

OTOLITHOMETRIE : REVUE ET PROBLEMES

Nathalie BAILLON¹

OTOLITHOMETRY : REVIEW AND PROBLEMS

ABSTRACT

This paper, based on a literature review and a practical experience, tries to explain the formation of daily increments and annual increments on otoliths. It checks the anomalies which may affect the microstructure and the seasonal growth increments and indicates the main problems encountered in using otoliths to age fish, with interest of tropical reef fishes. Advantages and disadvantages in using daily increments or annual increments are enumerated. The necessity of validation is emphasized and the different techniques of validation are described.

INTRODUCTION

Les otolithes sont connus depuis longtemps pour leur utilisation en tant qu'indicateurs de l'âge des poissons osseux (Hederström, 1759 ; Reibish, 1899). Au cours de ces dernières années, depuis la mise en évidence et l'analyse de marques de croissance supposées journalières (Panella, 1971), leur intérêt s'est encore accru. Ces concrétions calcaires sont apparues comme étant de véritables "mémoires enregistreuses" où s'inscrivent non seulement l'âge mais aussi tous les éléments marquants de la vie de l'individu (résorption du sac vitellin, changement d'habitat, maturité sexuelle, reproduction, stress,...). Afin de parfaire l'interprétation des marques de croissance annuelles ou journalières ou des autres structures présentes sur les otolithes (discontinuités, "faux anneaux", accroissements "subjournaliers", ...), de nombreuses études se sont axées sur l'examen de la composition organique et minérale, elle-même reliée en partie au métabolisme du calcium chez les Téléostéens. Un effort important a également été fait afin de tenter de corréliser diverses anomalies affectant la succession des stries à des facteurs endogènes (tels que les facteurs physiologiques) ou exogènes (tels que les facteurs physiques).

¹ Centre ORSTOM de Brest, BP 70, 29280 PLOUZANE

Nous ne détaillerons pas ici ces deux derniers points (composition et influence des facteurs) (voir Campana et Neilson, 1985 et Baillon, 1991).

La détection de marques de périodicité régulière sur les otolithes se révèle quelquefois fastidieuse et frustrante. En effet, le dénombrement des marques annuelles ou des accroissements journaliers ne s'effectue pas toujours facilement. De trop nombreux travaux consacrés à la détermination de l'âge à l'aide des otolithes ou autres structures minéralisées semblent passer sous silence nombre de problèmes et affirment sans preuve une périodicité pour les marques comptées. Sur 500 travaux publiés entre 1907 et 1980, une validation de la technique (utilisation des marques saisonnières) n'est tentée que dans 65 % des cas seulement ; dans 35 %, elle n'est pas évoquée et plusieurs auteurs ne considèrent même pas l'éventualité d'un âge incorrect (Beamish et McFarlane, 1983). Les différentes méthodes de validation utilisables pour les otolithes sont mentionnées dans cette revue.

ACCROISSEMENTS JOURNALIERS : HYPOTHESES OU REALITE ?

HISTORIQUE

Hickling (1931) avait déjà remarqué la présence de fines "lamelles" concentriques sur les otolithes de merlu. Ces "lamelles" observées au microscope optique n'étaient pas divisibles en unités plus étroites et Hickling les décrivait comme "composées d'une trame de fibres disposées dans un plan perpendiculaire à celui des structures radiales". Pannella (1971) tenta d'expliquer la signification de ces accroissements. Il se fonda sur le nombre moyen de "lamelles" présentes dans une bande représentant un cycle annuel complet sur l'otolithe. Il conclut à la formation journalière de ces accroissements reliés au rythme circadien du métabolisme. Il proposa leur utilisation pour la détermination de l'âge des poissons d'eaux aussi bien tempérées que tropicales. Cette technique fut reprise ensuite par de nombreux auteurs et constitue actuellement l'une des méthodes les plus utilisées pour la détermination de l'âge des poissons d'eaux froides, tempérées et tropicales, du stade larvaire jusqu'aux adultes (Brothers *et al.*, 1976 ; Ralston, 1976 ; Barkman, 1978 ; Townsend, 1980 ; Barkman *et al.*, 1981 ; Ralston et Miyamoto, 1981, 1983 ; Neilson et Geen, 1982 ; Neilson *et al.*, 1985 ; Jones, 1986 ; Wild, 1986 ; Eckman et Rey, 1987 ; Gjosaeter, 1987 ; Radtke, 1987 ; Tanaka *et al.*, 1987 ; Baillon et Kulbicki, 1989 ; Ralston et Williams, 1988 ; Radtke, 1989 ; Morales-nin et Ralston, 1990 ; *inter alia*).

CYCLE JOURNALIER DE LA CROISSANCE DES OTOLITHES

L'otolithe croît par apposition d'un nouveau matériel sur sa surface. Ce phénomène cyclique, fonction du métabolisme du calcium et de la synthèse des acides aminés, conduit à la formation de microzonations composées de deux parties :

- une zone d'accrétion large et calcifiée, caractérisée par une forte concentration en calcium et des cristaux de CaCO_3 orientés radialement,

- une zone "de discontinuité" étroite et organique, composée de fibres épaisses de protéine (otoline) (Watabe *et al.*, 1982 ; Campana et Neilson, 1985 ; Morales-nin, 1987 ; Tsukamoto *et al.*, 1988).

Watabe *et al.* (1982) et Morales-nin (1987) proposent une hypothèse de croissance des otolithes suivant un cycle journalier avec un processus qu'ils décomposent en deux phases :

- une phase active de calcification pendant laquelle le carbonate de calcium est sécrété et déposé sur la surface de l'otolithe en même temps que les fibres protéiques ; l'aragonite cristallise ensuite en incorporant les fibres qui se retrouvent incluses entre les cristaux (matrice intercristalline),
- une phase de calcification très ralentie, voire interrompue, pendant laquelle les fibres protéiques continuent à être fabriquées et recouvrent la surface de la zone d'accrétion (matrice interlamellaire).

PROBLEMES RENCONTRES

Discontinuités dans la structure - Perturbations et résorptions

A la succession d'accroissements journaliers se superposent fréquemment des discontinuités correspondant à des événements physiologiques ou à des variations plus ou moins brutales des conditions d'environnement. Pannella (1974) évoque de fréquentes interruptions affectant la formation des accroissements, mais qui ne seraient parfois que des anomalies accidentelles, réparties au hasard. La transplantation des poissons de leur milieu naturel à un milieu artificiel peut créer des "structures de stress", de telle sorte que les accroissements journaliers sont indistincts ou absents (Miranda-Brant, 1978, cité dans Pannella, 1980). Morales-nin (1987) évoque ce phénomène chez *Dicentrarchus labrax* et suppose que les nombreuses discontinuités présentes sur les otolithes d'animaux élevés en laboratoire seraient dues à une résorption de la sagitta. De nombreuses observations aboutissent à la conclusion que la sécrétion du carbonate de calcium cesse pendant les périodes de stress ou de perturbation de la vie du poisson. Ceci se traduit par des interruptions affectant la succession des accroissements (Campana, 1983a ; Campana et Neilson, 1985 ; Morales-nin, 1987). Chez *Oncorhynchus kisutch* (Salmonidae), le stress perturbe indirectement la calcification des otolithes en induisant une réduction de l'absorption du calcium par les branchies, mais il ne provoque pas de résorption (Campana, 1983 b).

Les discontinuités ne sont cependant pas toujours induites par le stress. Leur fréquence augmente avec l'âge, particulièrement après la première maturité sexuelle (Campana et Neilson, 1985). La période de frai, quelquefois particulièrement stressante pour certaines espèces, est une source potentielle de discontinuités (Pannella, 1971, 1974, 1980). D'après Pannella (1980), une résorption du calcium est possible au niveau des otolithes des Téléostéens. D'après Woodhead (1968), les étroites discontinuités affectant la microstructure des otolithes, des écailles et d'autres pièces osseuses chez la morue pourraient être associées à une mobilisation du

calcium stocké dans les os pendant la période d'hypercalcémie accompagnant la maturation des gonades. Parfois, elles encadrent des séries de stries journalières de périodicité plus ou moins constante (7 ou 15) ; elles représenteraient des régions de l'otolithe de croissance réduite voire interrompue. Ces arrêts de croissance peuvent survenir uniquement dans certaines zones de l'otolithe ; ils ne sont pas toujours concentriques et peuvent n'apparaître que sur un seul des deux otolithes. La direction des stries journalières succédant à une discontinuité peut se modifier, ce qui correspond sans doute à une altération de la direction de la croissance cristalline (Brouard *et al.*, 1983 ; Morales-nin, 1987).

Dans certains cas, ces solutions de continuité sont fréquentes et risquent de biaiser le comptage, amenant une sous-estimation de l'âge.

Pendant toute la période hivernale, en milieu tempéré, les accroissements journaliers sont étroits et parfois si fins qu'il n'est pas possible de les distinguer en utilisant un microscope ordinaire. C'est également le cas sur le bord des otolithes des individus âgés chez beaucoup d'espèces.

Autres périodicités et anomalies - difficultés d'interprétation et de lecture

La tendance générale consiste à admettre que les otolithes, en particulier la sagitta, croissent en réponse à un cycle d'activité circadien. Il convient de garder à l'esprit que d'autres périodicités de croissance peuvent être enregistrées et se surajouter à ce cycle sans toutefois le remettre en question.

Les accroissements journaliers peuvent être simples, constitués de la manière décrite précédemment, ou peuvent être composés, c'est à dire formés d'une série de lignes plus étroites regroupées pour former un seul accroissement quotidien. Pannella (1971, 1980) a le premier noté la présence de telles structures sur les sagittae des poissons tropicaux, qui croissent généralement trois à dix fois plus vite que les sagittae des poissons d'eaux tempérées ou froides. Il définit ces éléments, appelés couramment stries "subjournalières" comme étant "toutes les structures ayant une périodicité inférieure à vingt quatre heures" et considère qu'elles sont rares. Pourtant, un examen de la littérature récente tend à démontrer que ces accroissements "subjournaliers" se retrouvent, au stade larvaire comme chez les adultes, chez beaucoup d'espèces de différents habitats (Taubert et Coble, 1977 ; Brothers et McFarland, 1981 ; Methot, 1981 ; Brothers *et al.*, 1983 ; Tsuji et Aoyama, 1984 ; Wild, 1986 ; Campana *et al.*, 1987 ; *inter alia*). Ils pourraient être le résultat de variations, à court terme et de faible amplitude, de la température de l'eau (1,5°C) au cours de la journée (Brothers, 1981). Campana (1983a) note quant à lui que la formation d'accroissements "subjournaliers" semble augmenter avec la fréquence des repas. Les accroissements "subjournaliers" peuvent être interprétés par erreur comme des unités de croissance journalières. Leur distinction est généralement basée de façon subjective sur leur aspect général et leur largeur (Taubert et Coble, 1977 ; Marshall et Parker, 1982 ; Campana, 1984). Cependant, la différenciation est souvent difficile et représente probablement une source d'erreur non négligeable chez certaines espèces. Outre la succession normale des dépôts, des groupes particuliers de microzonations

plus resserrées, régulièrement répétés sont souvent rencontrés. Pannella (1980) suggère de les relier à des fluctuations du niveau marin, certains poissons synchronisant leur activité alimentaire avec la marée. Ces influences de la marée sont présentes chez les espèces d'eaux tempérées et certaines espèces d'eaux tropicales.

