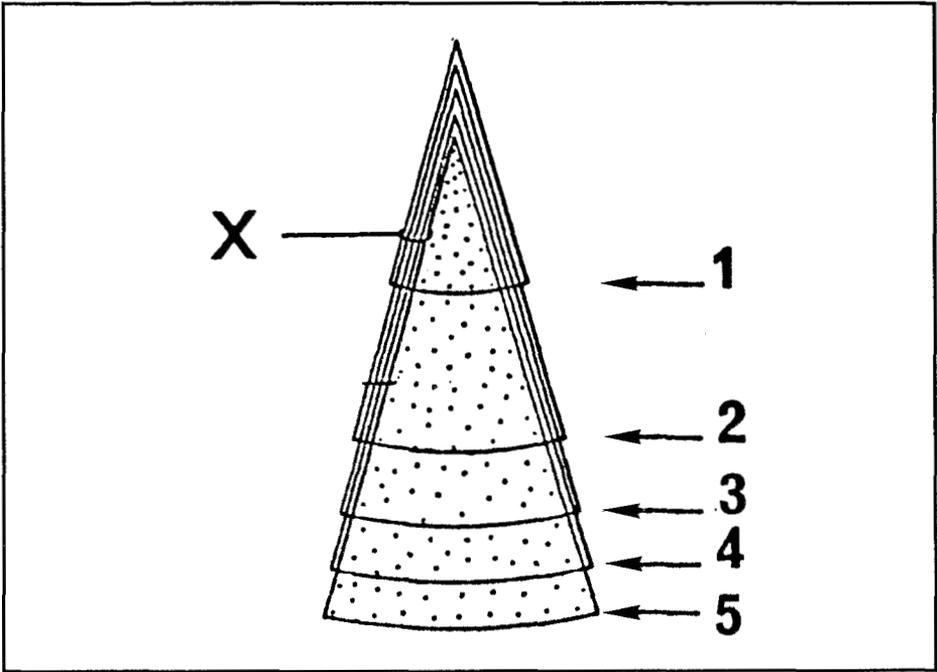


Figure 3. Schéma reconstituant l'organisation des cônes de dentine d'un aiguillon de *Squalus acanthias* ; de 1 à 5 les cônes successifs et X la zone optimale pour une section. (d'après Holden et Meadows, 1962).

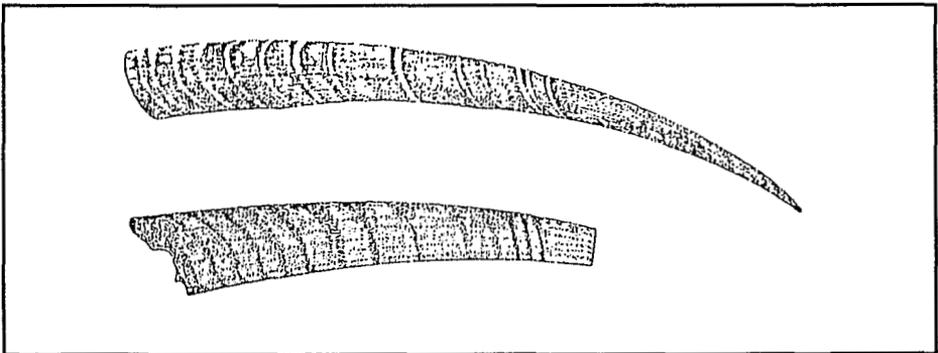


Figure 4. Vue externe de deux aiguillons de *Squalus acanthias* montrant les alternances pigmentaires utilisables pour la squelettochronologie. (d'après Holden et Meadows, 1962).

QUELQUES CONSIDERATIONS GENERALES

RYTHMES SAISONNIERS DE LA CROISSANCE

D'une façon générale, il semble bien que la croissance chez les Chondrichthyens présente un rythme annuel comme le montrent des études basées sur des prélèvements mensuels d'animaux (Ishiyama, 1978 *in* Yudin et Cailliet, 1990 ; Tanaka et Mizue, 1979 ; Rossouw, 1984 ; Parsons, 1985 ; Branstetter *et al.*, 1987 ; Cailliet, 1990) ou des expériences de capture-recapture avec marque externe (Casey *et al.*, 1985).

