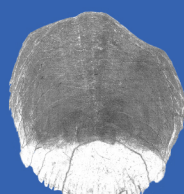
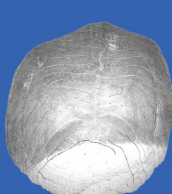
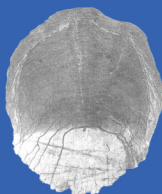
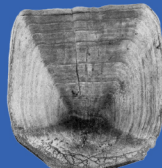
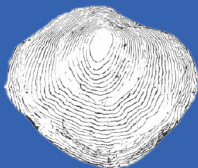
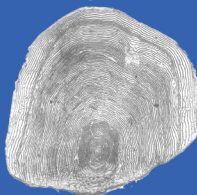
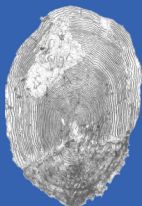
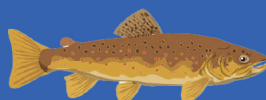


Utilisations des écailles chez les poissons migrateurs amphihalins

J-L. Baglinière, F. Marchand, N. Jeannot,
F. Lange, Q. Josset



Utilisations des écailles chez les poissons migrateurs amphihalins

Jean-Luc Baglinière, Frédéric Marchand,
Nicolas Jeannot, Frédéric Lange,
Quentin Josset

Sur la même thématique

Identification des poissons par leurs otolithes en 3D. Manche et mer du Nord

Kélig Mahé, Aurélie Matéos, Émilie Poisson Caillault, Sébastien Couette,
Rémi Laffont, Kirsteen MacKenzie, Nicolas Andrialovanirina, 2024, 78 p.

Pour citer cet ouvrage : Baglinière J.-L., Marchand F., Jeannot N., Lange F., Josset Q., 2025. Utilisations des écailles chez les poissons migrateurs amphihalins, Versailles, éditions Quæ, 60 p., <https://doi.org/10.35690/978-2-7592-4179-8>

Les éditions Quæ réalisent une évaluation scientifique des manuscrits avant publication dont la procédure est décrite ici :

<https://www.quae.com/store/page/199/processus-d-evaluation>.

Le processus éditorial s'appuie également sur un logiciel de détection des similitudes et des textes potentiellement générés par IA.

La diffusion en accès ouvert de cet ouvrage a été soutenue par le Pôle sur la gestion des migrateurs amphihalins dans leur environnement (Pôle Miame) au travers de l'Unité expérimentale d'écologie et d'écotoxicologie aquatique (U3E) d'INRAE.



Les versions numériques de cet ouvrage sont diffusées sous licence CC-by-NC-ND 4.0 (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).



© Éditions Quæ, 2025

ISBN papier : 978-2-7592-4178-1

ISBN PDF : 978-2-7592-4179-8

ISBN epub : 978-2-7592-4180-4

ISSN : 1952-2770

Éditions Quæ

RD 10

78026 Versailles Cedex

www.quae.com – www.quae-open.com

Sommaire

Introduction	5
1. L'analyse des structures dures calcifiées chez le poisson : les méthodes sclérochronologiques	9
2. La scalimétrie, une méthode sclérochronologique largement utilisée en écologie halieutique	11
Pourquoi choisir l'écaille plutôt que d'autres pièces calcifiées, et notamment l'otolithe ?	11
La scalimétrie chez les poissons diadromes	11
Typologie, structure, formation et croissance de l'écaille	13
La méthode scalimétrique : estimation de l'âge et de la croissance	16
3. Autres utilisations de l'écaille	35
Reconnaissance d'espèces, de formes biologiques, de poissons d'origine domestique et discrimination des stocks	35
Utilisation des écailles en génétique des populations	39
Utilisation des écailles en isotopie	41
Utilisation de la microchimie des écailles	42
Conclusion	45
Remerciements	46
Références	47
Glossaire	57
Les auteurs	59

Introduction

Les poissons migrants diadromes en France hexagonale et leur déclin

En France hexagonale, l'assemblage de vertébrés aquatiques migrants diadromes*¹ est constitué de douze espèces classées en deux catégories : anadrome* et catadrome* (McDowall, 2003). Dix d'entre elles sont des poissons de l'ordre des Téléostéens, le groupe le plus tardif des Osteichthyens (poissons osseux). Ce sont : le saumon atlantique *Salmo salar* (Linnæus, 1758), la truite de mer *Salmo trutta* (L., 1758), la grande alose *Alosa alosa* (L., 1758), l'alse feinte atlantique *Alosa fallax* (Lacépède, 1803), l'alse feinte méditerranéenne — ou alose agone — *Alosa agone* (Scopoli², 1786), l'éperlan d'Europe *Osmerus eperlanus* (L., 1758) et l'esturgeon européen *Acipenser sturio* (L., 1758) pour les espèces anadromes ; le flet *Platichthys flesus* (L., 1758), le mulot porc *Chelon ramada* (Risso, 1826) et l'anguille commune *Anguilla anguilla* (L., 1758) pour les espèces catadromes. Les deux dernières espèces migratrices sont des « poissons » cartilagineux sans mâchoires appartenant à l'embranchement des Agnathes ; ce sont : la lamproie marine *Petromyzon marinus* (L., 1758) et la lamproie de rivière — ou lamproie fluviatile — *Lampetra fluviatilis* (L., 1758), qui sont deux espèces anadromes.