De nombreux auteurs soulignent le danger d'affirmer que les microzonations se forment toujours suivant un cycle journalier, même lorsque leur structure ne semble présenter aucune ambiguïté. Les conclusions dérivées de la technique de Pannella ne sont pas toujours satisfaisantes et le comptage des microstries s'avère quelquefois impossible ou alors donnent des résultats erronés ou incohérents (Conand, 1987 ; Caillart, 1988 ; Caillart et Morize, 1989 ; *inter alia*). Certaines études concernant des larves issues d'élevages expérimentaux ou du milieu naturel révèlent en règle générale une sous-estimation de l'âge quand celui-ci est calculé à l'aide des accroissements journaliers (Brothers *et al.*, 1983 ; Campana, 1983a ; Geffen, 1986 ; Campana *et al.*, 1987). Il convient donc de rester prudent quand à l'interprétation des accroissements observés et leur conversion en nombres de jours, d'autant plus que leur périodicité semble variable non seulement en fonction des espèces, des conditions de vie, mais aussi de l'âge des individus.

Les difficultés de lecture peuvent être en partie expliquées de quatre manières :

La constance de la température : d'après Campana (1984c) et Neilson et Geen (1985), il ne fait aucun doute qu'une température constante, usuelle lors d'expérimentations en laboratoire, réduit le contraste des microzonations et les rend plus difficiles à lire. Les structures de croissance chez les larves capturées en mer sont ainsi généralement plus évidentes que chez les spécimens maintenus en captivité (Barkman *et al.*, 1981 ; Methot, 1981 ; Uchiyama et Strusaker, 1981 ; Laroche *et al.*, 1982 ; Tsuchi et Aoyama, 1982, 1984).

La préparation des otolithes : les otolithes de larves sont généralement examinés sans traitement préalable. Dans ce cas, l'absence d'abrasion et de polissage peut biaiser le comptage (problème de paralaxe dû à l'épaisseur de l'otolithe) des microzonations (Campana, 1984c ; Campana *et al.*, 1987). Parallèlement, une abrasion excessive ou un traitement prolongé à l'acide peuvent supprimer certains accroissements.

Le pouvoir de résolution du microscope optique : en principe, les objets séparés par moins de 0,2 mm ne peuvent être observés à l'aide d'un microscope optique (Eastman Kodak Co., 1980). Pratiquement, cette limite serait en fait de 0,8 mm (Morales-nin, 1988 ; Morales-nin et Ralston, 1990). Un certain nombre d'auteurs soulignent ce problème et restent prudents dans leurs estimations de l'âge lorsque le comptage des stries est effectué à l'aide d'un tel microscope (Radtke et Scherer, 1982 ; Campana, 1984c ; Geffen, 1986 ; Campana *et al.*, 1987 ; Jones et Brothers, 1987 ; Campana et Hurley, 1989). Radtke (1987) et Morales-nin (1988) recommandent vivement l'utilisation du microscope électronique à balayage pour compléter l'analyse des stries journalières des otolithes de poissons tropicaux.

En théorie, l'âge des poissons osseux peut être déterminé grâce à l'utilisation des accroissements journaliers visibles sur leurs otolithes. En pratique, cette technique

est beaucoup plus simple et fiable pour les larves et les juvéniles que pour les adultes. La largeur des accroissements est proportionnelle au taux de croissance, celui-ci déclinant avec l'âge du poisson. En conséquence, il existe une limite supérieure, que Thresher (1988) fixe à environ 200 jours, au delà de laquelle l'âge des poissons ne peut plus être déterminé facilement à l'aide de la microscopie optique, les accroissements devenant trop fins.

LES METHODES DE VALIDATION

La microstructure des otolithes est donc souvent loin d'être sans ambiguïté. Une étude de détermination de l'âge basée sur le comptage des microzonations doit inclure une procédure permettant de valider les hypothèses relatives à la chronologie de leur formation. En pratique, il existe cinq moyens permettant de vérifier directement la périodicité des microzonations.

L'examen des otolithes de larves nées et maintenues en captivité : les larves, éventuellement les juvéniles, sont sacrifiées à intervalles réguliers. Le nombre d'accroissements observés est alors comparé au nombre réel de jours de vie du poisson (Brothers *et al.*, 1976 ; Wilson et Larkin, 1980 ; Radtke et Scherer, 1982 ; Rosenberg et Haugen, 1982 ; Jones et Brothers, 1987 ; Tsukamoto et Kajihara, 1987 ; Umezawa *et al.*, 1989 ; Ohama, 1990 ; *inter alia*). La méthode est pratique car l'observation des otolithes de larves ne demande pas de longue préparation et les microzonations sont en général nettement visibles. En revanche, cette approche nécessite la connaissance précise de la date de formation du premier accroissement. De plus la croissance des larves en captivité ne reflète pas forcément celle des individus issus du milieu naturel. De toute façon, les conclusions obtenues par cette technique ne peuvent être extrapolées à des individus adultes.

L'observation du bord de l'otolithe : les poissons d'élevage sont collectés toutes les heures pendant une période de vingt quatre heures ce qui permet de suivre l'évolution du dernier accroissement en cours de formation, observable au bord de l'otolithe (Tanaka *et al.*, 1981 ; Jenkins, 1987). Cette démarche est plutôt difficile, peu applicable pour une détermination de l'âge en routine et nécessite la réunion d'un certain nombre de conditions : un échantillon important, une croissance rapide, des stries larges et bien visibles. En conséquence, cette approche concerne principalement les larves ou les juvéniles chez lesquels les accroissements sont discernables sans trop d'ambiguïté.

Le suivi journalier de cohortes d'individus : la variation du nombre d'accroissements doit coïncider avec l'intervalle d'échantillonnage (Thresher *et al.*, 1989).

L'utilisation des marqueurs chimiques : certains fluochromes comme l'alizarine (Tsukamoto, 1988 ; Tsukamoto et Umezawa, 1988), le bleu de calcéine, l'orangé de xylénol, la fluorescéine (Meunier, 1972 ; Meunier et Boivin, 1978) ou, plus couramment utilisée, la tétracycline (Meunier, 1972 ; Odense et Logan, 1974 ; Meunier et Boivin, 1978 ; Wild et Foreman 1980 ; Campana et Neilson, 1982 ; Mugiya et Muramatsu, 1982 ; Beamish *et al.*, 1983a ; Ralston et Myamoto, 1983 ; McFarlane et Beamish, 1986 ; Geffen, 1987 ; Kingsford et Millicich, 1987 ; Dee et

Radtke, 1989 ; Radtke *et al.*, 1989 ; *inter alia*), laissent sur l'otolithe une marque décelable par un éclairage en lumière ultra-violette. Cette trace constitue en quelque sorte l'empreinte dans le temps du moment du marquage. Ces composés chimiques peuvent être administrés au poisson soit par injection intrapéritonéale ou intramusculaire, soit par incorporation à la nourriture ou encore par immersion des individus dans une solution de tétracycline. Les poissons sont ensuite maintenus en captivité ou relâchés dans le milieu munis d'une marque externe. Un examen ultérieur des otolithes permet de comparer le nombre d'accroissements comptés avec le nombre de jours écoulés entre le moment du marquage et la date de capture. Plusieurs marquages peuvent être effectués et les accroissements séparant chacun d'eux sont comptés. Cette méthode de validation par marqueurs chimiques est certainement la plus précise et présente un certain nombre d'avantages : facilité d'obtention et d'administration des drogues, absence d'effet secondaire quand les doses sont soigneusement calculées, présence tenace dans les tissus osseux vivants ou morts. Les marqueurs sont cependant labiles à la lumière et il convient de stocker les échantillons à l'obscurité. D'après Meunier (1972) et Meunier et Boivin (1978) l'injection de la dose optimale de marqueur n'a aucun effet néfaste sur la croissance. Cette technique s'applique néanmoins beaucoup plus facilement aux larves et aux jeunes poissons qu'aux adultes. Chez ces derniers, la croissance est ralentie et l'expérience doit être envisagée à long terme pour que la marque fluorescente soit aisément discernable du bord de l'otolithe ou que la séparation de deux marques consécutives soit facile. L'acétazolamide, qui produit une discontinuité repérable au microscope électronique à balayage, a également été utilisée comme marqueur chimique (Mugiya et Muramatsu, 1982 ; Raltson et Miyamoto, 1983 ; Dee et Radtke, 1989 ; Radtke et Hourigan, 1990). Des éléments tels que le strontium peuvent être utilisés comme marqueurs détectables aux rayons X ; la strie correspondant à l'application de l'élément est associée au pic d'abondance de ce dernier (Hurley *et al.*, 1984).

L'utilisation de **marques "naturelles" ou "provoquées"** sur les otolithes : dans certains cas, des marques "naturelles" apparaissent sur les otolithes. Elles sont habituellement la traduction de variations physiques de l'environnement, telles que de brusques fluctuations de la température ou des modifications liées aux cycles de la marée. Une marque caractéristique, généralement plus sombre et plus large que les autres microzonations, peut aussi apparaître sur les otolithes lors de l'éclosion, de la résorption du sac vitellin ou de la métamorphose et du changement d'habitat (marques dites ontogéniques repérables sur les otolithes des larves et des juvéniles), et être utilisée comme repère pour le comptage des microzonations (Marshall et Parker, 1982 ; Neilson et Geen, 1982). Il suffit de compter le nombre de stries entre de telles structures et le bord de l'otolithe pour confirmer la périodicité des stries. Cette technique est valable si la date de formation de la marque utilisée est parfaitement connue. Il est également possible de compter le nombre d'accroissements entre des discontinuités périodiques et relier le nombre obtenu à la durée supposée d'un cycle naturel, lunaire, saisonnier ou annuel. La périodicité de ces cycles doit être évidemment précisément établie.

La formation de marques particulières peut être provoquée artificiellement sur

l'otolithe en soumettant le poisson à un stress tel que le changement de bassin, un brusque refroidissement de l'eau, la suffocation, le jeûne ou de fortes doses de radiations UV-B (Mugiya et Muramatsu, 1982 ; Berghahn et Karakiri, 1990). Cette technique n'est cependant pas recommandée dans le cas où d'autres discontinuités existantes, témoignages d'événements survenus avant ou pendant l'expérience, risquent de bouleverser l'interprétation ultérieure. Il faut également veiller à ce que le traitement ne cause pas un trop grave préjudice au poisson, de façon à ne pas altérer fondamentalement la croissance. Une alternative à cette démarche consiste à repérer une zone où la largeur des stries se modifie sensiblement, traduisant une altération du taux de croissance de l'otolithe (Mugiya et Muramatsu, 1982). Cette variation apparaît par exemple lorsqu'un surplus inhabituel de nourriture est distribué au poisson pendant plusieurs jours (Struhsaker et Uchiyama, 1976 ; Victor, 1982). Toutefois, il convient d'être prudent dans ce type d'approche car un délai peut exister entre l'apport excédentaire de nourriture et sa signature sur l'otolithe (Neison et Geen, 1985).