Le caractère annuel du dépôt des anneaux calcifiés des vertèbres ou des anneaux de la dentine a été également testé avec des expériences de marquage vital, tout d'abord chez les raies (Holden et Vince, 1973) puis chez les requins (Gruber et Stout, 1983 ; Smith, 1984 ; Tucker, 1985). Ainsi Holden et Vince (1973) ont pu démontrer que chez *Raja clavata* espèce de région tempérée, chaque couple d'anneaux non calcifié et calcifié, sur les vertèbres, représentait bien un cycle annuel de croissance. De la même façon, l'observation directe d'épines ou l'étude de coupes transversales chez des aiguillats (*Squalus acanthias*), préalablement injectés avec de la tétracycline, ont montré que la croissance, chez cette espèce, était bien un processus cyclique annuel (Tucker, 1985 ; Beamish et McFarlane, 1985 ; Branstetter, 1987a,b ; McFarlane et Beamish, 1987). Des résultats analogues sont trouvés chez d'autres requins (Davenport et Stevens, 1988). Toutefois, quelques exceptions sont mentionnées dans la littérature.

Ainsi, pour certains auteurs, il y aurait mise en place, dans certains cas, de deux anneaux opaques par an, notamment chez *Cetorhinus maximus* (Parker et Stott, 1965) et *Isurus oxyrhynchus* (Pratt et Casey, 1983), deux espèces migratrices. Par ailleurs, dans une étude récente sur l'ange de mer (*Squatina californica*) utilisant le marquage vital à la tétracycline, Natanson et Cailliet (1990) ont montré que chez cette espèce les marques de croissance n'avaient aucun caractère saisonnier annuel. Le rythme de formation apparaît lié uniquement à la croissance somatique ; il serait donc essentiellement sous contrôle endogène.

FACTEURS DU MILIEU ET RELAIS PHYSIOLOGIQUES

Les facteurs écologiques et les relais physiologiques impliqués dans les changements de calcification du cartilage vertébral et, en conséquence, dans la formation des *annuli* ne sont pas connus. Si dans certains cas des changements saisonniers de température (Everhart *et al.*, 1975) ou des variations qualitatives et quantitatives de l'alimentation (Stevens, 1975) sont mis en avant, ces facteurs ne semblent pas toujours déterminants. Les importantes migrations qu'effectuent un certain nombre d'espèces (requins notamment) ne facilitent pas les interprétations dans ce domaine (Parsons, 1985). En outre, chez certaines espèces, la composition chimique élémentaire des vertèbres change au cours du vieillissement comme chez *Carcharhinus milberti* selon Eisler (1967).

Les facteurs qui contrôlent la périodicité du dépôt du calcium dans les corps vertébraux n'est pas connue. Stevens (1975) a proposé des variations de la température et du régime alimentaire alors que Pratt et Casey (1983) suggèrent une action du phénomène de migration. Pour Yudin et Cailliet (1990), la bande hyaline

hivernale, chez *Mustelus henlei*, serait en liaison avec des changements de régime alimentaire et de salinité du milieu, liés à leur migration à l'extérieur de la baie de San Francisco ; la bande opaque serait le résultat d'un enrichissement du calcium dans la ration alimentaire ou un transfert de celui-ci du plasma vers la vertèbre en association avec la migration "inshore". Ils avancent également des changements concomitants de régime alimentaire, de température et/ou de salinité pour induire la bande opaque chez *M. californicus*. Toutefois, la physiologie calcique est insuffisamment connue (Simkiss, 1974 ; Glowacki and Deft, 1984 ; Cailliet, 1990) pour comprendre les phénomènes biologiques intimes reliant les cycles du milieu extérieur à la formation de structures intravertébrales de minéralisation différente.

MARQUES SURNUMÉRIQUES

Parmi les problèmes fondamentaux pour l'interprétation des marques de croissance, les spécialistes sont confrontés à la question des "vraies" et des "fausses" marques. Certains anneaux, sur les épines (Holden et Meadows, 1962) comme sur les vertèbres, représentent peut-être, en effet, des "fausses" marques ou, mieux, des marques supplémentaires comme chez les Ostéichthyens (voir à ce sujet Castanet *et al.*, 1977 ; Meunier, 1988 ; Castanet *et al.*, ce colloque). Ainsi devant les difficultés d'interprétation dues à l'irrégularité des espaces entre les marques de croissance, il semble que les premiers auteurs (Bonham *et al.*, 1949 ; Ketchen, 1975) aient sous-estimé la longévité de *Squalus acanthias* en regroupant des anneaux qui, finalement, seraient annuels comme l'ont montré par la suite McFarlane et Beamish (1987) grâce à des injections de tétracycline sur des animaux capturés-recapturés. L'interprétation des structures cycliques chez les Chondrichthyens doit donc être soumise à la même rigueur critique que chez les autres Vertébrés (Castanet, 1985 ; Beamish et McFarlane, 1983 ; Casselman, 1987 ; Meunier, 1988).