Avant toute validation utilisant les marques provoquées par un agent chimique, stress ou autre facteur, des travaux préliminaires devront être consacrés à la détermination du temps écoulé entre le moment de l'exposition et sa manifestation au niveau de l'otolithe. Peu de données existent à ce propos ; citons néanmoins l'expérience de Campana et Neilson (1982) dans laquelle la tétracycline injectée à de jeunes plies se retrouve au niveau de la sagitta en moins de vingt quatre heures (50 % des otolithes fluorescent après 10 h et 100 % après 24 h). La fixation du marqueur se fait moins de trente minutes après l'injection sur les tissus osseux de quelques Téléostéens étudiés par Meunier et Boivin (1974).

Une "validation" indirecte peut être pratiquée. Elle consiste à comparer les résultats obtenus par l'analyse de la microstructure des otolithes avec ceux provenant d'autres méthodes telles que le marquage/recapture, l'analyse des distributions de fréquence des tailles, l'examen d'autres pièces osseuses ou le dénombrement des annuli sur les otolithes. La fiabilité de la méthode utilisée pour la **vérification** devra alors être sérieusement prouvée. Une même estimation de l'âge obtenue grâce à deux tissus calcifiés différents ne démontre pas la justesse de cette estimation, mais seulement que l'interprétation des structures observées est la même.

Les expériences menées en aquarium posent un certain nombre de problèmes quand elles ne s'adressent plus à des larves. Le stress consécutif à la vie en milieu confiné perturbe la croissance donc probablement la structure des otolithes. De même, le nombre et la largeur des accroissements peuvent être sous la dépendance de certaines variables telles que la nourriture, la température, le pH, ... qu'il convient alors de contrôler avec soin. Le maintien des poissons au sein du milieu naturel, en semi ou totale liberté, associé à un marquage externe approprié, constitue donc la solution la plus satisfaisante aux problèmes de validation si le mode de vie de l'espèce s'y prête.

En conclusion, une étude idéale de la périodicité des accroissements doit prendre en compte : 1) le moment exact du dépôt du premier accroissement, 2) la régularité, ou non, de la formation des accroissements durant toutes les étapes de la vie du poisson et 3) les événements tels que la reproduction, les migrations, les périodes de jeûne qui peuvent affecter la succession régulière des accroissements à chaque âge

(Uchiyama *et al.*, 1986).

AVANTAGES ET INCONVENIENTS DANS L'UTILISATION PRATIQUE DES ACCROISSEMENTS JOURNALIERS

Les avantages de l'emploi des accroissements journaliers sont, d'une part une utilisation possible en milieu tropical ou équatorial, quand aucune marque saisonnière n'est discernable sur les pièces minéralisées, d'autre part la possibilité d'obtenir une estimation précise de l'âge, ceci étant essentiellement valable pour les larves ou les juvéniles. De plus, depuis quelques années, ils sont souvent utilisés en tant qu'indicateurs d'événements liés à l'histoire des individus ; en effet, l'observation de la microstructure permet parfois d'obtenir des renseignements précis sur le temps de vie larvaire (Radtke, 1985 ; Victor, 1986a ; Lecomte-Finiger et Yahyaoui, 1989 ; Wellington et Victor, 1989), l'âge de la métamorphose chez les poissons plats et les anguilles (Campana, 1984b ; Gjøsæter, 1987 ; Lecomte-Finiger et Yahyaoui, 1989), le moment du recrutement sur les fonds, le passage d'un habitat à un autre (Brothers et McFarlane, 1981 ; Victor, 1982 ; Neilson, 1984 ; Campana, 1984b ; Brothers et Thresher, 1985 ; Thresher et Brothers, 1985, 1989 ; Deegan et Thompson, 1987 ; Pitcher, 1987, 1988 ; Thresher, 1988 ; Fowler, 1989 ; Thorrold, 1989 ; Thorrold et Williams, 1989 ; Tzeng, 1990 ; *inter alia*), la durée de la migration des eaux salées vers les eaux douces (Lecomte-Finiger et Yahyaoui, 1989), le frai et sa localisation géographique, la date de ponte, etc... (Campana et Neilson, 1985 ; Miller et Storck, 1984 ; Tsukamoto *et al.*, 1989).

En revanche, les difficultés rencontrées sont loin d'être négligeables :

- dans le but d'une détermination de l'âge, le comptage est généralement fastidieux et long, surtout si l'on s'adresse à des adultes d'espèces à croissance lente et à longue durée de vie ;
- lorsque les poissons sont âgés, les accroissements sont équivoques autour du noyau et le dénombrement à la périphérie de l'otolithe devient très difficile ;
- la présence dans certains cas de nombreuses discontinuités ou de plages illisibles gênent la lecture ;
- la préparation des lames minces est longue et délicate ;
- la validation dans le cas des otolithes des poissons adultes est difficile et de plus, si l'on désire être rigoureux, il serait préférable de suivre la périodicité des dépôts à tous les stades de la vie d'une espèce (larves, juvéniles, adultes) et même éventuellement à certains moments bien précis du cycle (par exemple la reproduction) ;
- quelquefois, des stries très étroites, correspondant à des périodes de croissance réduite, sont en dessous du pouvoir de résolution du microscope optique. Par conséquent, lorsqu'un tel matériel est utilisé, il y a de fortes chances pour que l'âge obtenu soit sous estimé car seules les stries nettes et épaisses, déposées pendant une période de croissance rapide, sont comptées.

MARQUES ANNUELLES : REALITE UNIVERSELLE ?

HISTORIQUE - CYCLE ANNUEL DE LA CROISSANCE DES OTOLITHES

L'existence de marques saisonnières sur les sagittae des poissons d'eaux tempérées est connue et utilisée depuis longtemps pour la détermination de l'âge (Cunningham, 1905 ; Wallace, 1907 ; Chugunova, 1959 ; Christensen, 1964 ; *inter alia*). Depuis, les publications sont nombreuses. Citons seulement, parmi les plus caractéristiques, les travaux de Poinsard et Troadec (1966), Le Guen (1971, 1976), Chilton et Beamish (1982), Boehlert et Yoklavich (1984), Campana (1984 d), Sainsbury et Whitelaw (1984) et Harris (1985).

En zone tempérée ou froide, les otolithes présentent classiquement une alternance d'anneaux clairs et sombres visibles sur l'otolithe entier. Plusieurs termes ont été utilisés dans la littérature pour décrire ces alternances : annuli, marques annuelles, zones hyalines et opaques, zones translucides et sombres, ... Dans les publications récentes, les termes "hyaline" (ou "translucides") et "opaque" sont le plus fréquemment utilisés. En lumière transmise, la zone hyaline apparaît claire et la zone opaque apparaît sombre. En lumière réfléchie, les contrastes lumineux de ces zones s'inversent. L'interprétation fonctionnelle de ces zones a d'abord été faite pour des espèces de milieux tempérés ou froids. En ce cas, la zone hyaline correspond à une période de croissance réduite et la zone opaque reflète un taux de croissance élevé (Hickling, 1933 ; Saetersdal, 1953 ; Kimura et Sakagawa, 1972 ; Westheim, 1972 ; Manooch et Huntsman, 1977 ; Fisher et Percy, 1983 ; Sainsbury et Whitelaw, 1984 ; Brothers et Mathews, 1987 ; North, 1988 ; *inter alia*). En zone tropicale, une certaine variabilité existe au niveau de l'époque d'apparition de ces deux zones. Il est certain que les modalités de la cristallisation diffèrent d'une zone à l'autre (Vianet *et al.*, 1989). Après la maturité sexuelle, l'apparence des marques annuelles présentes sur les otolithes se modifie souvent de façon remarquable ; les zones opaques deviennent plus étroites et les bandes hyalines plus évidentes (Woodhead, 1968).

Les variations structurales et chimiques des zones hyalines et opaques sont contrôlées par des changements physiologiques liés aux fluctuations saisonnières de l'environnement. La température (Holt, 1959, 1960 ; Taylor, 1959, 1960 ; Ursin, 1963 ; Dement'eva et Mankevitch, 1966), la nourriture disponible (Paloheimo et Dickie, 1966 ; Khaldinova, 1966) et la reproduction (Rollefsen, 1933, 1935) contrôlent le taux de croissance du poisson et entraînent très souvent la formation de structures caractéristiques sur les otolithes (Troadec, 1971 ; Daget et Le Guen, 1975). D'après Pannella (1980), les causes influençant la formation de ces structures saisonnières ne sont pas encore connues dans leur totalité. La température est sans doute le facteur le plus important mais il est possible que la disponibilité de la nourriture intervienne à un second niveau. Cette hypothèse est essentiellement valable pour les poissons d'eaux tempérées où il est assez rare que l'interprétation des zones présente des ambiguïtés.

En revanche, il convient de se pencher plus en détail sur le cas des milieux tropicaux ou subtropicaux où la distinction et l'interprétation des anneaux de croissance sur les sagittae sont souvent plus délicates et subjectives qu'en zone

tempérée. Des variations saisonnières, parfois substantielles, sont observables dans de nombreux habitats tropicaux et des marques périodiques apparaissent en conséquence sur les structures calcifiées des poissons (Fagade, 1974). Des hypothèses variées ont été émises pour expliquer la formation de zones "annuelles" chez les espèces tropicales. Pour certains auteurs, des fluctuations de température de faible amplitude entre les "saisons" semblent suffisantes pour induire la formation de stries annuelles (Chevey, 1933 ; Liew, 1974 ; Loubens, 1978 ; Manooch et Haimovici, 1978 ; Meunier *et al.*, 1979 ; Gaut et Munro, 1983 ; Thomas, 1983a). En effet, les poissons sont des Vertébrés poïkilothermes que leur sang froid rend très sensibles aux variations de température du milieu ambiant. Cependant, pour Meunier *et al.* (1979), les facteurs exogènes ne sont pas seuls en cause et "des facteurs internes et/ou humoraux sont également à prendre en considération dans l'enregistrement des marques cycliques de croissance". D'autres chercheurs attribuent la présence d'anneaux de croissance à une variation de la salinité des eaux tropicales d'estuaires entre les saisons hydrologiques (Fagade, 1974). D'autres encore suggèrent que la formation d'anneaux de croissance sur les otolithes traduit des changements physiologiques liés à la reproduction (Dutt, 1969 ; Fagade, 1974 ; Pannella, 1974 ; Reshetnikov et Claro, 1976 ; Manooch, 1982 ; Lipskaya, 1985 ; Manickhand et Dass, 1987). Cette hypothèse ne peut toutefois être retenue pour des animaux juvéniles qui possèdent cependant des marques "annuelles" (Le Guen, 1971 ; Manooch et Huntsman, 1977 ; Meunier et Pascal, 1980 ; Thomas, 1983a). Pour Bayagbona (1969), les facteurs "température" et "reproduction" agissent simultanément chez les individus matures de *Pseudotolithus* spp. au niveau de la formation des marques saisonnières et produisent un effet cumulatif. La disponibilité fluctuante de la nourriture pourrait être une cause de formation d'annuli sur les otolithes (Thomas, 1983a). En fait, d'après Casselman (1974) : "Any condition which affects general body metabolism can be expected to be reflected in a change in protein metabolism. If this change results in a reduction in the amount of protein available for bone matrix production and appositional growth, with continued calcification of this possibly reduced matrix, then a check or translucent zone will be formed in calcified tissue."

PROBLEMES RENCONTRES

Il est parfois très difficile, voire impossible, d'observer des structures qui pourraient correspondre aux stries annuelles sur les otolithes des poissons tropicaux (Thompson et Munro, 1983a,b,c ; Ralston et Williams, 1989). Quelquefois, l'interprétation des marques existantes est complexe. On peut également rencontrer des exemples de formations pluriannuelles des zones hyalines (Thomas, 1983b). Les anneaux sont parfois dédoublés ou confus, ce qui accroît les difficultés d'interprétation. Loubens (1978) et Baillon (1991) mentionnent l'existence éventuelle d'un rythme de l'ordre du mois se traduisant par des groupes de fines lignes opaques resserrées. L'interprétation des marques annuelles se heurte quelquefois à des cas, assez rares, d'anneaux doubles, incomplets ou semi-opaques (Loubens, *op. cit.*). De "faux anneaux", d'apparence similaire aux marques annuelles, peuvent se rencontrer. Ils sont habituellement incomplets et irréguliers, d'un degré d'opacité plus faible et

ne sont pas présents sur toute la surface de l'otolithe. Des anomalies intervenant dans la succession des structures périodiques, tels que les "faux anneaux" ou les anneaux surnuméraires pourraient être, d'après Van Oosten (1957, cité dans Boet et Le Louarn, 1985), la traduction de stress divers dont les maladies et la présence de parasites. Il est en effet bien connu que l'activité pathogène de certains parasites affecte le taux de croissance de l'animal hôte (Bauer, 1961). Bien que de telles anomalies puissent apparaître en nombre élevé, elles possèdent des caractéristiques (discontinuité, dédoublement, espacement irrégulier, degré d'opacité plus faible) qui indiquent que leur formation ne correspond pas au cycle annuel normal de réduction ou d'arrêt de croissance (Casselmann, 1983 ; Fisher et Percy, 1983 ; Withell et Wankowski, 1988). Elles sont quelquefois responsables des très grandes difficultés d'interprétation des otolithes et générateurs de différences non négligeables de l'estimation de l'âge pour un même échantillon examiné plusieurs fois (Dahl, 1967 ; Deelder, 1973, 1981 ; Moriarty, 1983 ; cités dans Lecomte-Finiger, 1985).

LES METHODES DE VALIDATION

La méthode utilisant le comptage des anneaux saisonniers peut s'avérer très valable et fiable, même en milieu tropical, si leur chronologie d'apparition est établie avec précision. Il existe plusieurs procédures de validation des marques annuelles.

La méthode de l'**accroissement marginal** : cette technique consiste à examiner de façon qualitative et quantitative la marge des otolithes provenant d'échantillons récoltés à différentes périodes de l'année. Cette méthode est la plus utilisée et peut donner des résultats très satisfaisants (Gambell et Messtorff, 1964 ; Staples, 1971 ; Elder, 1976 ; Habib, 1977 ; Loubens, 1978 ; Kimura *et al.*, 1979 ; Johnson *et al.*, 1983 ; Thomas, 1983a ; Campana, 1984d ; Froglija et Giannetti, 1985 ; Hatanaka et Kawahara, 1985 ; Aguayo *et al.*, 1987 ; Solomon *et al.*, 1987 ; Beckman *et al.*, 1989 ; Collins *et al.*, 1989 ; Hanabuchi, 1989 ; Vianet *et al.*, 1989 ; Yabuki, 1989 ; Hayse, 1990 ; Manickchand-Heileman et Kenny, 1990 ; Murphy et Taylor, 1990 ; Nedreaas, 1990 ; Pen et Potter, 1990 ; *inter alia*). Cependant, elle nécessite un important effort de collecte et de grands échantillons incluant des poissons de tailles, de sexes et d'âges différents. Cette procédure s'applique généralement beaucoup plus facilement aux otolithes présentant un maximum de quatre anneaux. Au delà, l'observation et les mesures sur les otolithes entiers sont plus ambiguës. Il devient souvent nécessaire de travailler sur des sections des mêmes otolithes.

L'utilisation de **marques "naturelles" ou "induites"** : la méthode basée sur l'utilisation de marqueurs chimiques est la même dans ce cas que lors de la validation des accroissements journaliers (Beamish et Chilton, 1982 ; Beamish *et al.*, 1983a ; Leeman et Nagtegaal, 1987).

Une méthode, assez rarement employée sur les poissons marins (Beamish et Chilton, 1982) mais fréquemment pratiquée sur les poissons d'eaux douces, consiste à utiliser des **poissons d'âge connu**, marqués puis relâchés dans le milieu ou maintenus en captivité (Harris, 1985). L'emploi de cette technique se heurte à un certain nombre de problèmes : difficulté de recapture, croissance altérée par le marquage ou le confinement, etc... Williams et Bedford (1974) présentent une

procédure voisine de la précédente qui se base sur la reconnaissance et l'utilisation d'une zone inhabituelle formée lors d'une année particulière. Cette marque peut être utilisée comme référence pour les comptages ultérieurs.

L'utilisation des **accroissements journaliers** : le comptage des microzonations entre deux zones hyalines ou deux zones opaques consécutives (Miranda, 1981 ; Taubert et Tranquilli, 1982 ; Victor et Brothers, 1982 ; Hatanaka, 1985 ; Radtke *et al.*, 1985 ; Morales-nin, 1988) peut être une procédure efficace dans la mesure où la périodicité journalière de leur formation est validée avec soin. Cette méthode nécessite d'une part la possibilité d'un repérage précis des zones sur la lame mince d'otolithe à un fort grossissement et d'autre part, dans le cas d'individus âgés, il est souvent difficile de trouver une série continue d'accroissements couvrant la largeur d'une zone annuelle. De plus, cette technique est fastidieuse et longue.

La comparaison du nombre de zones sur des otolithes de poissons provenant de **classes d'âge consécutives** séparées grâce à l'analyse des fréquences de taille (James, 1984).

L'observation des otolithes d'une **classe d'âge dominante** chaque année pour déterminer le nombre de zones supplémentaires (James, 1984).

Les deux dernières méthodes nécessitent un effort d'échantillonnage important, qui n'est pas réalisable dans tous les cas. Enfin, une **vérification** peut être réalisée en utilisant les conclusions obtenues à l'aide d'une autre technique indépendante d'évaluation de l'âge. Il ne s'agit pas à proprement parler d'une validation, mais d'un contrôle permettant éventuellement de signaler des aberrations ou des discordances flagrantes entre les résultats.

AVANTAGES ET INCONVENIENTS DANS L'UTILISATION PRATIQUE DES MARQUES ANNUELLES

Le dénombrement des anneaux de croissance présente un certain nombre d'avantages et d'inconvénients. Même chez des espèces tropicales ou subtropicales, les anneaux peuvent être facilement discernables et la lecture elle-même nécessite peu de matériel (loupe binoculaire). Une préparation de l'otolithe (confection de lames minces) n'est pas toujours nécessaire, bien que préférable dans le cas des poissons âgés. La validation, en particulier la méthode de l'accroissement marginal peut être relativement aisée dans la mesure où elle ne nécessite pas la mise en oeuvre d'importants moyens techniques ; il se pose toujours cependant le problème de l'échantillonnage mensuel précédemment évoqué.

Moyennant un minimum d'entraînement, le comptage est rapide, ce qui est, en fait le but dans le cas d'un besoin de détermination de l'âge en routine.

En revanche, il est fréquent de rencontrer des "anomalies" qui gênent l'interprétation, telles que de faux anneaux, des anneaux doubles ou des anneaux surnuméraires. Gambell et Messtorf (1964) décrivent notamment en détail les différentes structures rencontrées sur les otolithes de *Merlangius merlangus* (Gadidae) en Mer du Nord qui peuvent gêner le dénombrement des marques annuelles (anneaux doubles, faux anneaux, premier anneau confus,...) et des explications sont tentées pour chacun des cas. Des modifications apparaissent généralement après la maturité

sexuelle (notamment un ressèment des anneaux), ce qui nécessiterait à la limite une autre validation. Le synchronisateur de la formation des anneaux n'est pas toujours connu de façon sûre ; la température et la reproduction sont le plus souvent évoquées mais les risques d'interférence entre ces deux facteurs peuvent causer des problèmes. Les otolithes des poissons âgés sont épais et les stries difficilement déchiffrables autour du noyau et à la périphérie, ce qui nécessite alors la confection de lames minces, longue et fastidieuse. Au fur et à mesure que le poisson grandit, le dépôt des zones hyalines ou opaques ne se fait pas forcément à la même période chaque année et la formation d'anneaux successifs ne représente pas obligatoirement des années complètes. L'utilisation, assez courante, du rétrocalcul pose le problème du phénomène de Lee (la longueur moyenne rétrocalculée pour un âge donné diminue lorsque l'âge des poissons de l'échantillon augmente) qui entraîne alors une surestimation de l'âge.

CONCLUSION

Cette revue permet de faire un point sur l'otolithométrie, d'émettre notamment un certain nombre de réserves et de critiques sur les méthodes employées et par conséquent de recommander une certaine prudence lors de l'interprétation des résultats. Parce qu'elles sont fondamentales dans la compréhension de la biologie des poissons et la dynamique des populations, il est essentiel que les estimations de l'âge soient établies avec soin. Toute étude de détermination de l'âge basée sur le comptage des microzonations ou des anneaux doit donc inclure une procédure permettant la validation de la chronologie de la formation de ces structures. Cependant, les méthodes de validation, indispensables, sont essentiellement mises en oeuvre pour les larves ou les juvéniles et rarement pour les adultes en ce qui concerne les microzonations. Une étude sérieuse de détermination de l'âge des poissons utilisant la lecture des otolithes (ou tout autre procédé) nécessite une validation de la méthode employée à chaque fois que celle-ci s'applique à une nouvelle espèce, une nouvelle population ou un nouveau stock. De plus, si une démarche s'avère valable dans le cas de larves ou de jeunes individus, il est incorrect de considérer qu'elle est également applicable pour les poissons plus âgés. La validation doit en théorie concerner toutes les classes d'âge d'une population. Pour les poissons âgés, les techniques les plus fiables sont le marquage/recapture ou l'utilisation des poissons d'âge connu.

Les estimations de l'âge sont de façon générale difficiles à obtenir et ne sont pas sans équivoque. Le dénombrement des marques de croissance sur les otolithes est rarement sans ambiguïté. La lecture des otolithes suppose un certain entraînement et doit être effectuée avec un esprit critique, tenant compte du fait qu'en dehors des erreurs d'interprétation restent les incertitudes liées à l'observateur. L'influence des facteurs de l'environnement a largement été étudiée. Cependant, les résultats, valables pour une espèce particulière, à un âge donné, dans des conditions fixées, ne peuvent en aucun cas être généralisés. De plus, les expériences concernent un nombre réduit d'espèces, généralement étudiées en captivité.

La présence de stries très étroites observées sur les otolithes d'un bon nombre d'espèces et les problèmes méthodologiques rencontrés remettent en cause l'utilisation des accroissements supposés journaliers pour la détermination de l'âge des poissons adultes, ceci lorsque l'on se base uniquement sur la microscopie optique. L'évidence de l'utilité du microscope électronique à balayage est clairement ressentie.

En règle générale, les accroissements journaliers ne semblent pas être l'outil idéal pour la détermination de l'âge des poissons âgés et des espèces vivant dans un environnement peu stable (succession des stries fréquemment interrompue). En revanche, elles peuvent être d'une grande utilité dans les études concernant la vie larvaire, le déterminisme du recrutement, l'écologie, etc...