La constance des résultats lors de lectures répétitives peu offrir une garantie sur la signification des marques de croissance mais elle n'est pas toujours acquise (Cailliet *et al.*, 1990 ; Tanaka *et al.*, 1990).

Parmi les différentes marques supplémentaires mises en évidence par les auteurs signalons la présence, dans certains cas, d'une ligne de naissance (Holden et Meadows, 1962 ; Stevens, 1975 ; Tanaka et Mizué, 1979 ; Parsons, 1983 ; Rossouw, 1984 ; Casey *et al.*, 1985 ; Davenport et Stevens, 1988). En effet, le plus souvent les oeufs des Chondrichthyens sont très riches en vitellus ; à la fin du développement post embryonnaire (souvent intra-utérin), au moment de la résorption du sac vitellin, les changements biologiques auxquels sont soumis les jeunes animaux peuvent se traduire par le dépôt d'un *annulus*, comme cela est d'ailleurs connu chez divers autres Vertébrés (Boët, 1981 ; Lecomte *et al.*, 1985, pour les Ostéichthyens ; Castanet, 1978, pour les lézards). En outre, des marques dites de "prénaissance" ont été décrites chez *Carcharhinus plumbeus* (Casey *et al.*, 1985) et chez *C. leucas* (Branstetter et Stiles, 1987) ainsi que chez des raies (Smith et Merriner, 1987) ; leur signification biologique et leur déterminisme ne sont pas résolus.

Dans certains cas également des lignes concentriques plus ténues que celles auxquelles les auteurs donnent une signification annuelle, sont difficiles à interpréter et risquent d'entraîner des erreurs d'estimation de l'âge (Thorson et Lacy, 1982).

CONCLUSION

La présente revue montre que si les essais de détermination de l'âge individuel d'animaux sauvages n'ont eu longtemps qu'un succès limité chez les Chondrichthyens, la multiplication des études sur des espèces de plus en plus nombreuses laisse entrevoir des développements comparables, toutes proportions gardées, à ceux menés chez les Ostéichthyens. Pour certaines espèces dont la biologie est assez bien connue (*Raja clavata*, *Squalus acanthias*, par exemple) on peut admettre que les méthodes d'estimation de l'âge utilisant, selon les espèces, soit les anneaux des vertèbres soit ceux de l'émail ou de la dentine des épines, donnent des résultats très satisfaisants pour l'écologiste. Pour les espèces dont la biologie est mal connue ou qui n'ont pas fait l'objet d'études squelettochronologiques approfondies, les travaux d'estimation de l'âge devront prendre les mêmes précautions méthodologiques et interprétatives que celles adoptées pour les autres groupes de Vertébrés. Il sera indispensable de vérifier expérimentalement (validation), dans toute la mesure du possible, que les structures squelettiques observées correspondent à un rythme de dépôt bien précis ; le marquage vital apparaît le moyen de contrôle le plus sûr dans ce domaine expérimental (Cailliet et Tanaka, 1990).

Avec le développement des études de squelettochronologie chez les Chondrichthyens, se pose le même problème d'automatisation des techniques de lecture comme chez les Ostéichthyens. Quelques recherches ont été faites dans ce sens sur les corps vertébraux. Les analyses densitométriques des variations quantitatives du minéral, soit directes par spectrométrie de rayons X, soit indirectes à partir de radiographies sont les méthodes les plus prometteuses. Mais cela implique que des critères objectifs de la croissance des structures squelettiques soient bien établis pour servir de support à l'automatisation (Cailliet et Tanaka, 1990).

REFERENCES

- AASEN O., 1961. Pigghaunders okelsene. *Fiskets Gang.*, 47 Arg., 2 : 36-44.
- AASEN O., 1963. Length and growth of the porbeagle (*Lamna nasus* Bonnaterre) in the North-West Atlantic. *Fisk. Dir. Skr., Ser. Havunders.*, Oslo, 13 : 54-72.
- AASEN O., 1966. Blahaien, *Prionace glauca* (Linnaeus). *Fisk. Hav.*, 1 : 1-15.
- BEAMISH R.J., MCFARLANE G.A., 1983. The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 112 : 735-743.
- BEAMISH R.J., MCFARLANE 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.
- BERRY J., 1965. The use of vertebral rings to determine age and growth of *Raja eglanteria*, the clearnose skate, in Delaware Bay. Unpubl. MS Thesis, University of Delaware.
- BOET P., 1981. Eléments d'écologie du poisson-chat, *Ictalurus melas* (Rafinesque, 1820), du lac de Créteil. Structure et dynamique de la population, exploitation des ressources alimentaires et production. *Thèse de Doct. 3e Cycle*, Université Paris 6 : 123 p.