Dans la mesure où les marques saisonnières sont nettement visibles sur les otolithes d'une espèce, interprétables sans ambiguïté, et leur périodicité validée avec soin, leur dénombrement reste une manière simple et efficace de l'estimation de l'âge des poissons même en milieu tropical. L'observation des otolithes de nombreuses espèces a permis la distinction de certaines marques de périodicité inconnue superposées aux anneaux saisonniers. La détermination de leur rythme de dépôt pourrait apporter des améliorations à l'interprétation des structures annulaires et des connaissances supplémentaires sur la biologie des espèces. Des études plus précises du parasitisme et de son influence sur la croissance et sur la structure des otolithes pourraient être entreprises afin de détecter d'éventuelles sources d'erreurs dans l'interprétation des marques visibles et expliciter des anomalies de la croissance. Les techniques de l'otolithométrie devront progresser si l'on souhaite les utiliser pour déterminer l'âge en routine sur un grand nombre d'espèces. L'utilisation du microscope électronique à balayage devient pratiquement indispensable. L'automatisation des comptages grâce à l'analyse d'images est prometteuse. Cependant, la préparation des lames minces restera longue, délicate et couteuse. Pourquoi ne pas imaginer, dans un avenir plus ou moins lointain, une application miniaturisée des outils médicaux, tels par exemple une sorte de "scanner" qui permettrait, à partir du volume total de l'otolithe, de travailler à volonté à l'écran sur tel ou tel plan de coupe? L'utilisation des radio-isotopes ou de la microscopie acoustique mériterait également un développement. Ces techniques de pointe ne devront cependant pas faire abstraction de la biologie de l'espèce, de son mode de vie, ainsi que des difficultés d'interprétation de certaines structures qu'un cerveau artificiel ne pourra résoudre seul. De plus, la validation de la périodicité des marques observées ne devra en aucun cas être escamotée et risquera alors toujours de ralentir l'étude entreprise pour la détermination de l'âge d'une espèce.

REFERENCES

- AGUAYO M. H., GILI R. V., ERBS V. G., 1987. Estudio de edad y crecimiento en sardina (*Sardinops sagax*) del norte de Chile. *Investigacion Pesquera* (Chile), 34 : 85-98.

- BAILLON N., 1991. Otolithométrie en milieu tropical. Application à trois espèces de poissons du lagon de Nouvelle-Calédonie. *Etudes et Thèses, ORSTOM* : 290 p.
- BAILLON N., KULBICKI M., 1989. Aging of adult tropical reef fish by otoliths : a comparison of three methods on *Diagramma pictum*. In : *Proceedings of the sixth International Coral Reef Symposium (8th-12th august 1988), Townsville, Australia*, J.A. Choat, D.J. Barnes, M.A. Borowitzka, J.C. Coll, P.J. Davies, P. Flood, B.G. Hatcher, D. Hopley, P.A. Hutchings, D. Kinsey, G.R. Orme, M. Pichon, P.F. Sale, P.W. Sammarco, C.C. Wallace, C.R. Wilkinson, E. Wolanski et O. Bellwood (Eds.), 2 : 341-346.
- BARKMAN R.C., 1978. The use of otolith growth rings to age young atlantic silversides, *Menidia menidia*. *Transactions of the American Fisheries Society*, 107(6) : 790-792.
- BARKMAN R. C., BENGTON D. A., BECK A. D., 1981. Daily growth of the juvenile fish (*Menidia menidia*) in the natural habitat compared with juveniles reared in laboratory. *Rapports et Procès Verbaux des Réunions du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer* : 324-326.
- BAUER O. N., 1961. Relationships between host fishes and their parasites. In : *Parasitology of Fishes*, V.A. Dogiel, G.K. Petrushevski and Yu. I. Polyanski (Eds.), Oliver et Boyd : 384 p.
- BAYAGBONA E. O., 1969. Age determination and the Bertalanffy growth parameters of *Pseudolithus typus* and *P. senegalensis* using the "burnt otolith technique". In : *Proceedings of the Symposium on the Oceanography and Fisheries Resources of the Tropical Atlantic, Abidjan, UNESCO/FAO* : 349-359.
- BEAMISH R. J., CHILTON D. E., 1982. Preliminary evaluation of a method to determine the age of sablefish (*Anoplopoma fimbria*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39 : 277-287.
- BEAMISH J. R., MCFARLANE G. A., 1983. The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. *Transactions of the American Fisheries Society*, 112 (6) : 735-743.
- BEAMISH J. R., MCFARLANE G. A., CHILTON D. E., 1983a. Use of oxytetracycline and other methods to validate a method of age determination for sablefish. In : *Proceedings of the International Sablefish Symposium. Alaska Sea Grant Report*, 83(3) : 95-116.
- BEAMISH R. J., MCFARLANE G. A., SCARSBROOK R., CHILTON D., BARBER I., BEST K., CASS A., SHAW W., 1983b. A summary of sablefish tagging and biological studies conducted during 1980 and 1981 by the Pacific Biological Station. *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1732 : 136 p.

- BECKMAN D. W., WILSON C. A., STANLEY A. L., 1989. Age and growth of red drum, *Sciaenops ocellatus*, from offshore waters of the northern gulf of Mexico. *Fishery Bulletin U.S.*, 87 : 17-28.
- BERGHAHN R., KARAKIRI M., 1990. Experimental induction of biological tags in otoliths of 0-group plaice *Pleuronectes platessa* by starvation, temperature, and UV-B radiation. *Marine Ecology Progress Series*, 67 : 227-233.
- BOET P., LE LOUARN H., 1985. La croissance du poisson. Techniques d'étude. In : *Gestion piscicole des lacs et retenues artificielles*, D. Gerdeaux et R. Billard (Eds.), INRA, Paris : 125-142.
- BOEHLERT G. W., YOKLAVICH M. Y., 1984. Variability in age estimates in *sebastes* as a function of methodology, different readers and different laboratories. *California Fish and Game*.
- BROTHERS E. B., 1981. What can otolith microstructure tell us about daily and subdaily events in the early life history of fish. *Rapports et Procés Verbaux des Réunions du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 178 : 393-394.
- BROTHERS E. B., MCFARLAND W.N., 1981. Correlations between otolith microstructure, growth and life history in newly recruited french grunts [*Haemulon flavolineatum* (Desmarest), Haemulidae]. *Rapports et Procés verbaux des Réunions du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 178 : 369-374.
- BROTHERS E. B., THRESHER R. E., 1985. Pelagic duration, dispersal, and the distribution of Indo-Pacific coral-reef fishes. In : *The ecology of coral reefs*, M. L. Reaka (Ed.), National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) Symposia Series, Undersea Research : 53-69.
- BROTHERS E. B., MATHEWS C. P., 1987. Application of otolith microstructural studies to age determination of some commercially valuable fish of the Arabian gulf. *Kuwait Bulletin of Marine Science*, 9 : 127-177.
- BROTHERS E. B., MATHEWS C. P., LASKER R., 1976. Daily growth increments on otoliths from larval and adult fishes. *Fishery Bulletin U.S.*, 74 (1) : 1-8.
- BROTHERS E. B., PRINCE E. D., LEE D. W., 1983. Age and growth of young of the year bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, from otolith microstructure. In : *Proceeding of the International Workshop on Age Determination of Oceanic Pelagic Fishes : Tunas, Billfishes, and Sharks*, E. D. Prince and L. M. Pulos (Eds.), National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) Technical Report, NMFS 8 : 49-59.

- BROUARD F., GRANDPERRIN R., KULBICKI M., RIVATON J., 1983. Note sur les lectures de stries journalières observées sur les otolithes de poissons démersaux profonds à Vanuatu. *Notes et Documents d'Océanographie*, ORSTOM, Port-Vila, 8 : 8 p.
- CAILLART B., 1988. Etude d'une pêche artisanale de l'archipel des Tuamotu (Polynésie française). Biologie, éthologie et dynamique des populations d'une espèce caractéristique : *Naso brevirostris* (Poisson Acanthuridae). *Notes et documents d'Océanographie*, ORSTOM, Tahiti, 38 : 235 p.
- CAILLART B., MORIZE E., 1989. Etude du rythme de dépôt des microstries sur les otolithes d'un Serranidé tropical, *Epinephelus microdon* (Bleeker) à l'aide d'un marqueur fluorescent : l'oxytétracycline. *Aquatic Living Resources*, 2(4) : 255-261.
- CAMPANA S. E., 1983a. Feeding periodicity and the production of daily growth increments in otoliths of steelhead trout (*Salmo gairdneri*) and starry flounder (*Platichthys stellatus*). *Canadian Journal of Zoology*, 61 : 1591-1597.
- CAMPANA S. E., 1983b. Calcium deposition and otolith check formation during periods of stress in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 75A(2) : 215-220.
- CAMPANA S. E., 1984a. Lunar cycles of otolith growth in the juvenile starry flounder, *Platichthys stellatus*. *Marine Biology*, 80 : 239-246.
- CAMPANA S. E., 1984b. Microstructural growth patterns in the otoliths of larval and juvenile starry flounder, *Platichthys stellatus*. *Canadian Journal of Zoology*, 62 : 1507-1512.
- CAMPANA S. E., 1984c. Interactive effects of age and environmental modifiers on the production of daily growth increments of plainfin midshipman, *Porichthys notatus*. *Fishery Bulletin U.S.*, 2(1) : 165-176.
- CAMPANA S. E., 1984d. Comparison of age determination methods for the starry flounder. *Transactions of the American Fisheries Society*, 113 : 365-369.
- CAMPANA S. E., NEILSON J. D., 1982. Daily growth increments in otoliths of starry flounder (*Platichthys stellatus*) and the influence of some environmental variables in their production. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39 : 937-942.
- CAMPANA S. E., NEILSON J. D., 1985. Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42 : 1014 - 1032.

- CAMPANA S. E., HURLEY P. C. F., 1989. An age and temperature mediated growth model for cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) larvae in the Gulfe of Maine. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46 : 603-613.
- CAMPANA S. E., GAGNE J. A., MUNRO J., 1987. Otolith microstructure of larval herring (*Clupea harengus*) : image or reality ? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44 : 1922-1929.
- CASSELMAN J. M., 1974. Analysis of hard tissue of pike *Esox lucius* L. with special reference to age and growth. In : *Ageing of fish*, T.B. Bagenal (Ed.), Unwin Brothers, London : 13-27.
- CASSELMAN J. M., 1983. Age and growth of fish from their calcified structures. Techniques and tools. In : *Proceedings of the International Workshop on Age Determination of oceanic pelagic fishes : Tunas, billfishes, and sharks*, E.D. Prince and L.M. Pulos (Eds.), NOAA Tech. Rep. NMFS, 8 : 1-17.
- CHEVEY P., 1933. The method of reading scale of the fish of the intertropical zone. *Pacific Sciences Congress Proceedings*, 5 : 3817-3829.
- CHILTON D. E., BEAMISH R. J., 1982. Age determination methods for fishes studied by the Groundfish Program at the Pacific Biological Station. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60 : 102 p.
- CHRISTENSEN J. M., 1964. Burning of otoliths, a technique for age determination of soles and other fish. *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 29(11) : 73-81.
- CHUGUNOVA N. I., 1959. *Age and growth studies in fish*. Academy of Sciences of the U.R.S.S., Department of Biological Sciences, Board of Ichthyology, A.N. Severtsov Institute of Animal Morphology : 132 p. Document non consulté.
- COLLINS M. R., SCHMIDT D. J., WALTZ C. W., PICKNEY J. L., 1989. Age and growth of king mackerel, *Scomberomorus cavalla*, from the atlantic coast of the united states. *Fishery Bulletin U.S.*, 87 : 49-61.
- CONAND F., 1987. Biologie et écologie des poissons pélagiques du lagon de Nouvelle-Calédonie utilisables comme apât thonier. *Etudes et Thèses*, ORSTOM : 239 p.
- CUNNINGHAM M. A., 1905. Zones of growth in the skeletal structures of Gadidae and Pleuronectidae. *Fish. Board Scotl., Ann. Rep.*, 23 : 125-140.
- DAGET J., LE GUEN J. C., 1975. Les critères d'âge chez les poissons. In : *Problèmes d'écologie. La démographie des populations de Vertébrés*, M. Lamotte et F. Bourlière (Eds.), MASSON et C^{ie} : 253-289.