- BONHAM K., SANFORD F.B., CLEGG W., BUCHER G.C., 1949. Biological and vitamin A studies of dogfish landed in the state of Washington (*Squalus suckleyi*). *Biol. Rep. Dept. Fish.*, St. Washing., 49A : 83-114.
- BORDAT C., 1987. Etude ultrastructurale de l'os des vertèbres du Sélacien *Scyliorhinus canicula* L. *Can. J. Zool.*, 65 : 1435-1444.
- BOUGIS P., 1989. Détermination de l'âge et la croissance chez les Sélaciens. *Oceanis*, 15 : 231-261.
- BOURLIERE F., 1980. La périodicité de la croissance dans le monde animal et son intérêt écologique. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 105 : 273-276.
- BRANDER K., PALMER D., 1985. Growth rate of *Raja clavata* in the Northeast Irish Sea. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, 42 : 125-128.
- BRANSTETTER S., 1987a. Age and growth validation of newborn sharks held in laboratory aquaria, with comments on the life history of the atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. *Copeia*, (2) : 291-300.
- BRANSTETTER S., 1987b. Age, growth and reproductive biology of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*, and the scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*, from the northwestern Gulf of Mexico. *Envir. Biol. Fishes*, 19 : 161-173.
- BRANSTETTER S., Mc EACHRAN J.D., 1986. Age and growth of four carcharhinid sharks common to the Gulf of Mexico: a summary paper. In : Tuyeno, Rarai, Taniuchi, et Kmatsuura (eds), Indo-Pacific Fish Biology : *Proc. Second Inter. Conf. Indo-Pac. Fishes* : 361-371.
- BRANSTETTER S., MUSICK J.A., COLVOCORESSES J.A., 1987. A comparison of the age and growth of the tiger shark, *Galeocerdo cuvieri*, from off Virginia and from the northwestern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.*, 85 : 269-279.
- BRANSTETTER S., STILES R., 1987. Age and growth estimates of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, from the northern Gulf of Mexico. *Envir. Biol. Fishes*, 20 : 169-181.
- CAILLIET G.M., 1990. Elasmobranch age determination and verification: an updated review. In: Elasmobranchs as living resources : Advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries, H. Pratt, S.H. Gruber & T. Taniuchi (eds), *NOAA Tech.Rep.*, NMFS, 90 : 157-165.
- CAILLIET G.M., MARTIN L.K., HARVEY J.T., KUSHER D., WELDEN B.A., 1983a. Preliminary studies on the age and growth of blue, *Prionace glauca*, common thresher, *Alopias vulpinus*, and shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* sharks from California waters. In : Proc. Inter. Workshop on Age Determination of Oceanic pelagic Fishes, E. Prince et L.M. Pulos (eds.), *NOAA Tech.Rep.*, NMFS, 8 : 179-188.
- CAILLIET G.M., MARTIN L.K., KUSHER D., WOLF P., WELDEN B.A., 1983b. Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranchs. In : Proc. Inter. Workshop on Age Determination of Oceanic pelagic Fishes, E. Prince et L.M. Pulos (eds.), *NOAA Tech.Rep.*, NMFS, 8 : 157-165.

- CAILLIET G.M., RADTKE R.L., 1987. A progress report on the electron microprobe analysis technique for age determination and verification in elasmobranchs. *In* : Age and growth of Fish, R.C. Summerfelt et G.E. Hall (eds.), *Iowa State Univ. Press*, Ames : 359-369.
- CAILLIET G.M., RADTKE R.L., WELDEN B.A., 1986. Elasmobranch age determination and verification : a review. *In* : T. Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi & K. Matsuura (Eds), *Indo-Pacific Fish Biology : Proc. Second Inter. Conf. Indo-Pac. Fishes* : 345-360.
- CAILLIET G.M., TANAKA S., 1990. Recommendations for research needed to better understand the age and growth of Elasmobranchs. *In* : Elasmobranchs as living resources : Advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries, H. Pratt, S.H. Gruber & T. Taniuchi (eds), *NOAA Tech.Rep.*, NMFS, 90 : 505-507.
- CAILLIET G.M., YUDIN K.G., TANAKA S., TANIUCHI T., 1990. Growth characteristics of two populations of *Mustelus manazo* from Japan based upon cross-readings of vertebral bands. *In* : Elasmobranchs as living resources: Advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries, H. Pratt, S.H. Gruber & T. Taniuchi (eds), *NOAA Tech.Rep.*, NMFS, 90 : 167-176.
- CARRIER J.C., LAUER C.A., 1990. Growth rates in the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*. *Copeia*, (3) : 686-692.
- CASEY J.G., PRATT H.L., STILLWELL C.E., 1983. Age and growth of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, from the western north Atlantic. *In* : Proc. Inter. Workshop on Age Determination of Oceanic pelagic Fishes E.D. Prince et L.M. Pulos (eds), *NOAA Tech.Rep.*, NMFS : 189-191.
- CASEY J.G., PRATT H.L., STILLWELL C.E., 1985. Age and growth of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, from the western north Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42 : 963-975.
- CASSELMAN J.M., 1987. Determination of age and growth. *In* : The biology of fish growth, A.H. Weatherley et H.S. Gill (eds.), *Acad. Press, Londres* : 209-242.
- CASTANET J., 1978. Les marques de croissance osseuse comme indicateurs de l'âge chez les lézards. *Acta Zool.*, 59 : 35-48.
- CASTANET J., 1985. La squelettochronologie chez les Reptiles. I. Résultats expérimentaux sur la signification des marques de croissance squelettique chez les Lézards et les Tortues. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 13e série, 7 : 23-40.
- CASTANET J., MEUNIER F., RICQLES A. de, 1977. L'enregistrement de la croissance cyclique par le tissu osseux chez les Vertébrés poïkilothermes : données comparatives et essai de synthèse. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 111 : 183-202.
- CASTANET J., FRANCILLON-VIEILLOT, H., MEUNIER F.J., 1991. La squelettochronologie à partir des tissus osseux et dentaires des Vertébrés. Colloques et Séminaires, Editions de l'ORSTOM : 350 p.

- COMPAGNO L.V.J., 1990. - Shark exploitation and conservation. *In* : Elasmobranchs as living resources : Advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries, H. Pratt, S.H. Gruber & T. Taniuchi (eds), *NOAA Tech.Rep.*, NMFS, 90 : 391-414.
- DAGET J., LE GUEN J.C., 1975. Les critères d'âge chez les Poissons. *In* : Problèmes d'Ecologie : la démographie des populations de Vertébrés, M. Lamotte et F. Bourlière, (eds), Masson, Paris : 253-289.
- DAIBER F.C., 1960. A technique for age determination in the skate *Raja eglanteria*, *Copeia* : 258-260.
- DAVENPORT S., STEVENS J.D., 1988. Age and growth of two commercially important sharks (*Carcharhinus tilstoni* and *C. sorrah*) from Northern Australia. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 39 : 417-433.
- DU BUIT M.H., 1977. Age et croissance de *Raja batis* et de *Raja naevus* en mer Celtique. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 37 : 261-265.
- DU BUIT M.H., MAHEUX F., 1984 (1986).- Une technique de lecture d'âge des raies. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 48 : 85-88.
- EISLER R., 1967. Variations in mineral content of sandbar shark vertebrae (*Carcharhinus milberti*). *Natur. Can.*, 94 : 321-326.
- EVERHART H.W., EIPPER A.W., YOUNGS W.D., 1975 Principles of fisheries science. *Cornell Univ.Press*, Chapt. 5.
- FRANCIS M.P., 1981. Von Bertalanffy growth rates in species of *Mustelus* (Elasmobranchii ; Triakidae). *Copeia* : 189-192.
- GLOWACKI J., DEFTOS L.J., 1984. - Skeletal and mineral metabolism in sharks, rays and fish. *In* : Endocrine control of Bone and Calcium Metabolism D.V. Cohn, J.T. Potts & T. Fujita (eds.), Elsevier Publishers, Amsterdam, 8B : 194-196.
- GOODRICH E.S., 1909. *Vertebrata craniata*. I. Cyclostomes and Fishes. *In* : R. Lancaster (ed.) Treatise of Zoology, London.
- GRUBER S.H., COMPAGNO L.V.J., 1981. Taxonomic status and biology of the bigeye thresher, *Alopias superciliosus*. *Fish. Bull.*, 79 : 617-640.
- GRUBER S.H., STOUT R.G., 1983. - Biological materials for the study of age and growth in a tropical marine elasmobranch, the lemon shark, *Megaprion brevirostris* (Poey). *In* : Proc. Inter. Workshop on Age Determination of Oceanic pelagic Fishes, E. Prince et L.M. Pulos (eds), *NOAA Tech.Rep.*, NMFS, 8 : 193-205.
- HASKELL W.L., 1949. An investigation of the possibility of determining the age of sharks through annuli as shown in cross sections of vertebrae. *Ann. Rep. Mar. Lab. Texas Game Fish Comm.* : 212-217.
- HOENING J.M., 1979. The vertebral centra of sharks and their use in age determination. *M.Sc. Thesis, Univ. Rhode Island.* (in Pratt et Casey, 1983).