- DAHL J., 1967. Some recent observations on the age and growth of eels. *Proc. Br. Coarse Fish. Conf.*, 3 : 48-52.
- DAVIS R. D., STORCK T. W., MILLER S. J., 1985. Daily growth increments in the otoliths of young-of-the-year gizzard shad. *Transactions of the American Fisheries Society*, 114 : 304-306.
- DEE A. J., RADTKE R. L., 1989. Age and growth of the brick soldierfish, *Myripristis amaena*. *Coral Reefs*, 8 : 79-85.
- DEEGAN L. A., THOMPSON B. A., 1987. Growth rate and life history events of young-of-the-year gulf menhaden as determined from otoliths. *Transactions of the American Fisheries Society*, 116 : 663-667.
- DEELDER C. L., 1973. Exposé synoptique des données biologiques sur l'anguille *Anguilla anguilla* L. 1758. *Synop. F.A.O. Pêches*, 80 : 80 p.
- DEELDER C. L., 1981. On the age and growth of cultured eels (*Anguilla anguilla*). *Aquaculture*, 26 (1-2) : 89-127.
- DEMENT'EVA F. F., MANKEVITCH E. N., 1966. Fluctuations in the growth of cod in the barentz sea according to the environment. *Trudy Vses. Nauchno-issled. Inst. Morsk. Ryb. Khoz ; Okeanogr.*, 60 : 247-256.
- DUTT S., 1969. Studies on age and growth of the catfish *Osteogneiosus miliaris* (Linn.). *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 33(1) : 109-110.
- EASTMAN KODAK Co., 1980. Photography through the microscope. *Eastman Kodak Co.*, Rochester, N.Y. : 96 p.
- ECKMANN R. ET REY P., 1987. Daily increments on the otoliths of larval and juvenile *Coregonus spp.*, and their modification by environmental factors. *Hydrobiologia*, 148 : 137-143.
- ELDER R. D., 1976. Studies on age and growth, reproduction, and population dynamics of red gurnard, *Chelidonichthys kumu* (Lesson and Garnot), in the Hauraki Gulf, New-Zealand. *Fisheries Research Bulletin*, 12 : 80 p.
- FAGADE S. O., 1974. Age determination in *Tilapia melanotheron* (Ruppell) in the Lagos Lagoon, Lagos, Nigeria, with a discussion of the environmental and physiological basis of growth markings in the tropics. In : *Ageing of fish*, T.B. Bagenal (Ed.), Unwin Brothers, London : 71-77.

- FISHER J. P., PEARCY W. G., 1983. Reproduction, growth and feeding of the mesopelagic fish *Tactostoma macropus* (Melanostomiidae). *Marine Biology*, 74 : 257-267.
- FOWLER A. J., 1989. Description, interpretation and use of the microstructure of otoliths from juvenile butterflyfishes (family Chaetodontidae). *Marine Biology*, 102 : 167-181.
- FROGLIA C., GIANNETTI G. F., 1985. Remarks on rings formation in otoliths of *Solea vulgaris* and other flatfishes from the adriatic sea. *FAO Fisheries Report*, 345 : 121-122.
- GAMBELL R., MESSTORFF J., 1964. Age determination in the whiting (*Merlangius merlangus*) by means of the otoliths. *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 28(3) : 393-404.
- GAUT V. C. , MUNRO J. L., 1983. The biology, ecology and bionomics of the Grunts, Pomadasyidae. In : *Caribbean Coral Reef Fishery Resources*, J. L. Munro (Ed.). ICLARM Studies and Reviews, 7 : 110-141.
- GEFFEN A. J., 1986. The growth of herring larvae, *Clupea harengus* L., in the Clyde : an assessment of the suitability of otolith ageing methods. *Journal of Fish Biology*, 28 : 279-288.
- GEFFEN A. J., 1987. Methods of validating daily increment deposition in otoliths of larval fish. In : *The age and growth of fish*, R.C. Summerfelt and G.E. Hall (Eds.), The Iowa State University Press, Iowa : .. p.
- GJØSAETER H., 1987. Primary growth increments in otoliths of six tropical Myctophid species. *Biological Oceanography*, 4(4) : 359-382.
- GJØSAETER J., DAYARATNE P., BERGSTAD O. A., GJØSAETER H., SOUSA M. I., BECK I. M. 1984. Ageing tropical fish by growth rings in the otoliths. *Food and Agricultural Organization of the United Nations (FAO) Fisheries Circular*, 776 : 54 p.
- HABIB G., 1977. Age and growth of the pufferfish *Uranostoma richiei* (Plectognathi : Lagocephalidae) from Lyttelton harbour. *New-Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 11(4) : 755-766.
- HANABUCHI S., 1989. Age and growth of cutlassfish, *Trichiurus lepturus* in the Tsushima waters. *Bulletin of the Sekai Regional Fisheries Research Laboratory*, 67 : 37-57.
- HARRIS J. H., 1985. Age of australian bass, *Macquaria novemaculata* (Perciformes : Percichthyidae), in the Sydney basin. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 36 : 235-246.

- HATANAKA H., 1985. A brief review of age and growth studies on japanese jack mackerel (*Trachurus japonicus*). *Collection of Scientific Papers, International Commission for the South East Atlantic Fisheries (ICSEAF)*, 12(1) : 83-86.
- HATANAKA H., KAWAHARA S., 1985. Otolith ring formation in cape horse mackerel off Namibia. *Collection of Scientific Papers, International Commission for the South East Atlantic Fisheries (ICSEAF)*, 12(1) : 87-94.
- HAYSE J. W., 1990. Feedings habits, age, growth, and reproduction of atlanticspadefish *Chaetodipterus faber* (Pisces : Ephippidae) in South Carolina. *Fishery Bulletin, U.S.*, 88 : 67-83.
- HICKLING C. F., 1931. The structure of the otolith of the hake. *Quarterly Journal of Microscopic Sciences*, 74 : 547-563.
- HICKLING C. F., 1933. The natural history of the hake. Part IV - Age determination and the growth rate. *Fisheries Investigation*, 2, 13, 2 : 120 p.
- HEDERSTRÖM, H., 1759. Rön am Fiskars Alder. Hanal. Kungl. Vetenskapsakademien (Stockolm), 20 : 222-229. Republié dans Rep. Inst. Freswat. Res. Drottningholm, 40 : 161-164 (1959) as observations on the age of fishes.
- HOLT S. J., 1959. Water temperature and cod growth rate. *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 24(3) : 374-376.
- HOLT S. J., 1960. Water temperature and cod growth rate. *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 25(2) : 225-227.
- HURLEY G. V., ODENSE P. H., O'DOR R. K., DAWE E. G., 1984. Strontium labelling for verifying daily growth increments in the statolith of the short-finned squid (*Illex illecebrosus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42 : 380-383.
- JAMES G. D., 1984. Trevally, *Caranx georgianus* Cuvier : age determination, population biology, and the fishery. *Fisheries Research Bulletin*, 25 : 52 p.
- JENKINS G. P., 1987. Age and growth of co-occurring larvae of two flounder species, *Rhombosolea tapirina* and *Ammotretis rostratus*. *Marine Biology*, 95 : 157-166.
- JOHNSON A. G., FABLE W. A., WILLIAMS M. L., BARGER L. E., 1983. Age, growth, and mortality of king mackerel, *Scomberomorus cavalla*, from the southeastern united states. *Fishery Bulletin*, 81(1) : 97-106.
- JONES C., 1986. Determining age of larval fish with the otolith increment technique. *Fishery Bulletin U.S.*, 84(1) : 91-104.

- JONES C., BROTHERS E. B., 1987. Validation of the otolith increment aging technique for striped bass, *Morone saxatilis*, larvae reared under suboptimal feeding conditions. *Fishery Bulletin U.S.*, 85(2) : 171-178.
- KHALDINOVA N. A., 1966. Fluctuations in the growth of haddock in the Barentz sea with the food supply. *Trudy Vses. Nauchno-issled. Inst. Morsk ryb. Khorz. Okeanogr.*, 60 : 257-270.
- KIMURA M., SAKAGAWA G. T., 1972. Observations on scale patterns and growth of the pacific sardine reared in the laboratory. *Fishery Bulletin*, Wash., 70(3) : 1043-1052.
- KIMURA D. K., MANDAPAT R. R., OXFORD S. L., 1979. Method, validity and variability in the age determination of yellowtail rockfish (*Sebastes flavidus*), using otoliths. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 36 : 377-383.
- KINGSFORD M. J., MILICICH M. J., 1987. Presettlement phase of *Parika scaber* (Pisces : Monacanthidae) : a temperate reef fish. *Marine Ecology Progress Series*, 36 : 65-79.
- LAROCHE J. L., RICHARDSON S. L., ROSENBERG A. A., 1982. Age and growth of a Pleuronectid, *Parophrys vetulus*, during the pelagic larval period in Oregon coastal waters. *Fishery Research Bulletin U.S.*, 80 : 93-104.
- LEEMAN B. M. ET NAGTEGAAL D. A., 1987. Age validation and revised natural mortality rate for yellowtail rockfish. *Transactions of the American Fisheries Society*, 116(2) : 171-175.
- LECOMTE-FINIGER R., 1985. L'âge de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L., 1758) : état actuel des connaissances et recherches nouvelles en Méditerranée. *Z. Angew. Ichthyol.*, 4 : 178-192.
- LECOMTE-FINIGER R., YAHYAOUÏ A., 1989. La microstructure de l'otolithe au service de la connaissance de l'anguille européenne, *Anguilla anguilla*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, t. 308, série III : 1-7.
- LE GUEN J. C., 1971. Dynamique des populations de *Pseudotolithus* (*Foniculus*) *elongatus* (BOWD. 1825) poissons - Sciaenidae. *Cahiers ORSTOM, Série Océanographie*, 9(1) : 84 p.
- LE GUEN J. C., 1976. Utilisation des otolithes pour la lecture de l'âge de Scianidés intertropicaux : marques saisonnières et journalières. *Cahiers ORSTOM, Série Océanographie*, 14(4) : 331-338.
- LIEW P. K. L., 1974. Age determination of American eels based on the structure of their otoliths. In : *Ageing of Fish*, T.B. Bagenal (Ed.), Unwin Brothers, London : 124-136.

- LIPSKAYA N. Y. A., 1985. On some peculiarities of the growth of fish off the western coasts of Africa. *Int. Symp. Upw. W. Afr., Inst. Inv. Pesq., Barcelona 1985*, II : 683-689.
- LOUBENS G., 1978. Biologie de quelques espèces de poissons du lagon néo-calédonien. I - Détermination de l'âge (otolithométrie). *Cahiers ORSTOM, Série Océanographie*, 16 (3-4) : 263-283.
- MANICKHAND-DASS S., 1987. Reproduction, age and growth of the lane snapper, *Lutjanus synagris* (Linnaeus), in Trinidad, West Indies. *Bulletin of marine Science*, 40(1) : 22-28.
- MANICKCHAND-HEILEMAN S. C., KENNY J. S., 1990. Reproduction, age, and growth of the whitemouth croaker *Micropogonias furnieri* (Desmarest 1823) in Trinidad waters. *Fishery Bulletin, U.S.*, 88 : 523-529.
- MANOOCH C. S. III, 1982. Aging reef fishes in the Southeast Fisheries Center. In : *The biological bases for reef fishery management*. Proceedings of a workshop held Oct.7-10, 1980 at St Thomas, Virgin Islands of the U.S.- U.S. National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), G. R. Huntsman, W. R. Nicholson and W. W. Jr. Fox (Eds.). National Oceanic and Atmospheric Administration Technical Memorandum, 80 : 216 p.
- MANOOCH C. S. III., HAIMOVICI M., 1978. Age and growth of the gag, *Mycteroperca microlepis*, and size-age composition of the recreational catch off the southeastern United States. *Transactions of the American Fisheries Society*, 107 : 234-240.
- MANOOCH C. S. III., HUNTSMAN G. R., 1977. Age, growth and mortality of the red porgy, *Pagrus pagrus*. *Transactions of the American Fisheries Society*, 106 : 26-33.
- MARSHALL S. L., PARKER S. S., 1982. Pattern identification in the microstructure of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39 : 542-547.
- McFARLANE G. A., BEAMISH R. J., 1986. Selection of dosages of oxytetracycline for age validation studies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44 : 905-909.
- METHOT R. D. JR, 1981. Spatial covariation of daily growth rates of larval northern anchovy, *Engraulis mordax*, and northern lampfish, *Stenobranchius leucopsarus*. *Rapports et Procès Verbaux des Reunions du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 178 : 424-431.
- MEUNIER F. J., 1972. Marquages simples et multiples du tissu osseux de quelques Téléostéens par des substances fluorescentes. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 275 (ser.D) : 1685-1688.

- MEUNIER F. J., BOIVIN G., 1974. Divers aspects de la fixation du chlorhydrate de tétracycline sur les tissus squelettiques de quelques Téléostéens. *Bulletin de la Société Zoologique Française*, 99 : 495-504.
- MEUNIER F. J., BOIVIN G., 1978. Action de la fluorescéine, de l'alizarine, du bleu de calcéine et de diverses doses de tétracycline sur la croissance de la truite et de la carpe. *Annales de Biologie Animale, Biochimie et Biophysique*, 18(6) : 1293-1308.
- MEUNIER F. J., PASCAL M., 1980. Quelques données comparatives sur la croissance périodique des tissus squelettiques chez les Ostéichthyens. *Bulletin de la Société Zoologique Française*, 105(2) : 337-342.
- MEUNIER F. J., PASCAL M., LOUBENS G., 1979. Comparaison de méthodes squelettechronologiques et considérations fonctionnelles sur le tissu accellulaire d'un Ostéichthyen du lagon néo-calédonien *Lethrinus nebulosus* (Forsk., 1775). *Aquaculture*, 17 : 137-157.
- MILLER S. J., T. STORCK, 1984. Temporal spawning distribution of largemouth bass and young-of-the-year growth from daily otolith rings. *Transactions of the American Fisheries Society*, 113 : 571-578.
- MIRANDA O. B., 1981. Daily lines of growth as components of the spawning bands in a tropical fish (*Saprisoma aurofrenatum*) (Cuvier and Valenciennes, 1839). *Rev. Biol. Mar. Inst. Oceanol. Univ. Valparaiso*, 17(2) : 253-265.
- MIRANDA-BRANT O. B., 1978. Patronos de lineas de crecimiento en organismos tropicales. *PhD Thesis, Department of Marine Sciences, University of Puerto Rico, Mayaguez* : 214 p.
- MORALES-NIN B., 1987. Ultrastructure of the organic and inorganic constituents of the otoliths of the sea bass. In : *Age and growth of fish*, R. C. Summerfelt and G. E. Hall (Eds.), Iowa State University Press, Ames, Iowa : 331-343.
- MORALES-NIN B., 1988. Caution in the use of daily increments for ageing tropical fishes. *Fishbyte*, 6(2) : 5-6.
- MORALES-NIN B., RALSTON S., 1990. Age and growth of *Lutjanus kasmira* (Forsk.) in hawaïan waters. *Journal of Fish Biology*, 36 : 191-203.
- MORIARTY C., 1983. Age determination and growth rate of eels *Anguilla anguilla*. *Journal of Fish Biology*, 23 : 257-264.
- MUGIYA Y., MURAMATSU J., 1982. Time-marking methods for scanning electron microscopy in goldfish otoliths. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 48(9) : 1225-1232.

- MURPHY M. D., TAYLOR R. G., 1990. Reproduction, growth, and mortality of red drum *Sciaenops ocellatus* in Florida waters. *Fishery bulletin, U.S.*, 88 : 531-542.
- NEILSON J. D., 1984. Formation of otolith growth increments and their potential for assessing the early life history of chinook salmon (*Onchorhynchus tshawytscha*). *PhD Thesis, Simon fraser University, Vancouver, B.C.* : 145 p.
- NEDREAAS K., 1990. Age determination of northeast atlantic *Sebastes* species. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 47 : 208-230.
- NEILSON J. D., GEEN G. L., 1982. Otoliths of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) : daily growth increments and factors influencing their production. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39 : 1340-1347.
- NEILSON J. D., GEEN G. H., 1985. Effects of feeding regimes and diel temperature cycles on otolith increment formation in juvenile chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. *Fishery Bulletin U.S.*, 83(1) : 91-101.
- NEILSON J. D., GEEN G. H., CHAN B., 1985. Variability in dimensions of salmonid otoliths nuclei : implications for stock identification and microstructure interpretation. *Fishery Bulletin U.S.*, 83(1) : 81-89.
- NORTH A. W., 1988. Age of antarctic fish : validation of the timing of annuli formation in otoliths and scales. *Cybium*, 12(2) : 107-114.
- ODENSE P. H., LOGAN V. H., 1974. Marking atlantic salmon (*Salmo salar*) with oxytetracycline. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 31(3) : 348-350.
- OHAMA H., 1990. Age determination of japanese smelt with daily otolith increments. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 56(7) : 1053-1057.
- OOESTEN J. VAN, 1957. The skin and scales. In : *The physiology of fishes*, M.E. Brown (Ed.), Academic Press Inc., New-York, Vol. 1, Metabolism : 207-244.
- PALOHEIMO J. E., DICKIE L. M., 1966. Food and growth of fishes. 3 - Relation among food, body size and growth efficiency. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 23(8) : 1209-1248.
- PANNELLA G., 1971. Fish otoliths : daily growth layers and periodical patterns. *Science*, 173 : 1124-1126.
- PANNELLA G., 1974. Otolith growth patterns : an aid in age determination in temperate and tropical fishes. In : *Ageing of fish*, T.B. Bagenal (Ed.), Unwin Brothers, London : 28-39.

- PANNELLA G., 1980. Growth patterns in fish sagittae. In : *Skeletal growth of aquatic organisms : biological records of environmental change (topics in geobiology series, vol. 1)*, D. C. Rhoads and R. A. Lutz (Eds.), Plenum Publ., New-York : 519-556.
- PEN L. J. , POTTER I. C., 1990. Biology of the nightfish, *Bostockia porosa* Castelnau, in a south-western australian river. *Australian Journal of Marine and Freshwater Ressources*, 41 : 627-645.
- PITCHER C. R., 1987. Validation and application of otolith ageing techniques to some problems in the ecology of coral reef fishes. *Thesis, School of Environmental Studies, Griffith University, Australie* : 200 p.
- PITCHER C. R., 1988. Validation of a technique for reconstructing daily patterns in the recruitment of coral reef damselfish. *Coral Reefs*, 7 : 105-111.
- POINSARD F., TROADEC J. P., 1966. Détermination de l'âge par la lecture des otolithes chez deux espèces de Scianidés ouest-africain (*Pseudotolithus senegalensis* C.V. et *Pseudotolithus typus* Blkr.). *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 30(3) : 291-307.
- RADTKE R. L., 1985. Caractéristiques de l'histoire naturelle du Pomacentridae hawaïen, *Abudefduf abdominalis*, définies à partir de ses otolithes. *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti*, 5 : 397-401.
- RADTKE R.L., 1987. Age and growth information available from the otoliths of the hawaiian snapper, *Pristipomoides filamentosus*. *Coral Reefs*, 6 : 19-25.
- RADTKE R. L., 1989. Larval fish age, growth, and body shrinkage : information available from otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46 : 1884-1894.
- RADTKE R. L., HOURIGAN T. F., 1990. - Age and growth of the antarctic fish *Nototheniops nudifrons*. *Fishery Bulletin, U.S.*, 88 : 557-571.
- RADTKE R. L., SCHERER M. D., 1982. Daily growth of winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) larvae in the Plymouth harbor estuary. *Fifth Annual Larvae Fish Conference, La. Coop. Fish. Res. Unit* : 1-5.
- RADTKE R. L., FINE M. L., BELL J., 1985. Somatic and otolith growth in the oyster toadfish (*Opsanus tau* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 90 : 259-275.
- RADTKE R. L., TARGETT T. E., KELLERMAN A., BELL J. L., HILL K. T., 1989. Antarctic fish growth : profile of *Trematomus newnesi*. *Marine Ecology Progress Series*, 57 : 103-117.

- RALSTON S., 1976. Age determination of a tropical reef butterflyfish utilizing daily growth rings on otoliths. *Fishery Bulletin U.S.*, 81(3) : 523-535.
- RALSTON S., MIYAMOTO G. T., 1981. Estimation of the age of a tropical reef fish using the density of daily growth increments. *Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium*, 1 : 83-88.
- RALSTON S., MIYAMOTO G. T., 1983. Analysing the width of daily otolith increments to age the hawaiian snapper, *Pristipomoides filamentosus*. *Fishery Bulletin U.S.*, 81(3) : 523-535.
- RALSTON S., WILLIAMS H. A., 1988. Age and growth of *Lutjanus kasmira*, *Lethrinus rubrioperculatus*, *Acanthurus lineatus*, and *Ctenochaetus striatus*, from American Samoa. *Southwest Fisheries Center Administrative Report*, H-88-18 : 11 p.
- RALSTON S., WILLIAMS H. A., 1989. Numerical integration of daily growth increments : an efficient means of ageing tropical fishes for stock assessment. *Fishery Bulletin U.S.*, 87 : 1-16.
- REIBISH J., 1899. Über die einzahl bei *Pleuronectes platessa* und die Alterbestimmung dieser Form aus den Otolithen. *Wiss. Meeresunt.*, 4 : 233-248.
- RESHETNIKOV Y. S., CLARO R. M., 1976. Time of formation of the annual ring in the Lutjanidae. *Gidrobiol. Zh.*, 12(3) : 30-35.
- ROLLEFSEN G., 1933. The otoliths of cod. Preliminary Report. *Fiskdir. Skr. Ser. Havunderog.*, 4(3) : 14 p.
- ROLLEFSEN G., 1935. The spawning zone in cod otoliths and prognosis of stock. *Fiskdir. Skv. Ser. Havundersog.*, 4(11) : 10 p.
- ROSENBERG A. A., HAUGEN A. S., 1982. Individual growth and size-selective mortality of the larval turbot (*Scophthalmus maximus*) reared in enclosures. *Marine Biology*, 72 : 73-77.
- SAETERSDAL G., S., 1953. The haddock in norwegian waters. II - Methods in age and growth investigations. *Rep. Norweg. Fish. Invest.*, 10(4) : 1-46.
- SAINSBURY K. J., WHITELAW A. W., 1984. Biology of Peron's threadfin bream, *Nemipterus peronii* (Valenciennes), from the north west shelf of Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 35 : 167-185.
- SOLOMON G., SANO M., SHIMUZU M., NOSE Y., 1987. Age and growth of the Pleuronectid flounder *Limanda yokohamae* in Tokyo bay, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53(5) : 711-716.