- HOENING J.M., WALSH A.H., 1982. The occurrence of cartilage canals in shark vertebrae. *Can. J. Zool.*, 60 : 483-485.
- HOLDEN M.J., 1972. The growth rates of *Raja brachyura*, *R. clavata* and *R. montagui* as determined from tagging data. *J. Cons. inter. Explor. Mer*, 34 : 161-168.
- HOLDEN M.J., 1973. Are long-term sustainable fisheries for elasmobranchs possible ? *Rap. Cons. inter. Explor. Mer*, 164 : 360-367.
- HOLDEN M.J., MEADOWS P.S., 1962. The structure of the spine of the spur dogfish (*Squalus acanthias* L.) and its use for age determination. *J. Mar. Biol. Assoc., UK.*, 42 : 179-197.
- HOLDEN M.J., VINCE M.R., 1973. Age validation studies on the centra of *Raja clavata* using tetracycline. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 35 : 13-17.
- HOLLAND G.A., 1957. Migration and growth of the dogfish shark, *Squalus acanthias* (Linnaeus) of Eastern North Pacific. *Wash. Dept. Fish., Fish. Res. Pap.*, 2 : 43-59.
- ISHIYAMA R., 1951a. - Studies on the rays and skates belonging to the family Rajidae, found in Japan and adjacent regions. 2. On the age determination of Japanese black skate *Raja fusca* Garman (preliminary report). *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 16 : 112-118.
- ISHIYAMA R., 1951b. Studies on the rays and skates belonging to the family Rajidae, found in Japan and adjacent regions. 3. Age determination of *Raja hollandi* Jordan et Richardson, chiefly inhabiting in the waters of the East China Sea. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 16 : 119-124 (en Japonais).
- ISHIYAMA R., 1978. Reexamination of the age and growth of *Raja*. *Monthly. Mar. Sci.*, 10 : 188-194. (en japonais).
- JONES B.C., GEEN G.H., 1977. Age determination of an elasmobranch (*Squalus acanthias*) by X-ray spectrometry. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 34 : 44-48.
- KAGANOVSKAIA S.M., 1933. Methods for ascertaining the age and composition of the catch of *Squalus acanthias* L. *Vestnik. Dal'nevost. Fil. Akad. Nauk, SSSR.*, 1-3 : 139-141.
- KAGANOVSKAIA S.M., 1937. Methods for ascertaining the age and composition of the catch of *Squalus acanthias* L. *Bull. Far. East. Branch Acad. Sci., USSR.*, 1-3,5-6 (in Tucker, 1985).
- KEMP N.E., WESTRIN S.K., 1979. Ultrastructure of calcified cartilage in the endoskeletal tesserae of sharks. *J. Morph.*, 160 : 75-102.
- KETCHEN K.N., 1975. Age and growth of dogfish *Squalus acanthias* in British Columbia waters. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 32 : 43-59.
- KILLAN K.A., PARSONS G.R., 1989. Age and growth of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, near Tampa Bay, Florida. *Fish. Bull.*, 87 : 845-857.
- KUSHER D., 1987. Age and growth of the leopard shark, *Triakis semifasciata* from central California. Unpubl. M.A. thesis, San Francisco, California.