- STAPLES D. J., 1971. Methods of ageing red gurnard (Teleostei : Triglidae) by fin rays and otoliths. *New-Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 5(1) : 70-79.
- STRUHSAKER P., UCHIYAWA J. H., 1976. Age and growth of the nehu, *Stolephorus purpureus* (Engraulidae), from the hawaiian islands as indicated by daily growth increments of sagittae. *Fishery Bulletin U.S.*, 74 : 9-17.
- TANAKA K., MUGIYA Y., YAMADA J., 1981. Effects of photoperiod and feeding on daily growth patterns in otoliths of juvenile *Tilapia nilotica*. *Fishery Bulletin U.S.*, 79(3) : 459-466.
- TANAKA K., TABETA O., MOCHIOKA N., YAMADA J., KAKUDA S., 1987. Otolith microstructure and ecology of the conger eel (*Conger myriasta*) larvae collected in the Seto Inland Sea, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53(4) : 543-549.
- TAUBERT B. D., COBLE D. W., 1977. Daily rings in otoliths of three species of *Lepomis* and *Tilapia mossambica*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 34 : 332-340.
- TAUBERT B. D., TRANQUILLI J. A., 1982. Verification of the formation of annuli in otoliths of largemouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society*, 111 : 531-534.
- TAYLOR C. C., 1959. Cod growth and temperature. *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 23(3) : 366-370.
- TAYLOR C. C., 1960. Water temperature and cod growth rate. *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploitation de la Mer*, 25(2) : 223-224.
- THOMAS R. M., 1983a. Back-calculation and time of hyaline ring formation in the otoliths of the pilchard off south-west Africa. *South African Journal of Marine Sciences*, 1 : 3-18.
- THOMAS R. M., 1983b. Seasonal variation in the relationship between otolith radius and fish length in the pilchard off south west Africa. *South african Journal of Marine Sciences*, 1 : 133-138.
- THOMPSON R., MUNRO J. L., 1983a. The biology, ecology and bionomics of the hinds and groupers, Serranidae. In : *Caribbean Coral Reef Fishery Resources*, J.L. Munro (Ed.), ICLARM Studies and Reviews, 7 : 59-81.
- THOMPSON R., MUNRO J. L., 1983b. The biology, ecology and bionomics of the jacks, Carangidae. In : *Caribbean Coral Reef Fishery Resources*, J.L. Munro (Ed.), ICLARM Studies and Reviews, 7 : 82-93.

- THOMPSON R., MUNRO J. L., 1983c. The biology, ecology and bionomics of the snappers, Lutjanidae. In : *Caribbean Coral Reef Fishery Resources*, J.L. Munro (Ed.), ICLARM Studies and Reviews, 7 : 94-109.
- THORROLD S. R., 1989. Estimating some early history parameters in a tropical clupeid, *Herklotsichthys castelnaui*, from daily growth increments in otoliths. *Fishery Bulletin U.S.*, 87 : 73-83.
- THORROLD S. R., WILLIAMS D. McB., 1989. Analysis of otolith microstructure to determine growth histories in larval cohorts of a tropical herring (*Herklosichthys castelnaui*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46 : 1615-1624.
- THRESHER R. E., 1988. Otolith microstructure and the demography of coral-reef fishes. *Tree*, 3(3) : 78-80.
- THRESHER R. E., BROTHERS E. B., 1985. Reproductive ecology and biogeography of indo-west pacific Angelfishes (Pisces : Pomacentridae). *Evolution*, 39(4) : 878-887.
- THRESHER R. E., BROTHERS E. B., 1989. Evidence of intra- and inter-oceanic regional differences in the early life history of reef-associated fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 57 : 187-205.
- THRESHER R. E., BRUCE B. D., FURLANI D. M., GUNN J. S., 1989. Distribution, advection and growth of the southern temperate gadoid, *Macruronus novaezelandiae* (Teleostei : Merlucciidae) in australian coastal waters. *Fishery Bulletin U.S.*, 87 : 29-48.
- TOWNSEND D.W., 1980. Microstructural growth increments in some antarctic fish otoliths. *Cybium*, 3ème série, 8 : 17-22.
- TROADEC J. P., 1971. Biologie et dynamique d'un Sciaenidae ouest-africain *Pseudotolithus senegalensis* (V). *Documents Scientifiques, Centre de Recherches Océanographiques, Abidjan*, 2(3) : 225 p.
- TSUJI S., AOYAMA T., 1982. Daily growth increments observed in otoliths of the larvae of japanese red sea bream *Pagrus major*. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 48 : 1559-1562.
- TSUJI S., AOYAMA T., 1984. Daily growth increments in otoliths of japanese anchovy larvae *Engraulis japonica*. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 50(7) : 1105-1108.
- TSUKAMOTO K., 1988. Otolith tagging of ayu embryo with fluorescent substances. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 54(8) : 1289-1295.

- TSUKAMOTO K., KAJIHARA T., 1987. Age determination of ayu with otolith. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53(11) : 1985-1997.
- TSUKAMOTO K., UMEZAWA A., 1988. Otolith tagging of leptocephali with fluorescent substance, alizarin complexon. *Preliminary report of the Hakuho Maru cruise KH-86-4*, T. Kajihara (Ed.). *Eel cruise (august-october, 1986)*. Ocean Research Institute, University of Tokyo : 45-47.
- TSUKAMOTO K., UMEZAWA A., TABETA O., MOCHIOKA N., KAJIHARA T., 1988. Ageing *Anguilla japonica* leptocephali with otolith. *Preliminary report of the Hakuho Maru cruise KH-86-4*, T. Kajihara (Ed.). *Eel cruise (August-October 1986)*. Ocean Research Institute, University of Tokyo : 30-31.
- TSUKAMOTO K., UMEZAWA A., TABETA O., MOCHIOKA N., KAJIHARA T., 1989. Age and birth date of *Anguilla japonica* leptocephali collected in western north pacific in september 1986. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55(6) : 1023-1028.
- TZENG W. N., 1990. Relationship between growth rate and age at recruitment of *Anguilla japonica* elvers in a taiwan estuary as inferred from otolith growth increments. *Marine Biology*, 107 : 75-81.
- UCHIYAMA J. H., STRUHSAKER P., 1981. Age and growth of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, and yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, as indicated by daily growth increments of sagittae. *Fishery Bulletin U.S.*, 79(1) : 151-161.
- UCHIYAMA J. H., BURCH R. K., KRAUL S. A. Jr., 1986. Growth of dolphins, *Coryphaena hippurus* and *C. equiselis*, in Hawaiian waters as determined by daily increments on otoliths. *Fishery Bulletin U.S.*, 84(2) : 186-191.
- UMEZAWA A., TSUKAMOTO K., TABETA O., YAMAKAWA H., 1989. Daily growth increments in the larval otolith of the japanese eel, *Anguilla japonica*. *Japanese Journal of Ichthyology*, 35(4) : 440-444.
- URSIN E., 1963. On the incorporation of temperature in the von Bertalanffy growth equation. *Meddelelser fra Danmarks Fiskevi-og Havundersogelser*, N.S., 4(1) : 1-16.
- VIANET R., QUIGNARD J. P., TOMASINI J. A., 1989. Age et croissance de quatre poissons pleuronectiformes (flet, turbot, barbue, sole) du Golfe du Lion. Evolution de la structure de la sagitta. *Cybium*, 13(3) : 247-258.
- VICTOR B. C., 1982. Daily otolith increments and recruitment in two coral-reef wrasses, *Thalassoma bifasciatum* and *Halichoeres bivittatus*. *Marine Biology*, 71 : 203-208.
- VICTOR B. C., 1986. Duration of the planktonic larval stage of one hundred species of pacific and atlantic wrasses (family Labridae). *Marine Biology*, 90 : 317-326.

- VICTOR B. C., E. B. BROTHERS, 1982. Age and growth of the fallfish *Semolitus corporal* with daily otolith increments as a method of annulus verification. *Canadian Journal of Zoology*, 60 : 2543-2550.
- WALLACE W., 1907. Report on the age and growth rate of the plaice in the southern North Sea as determined by the investigation of otoliths. *Mar. Biol. Assoc., Intern. Fish. Invest., report*, 2, 1 : 1-47.
- WATABE N., TANAKA K., YAMADA J., DEAN J. M., 1982. Scanning electron microscope observations of the organic matrix in otolith of the Teleost fish *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus) and *Tilapia nilotica* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 58 : 127-134.
- WELLINGTON G. M., VICTOR B. C., 1989. Planktonic larval duration of one hundred species of Pacific and Atlantic damselfishes (Pomacentridae). *Marine Biology*, 101 : 557-567.
- WESTRHEIM S. J., 1972. Age determination and growth of pacific ocean perch (*Sebastes alutus*) in the northeast pacific ocean. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 30 : 235-247.
- WILD A., 1986. Growth of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in the eastern pacific ocean based on otolith increment. *Inter-America Tropical Tuna Commission Bulletin*, 18(6) : 423-482.
- WILD A., FOREMAN J. J., 1980. The relationship between otolith increments and time for yellowfin and skipjack tuna marked with tetracycline. *Inter-America Tropical Tuna Commission*, 17 : 509-541.
- WILLIAMS T., BEDFORD B. C., 1974. The use of otoliths for age determination. In : *Ageing of fish*, T.B. Bagenal (Ed.), Unwin Brothers, London : 114-123.
- WILSON K. H., LARKIN P. A., 1980. Daily growth rings in the otoliths of juvenile sockeye salmon (*Onchorhynchus nerka*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37 : 1495-1498.
- WITHELL A. N., WANKOWSKI J. W., 1988. Estimates of age and growth of ocean perch, *Helicolenus percoides* Richardson, in south-eastern australian waters. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 39 : 441-457.
- WOODHEAD P. M. J., 1968. Seasonal changes in the calcium content of the blood of arctic cod. *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom*, 48 : 81-91.
- YABUKI K., 1989. -Age determination of Yanagimushigarei *Tanakius kitaharai* (Pleuronectidae) from otoliths in the Sea of Japan off Kyoto prefecture. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55(8) : 1331-1338.