- LA MARCA M.J., 1966. A simple technique for demonstrating calcified annuli in the vertebrae of large elasmobranchs. *Copeia*, (2) : 351-352.
- LAWLER E.F., 1976. The biology of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus* (Nardo 1827), in the Lower Chesapeake Bay and adjacent waters. MB. thesis, College of William and Mary, Williamsburg, VA. : 49 pp.
- LECOMTE F., MEUNIER F.J., ROJAS-BELTRAN R., 1985. Mise en évidence d'un double cycle de croissance annuel chez un silure de Guyane, *Arius couma* (Val., 1839) (Teleostei, Siluriforme, Ariidae) à partir de l'étude squelettochronologique des épines de nageoires. *C. R. Acad. Sci.*, 300 : 181-184.
- MAISEY J.G., 1979. Fin spine morphogenesis in squalid and heterodontid sharks. *Zool. J. Lin. Soc.*, 66 : 161-183.
- MCFARLANE G.A., BEAMISH R.J., 1987. Validation of the dorsal spine method of age determination for spiny dogfish. In : Age and growth of Fish, R.C. Summerfelt et G.E. Hall (eds), *Iowa State Univ. Press*, Ames : 287-300.
- MARKERT F., 1896. Die Flossenstacheln van Acanthias. Ein Beitrag zur Kenntnis der Hartsubstranzgebilde der Elasmobranchier. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, 9 : 665-722.
- MARTIN L.K., 1982. Growth and reproduction of the bat ray *Myliobatis californica* Gill, in California. Unpubl. M.A. thesis San Jose State Univ., San Jose, California.
- MARTIN L.K., CAILLIET G.M., 1988. Age and growth determination of the bat ray, *Myliobatis californica* Gill, in Central California. *Copeia*, (3) : 762-773.
- MEUNIER F.J., 1988. Détermination de l'âge individuel chez les Ostéichthyens à l'aide de la squelettochronologie : historique et méthodologie. *Acta OEcologica, OEcolog. Gener.*, 9 : 299-329.
- MOSS M.L., 1977. Skeletal tissues in sharks. *Am. Zool.*, 17 : 335-342.
- NATANSON L.J., CAILLIET G.M., 1990. Vertebral growth zone deposition in pacific angel sharks. *Copeia*, (4) : 1133-1145.
- OLSEN A.M., 1954. The biology of migration, and growth rate of the school shark, *Galeorhinus australis* (Macleay) (Carcharhinidae) in south-eastern Australian waters. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 5 : 353-410.
- PARKER H.W., STOTT F.C., 1965. Age, size and vertebral calcification in the basking shark, *Cetorhinus maximus* (Gunnerus). *Zool. Meded. (Leiden)*, 40 : 305-319.
- PARSONS G.R., 1983. - An examination of vertebral rings of the atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. *Northeast Gulf. Sci.*, 6 : 63-66.
- PARSONS G.R., 1985. Growth and age estimation of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae* : a comparison of techniques. *Copeia*, (1) : 80-85.
- PEIGNOUX-DEVILLE J., LALLIER F., VIDAL B., 1981. Mise en évidence de tissu osseux dans le squelette axial d'un Chondrichthyen : la roussette (*Scyliorhinus canicula*). *C. R. Acad. Sci.*, 292 : 73-78.

- PEIGNOUX-DEVILLE J., LALLIER F., VIDAL B., 1982. Evidence for the presence of osseous tissue in dogfish vertebrae. *Cell. Tis. Res.*, 222 : 605-614.
- PEYER B., 1957. Über die morphologische Deutung der Flossenstacheln einiger Haifische. Mitteil. *Naturforsch. Gesell.*, Bern, 14 : 159-176.
- PRATT H.L., CASEY J.G., 1983. Age and growth of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*. In : Proc. Inter. Workshop on Age Determination of Oceanic pelagic Fishes, E. Prince et L.M. Pulos (eds), *NOAA Tech.Rep.*, NMFS, 8 : 175-177.
- RICHARDS S.W., MERRIMAN D., CALHOUM L.H., 1963. Studies on the marine resources of southern New England, IX. The biology of the little skate *Raja erinacea* Mitchill. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 18 : 4-67.
- RIDEWOOD W.G., 1921. On the calcification of the vertebral centra in sharks and rays. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, 210 : 311-407.
- ROSSOUW G.J., 1984. Age and growth of the sand shark, *Rhinobatos annulatus*, in Algoa Bay, South-Africa. *J. Fish. Biol.*, 25 : 213-222.
- RYLAND J.S., AJAYI T.O., 1984. Growth and population dynamics of three *Raja* species (Batoidei) in Carmarthen Bay, British Isles. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 41 : 11-120.
- SCHWARTZ F.J., 1983. Shark ageing methods and age estimation of scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*, and dusky, *Carcharhinus obscurus*, sharks based on vertebral ring counts. In : Proc. Inter. Workshop on Age Determination of Oceanic pelagic Fishes, E. Prince et L.M. Pulos (eds), *NOAA Tech. Rep.*, NMFS, 8 : 167-174.
- SIMKISS K., 1974. Calcium metabolism of fish in relation to ageing In : Ageing of fish, T.B. Bagenal (ed.), Unwin Brothers, 1-12.
- SMITH J.W., MERRINER J.V., 1987. Age and growth, movements and distribution of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in Chesapeake Bay. *Estuaries*, 10 : 153-164.
- SMITH S.E., 1984. Timing of vertebral-band deposition in tetracycline-injected leopard sharks. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 113 : 308-313.
- SMITH S.E., ABRAMSON N.J., 1990. Leopard shark *Triakis semifasciata* distribution, mortality rate, yield, and stock replenishment estimates based on a tagging study in San Francisco Bay. *Fish. Bull.*, 88 : 371-381.
- SPRINGER S., GILBERT P.W., 1976. The basking shark, *Cetorhinus maximus*, from Florida and California, with comments on its biology and systematics. *Copeia*, (1) : 47-54.
- STEVEN G.A., 1936. Migrations and growth of the thornback ray (*Raia clavata* L.). *J. Mar. Biol. Ass., U.K.*, 20 : 605-614.
- STEVENS J.D., 1975. Vertebral rings as means of age determination in the blue shark (*Prionace glauca* L.). *J. Mar. Biol. Ass., U.K.*, 55 : 657-665.

- TANAKA S., 1990. - Age and growth studies on the calcified structures of newborn sharks in laboratory aquaria using tetracycline. *In* : Elasmobranchs as living resources : Advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries, H. Pratt, S.H. Gruber & T. Taniuchi (eds), *NOAA Tech.Rep.*, NMFS, 90 : 189-202.
- TANAKA S., CAILLIET G.M., YUDIN K.G., 1990. Differences in growth of the blue shark, *Prionace glauca* : Technique or population. *In* : Elasmobranchs as living resources : Advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries, H. Pratt, S.H. Gruber & T. Taniuchi (eds), *NOAA Tech.Rep.*, NMFS, 90 : 177-187.
- TANAKA S., CHEN C.T., MIZUE K., 1978. Studies on sharks. XVI. Age and growth of eiraku shark *Galeorhinus japonicus* (Müller et Henle). *Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ.*, 45 : 19-28.
- TANAKA S., MIZUE K., 1979. Studies on sharks. XV. Age and growth of Japanese dogfish *Mustelus manazo* Bleeker in the East China Sea. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, 45 : 43-50.
- TAYLOR A.J., HOLDEN M.J., 1964. The preparation and use of vertebrae for age determination in rays. *ICES C.M.*, N°145 : 4 p.
- TESCH F.W., 1968. Age and growth. *In* : Methods for assessment of fish production in fresh waters, W.E. Ricker (ed.) : 93-123.
- THORSON T.B., LACY E.J., 1982. Age, growth rate and longevity of *Carcharhinus leucas* estimated from tagging and vertebral rings. *Copeia*, (1) : 110-116.
- TUCKER R., 1985. Age validation studies on the spines of the spurdog (*Squalus acanthias*) using tetracycline. *J. Mar. Biol. Ass.*, U.K., 65 : 641-651.
- WASS R.C., 1973. Size, growth and reproduction of the sandbar shark *Carcharhinus milbertii* in Hawaii. *Pacific Sci.*, 27 : 305-318.
- WELDEN B.A., CAILLIET G.M., FLEGAL A.R., 1987. Comparison of radiometric with vertebral band age estimates in four California elasmobranchs. *In* : Age and growth of Fish, R.C. Summerfelt & G.E. Hall (eds), *Iowa State Univ.Press*, Ames : 301-315.
- YOKOTA T., 1951. Studies on the stocks of sharks and rays. II. Age composition of the ray *Dasybatus akajei* (Müller et Henle) as observed by trawlers landed at Tokoro, Miyazaki Prefecture, 1949 to May 1950. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 17 : 321-325.
- YUDIN K.G., CAILLIET G.M., 1990. Age and growth of the gray smoothhound, *Mustelus californicus* and the brown smoothhound, *M. henlei*, sharks from central California. *Copeia*, (1) : 191-204.