La majeure partie de ces espèces font preuve d'une diadromie facultative et non stricte. Leur comportement migratoire se traduit par une plasticité phénotypique* particulière. C'est le cas du saumon atlantique avec ses formes biologiques lacustres très localisées (Ouananiche au Canada, Sebago aux États-Unis et Vänern en Suède) (MacCrimmon et Gots, 1979), des deux espèces d'alses (Maroc, Portugal et Irlande) (Arahamian *et al.*, 2003 ; Baglinière *et al.*, 2003) et de l'éperlan du nord de l'Europe (Tulp *et al.*, 2013 ; Teichert et Rochard, 2020) avec également des populations lacustres. Cependant, en France hexagonale, toutes ces espèces ont un comportement migrant diadrome obligatoire³, à l'exception de trois d'entre elles, en raison de l'existence au sein d'une même population de deux fractions, l'une migrante et l'autre résidente. C'est le cas de la truite commune colonisant certains bassins sous deux formes biologiques — marine et eau douce — ne présentant pas de différences génétiques significatives (Charles *et al.*, 2005). C'est également le cas de l'anguille européenne, pour laquelle une fraction des civelles ne pénètre jamais en eau douce et reste en zone marine (Daverat et Tomas, 2006 ; Edeline, 2007). C'est enfin le cas de la lamproie fluviatile qui ne serait que la forme migratrice de la lamproie de Planer *Lampetra planeri* (Bloch, 1784), espèce dulçaquicole*, avec un isolement reproducteur partiel (Rougemon *et al.*, 2015, 2021).

Chez ces trois espèces, les stratégies de migration s'expriment à l'échelle des populations le long d'un continuum entre la résidence stricte et la diadromie stricte

1. Les termes suivis d'un astérisque sont définis dans le glossaire en fin d'ouvrage.

2. Son statut d'espèce est récent (2019) et n'est pas encore définitif.

3. Si à nos latitudes, le saumon est considéré comme une espèce diadrome obligatoire, il faut cependant noter que certains tacons mâles dits « précoces » se développent sexuellement en eau douce et peuvent ne jamais descendre en mer.

comme cela a été montré chez la truite commune (Cucherousset *et al.*, 2005). On parle alors de stratégies conditionnelles : un même génotype exprime différentes tactiques (ou phénotypes) pour faire face à des conditions environnementales ou physiologiques opposées (Gross, 1996).

Cet assemblage de poissons diadromes peut être assimilé à une communauté d'espèces en raison de (Lasne *et al.*, 2011) :

- l'existence d'un trait écologique commun, à savoir le comportement migrateur diadrome associé à un certain nombre d'autres traits biologiques partagés à différents niveaux selon les espèces, comme un taux important de sémelparité*, une reproduction sur réserve* (*capital-breeding* en anglais) et un instinct de retour vers le lieu de naissance (*homing* en anglais) ;

- l'existence d'interactions biologiques directes entre elles à travers des processus de compétition pour la ressource trophique et l'utilisation de l'habitat, de prédation ou d'hybridation. Ces interactions peuvent s'illustrer au travers de la compétition spatiale et trophique entre le saumon et la truite commune (Heggenes *et al.*, 1999), de la possibilité d'hybridation entre ces deux espèces (Horreo *et al.*, 2011 ; Perrier *et al.*, 2011a) ou entre la grande alose et l'aloise feinte qui produit parfois des individus pouvant être fertiles (Alexandrino et Boisneau, 2000), du parasitisme des adultes d'aloses et des salmonidés par les subadultes et adultes de la lamproie marine (Maitland et Hatton-Ellis, 2003) ou encore de la destruction des pontes d'aloses par les lamproies en période de reproduction.

Cette communauté d'espèces représente un symbole de la biodiversité pisciaire* à l'échelle des hydrosystèmes fluviaux et des petits cours d'eau compte tenu de leurs différentes spécificités biologiques et de la variabilité de leurs histoires de vie (diadromie, sémelparité, itéroparité*, etc.). Ces espèces ont subi depuis un ou deux siècles une réduction drastique de leur aire de répartition et une forte diminution d'abondance au sein de leurs populations en raison de leur très grande sensibilité à l'impact des activités humaines sur les cours d'eau (Limburg et Waldman, 2009). La plupart d'entre elles sont considérées comme quasi menacées (saumon atlantique, aloses feintes atlantique et méditerranéenne), vulnérables (lamproie de rivière), en danger (lamproie marine) ou en danger critique d'extinction (anguille, grande alose, esturgeon) (Union internationale pour la Conservation de la Nature [UICN] Comité français, 2019). Deux espèces semblent faire exception, ne faisant actuellement l'objet d'aucune mesure de protection à savoir l'éperlan (Teichert et Rochard, 2020) et le mulot porc (Lafaille et Feunteun, 2020). Pourtant, autrefois présent en Gironde (Pronier et Rochard, 1998), l'éperlan a vu sa limite de répartition en Europe remonter vers le nord de la France (bassin de la Loire et de la Seine) en raison de l'augmentation des températures (Teichert et Rochard, 2020). En effet, cette espèce de répartition nordique apparaît fortement sensible à l'impact du changement climatique (Arula *et al.*, 2017). De même, le mulot, espèce parmi les plus résistantes au changement global (Rochard et Lassalle, 2010), doit rester sous contrôle en raison d'une pêche professionnelle maritime ciblée sur l'espèce et d'un transfert de pêche professionnelle fluviale suite à la forte diminution de la ressource amphihaline* (anguille, aloses).

Les poissons migrateurs diadromes constituent à la fois un patrimoine écologique, culturel et économique (beaucoup moins actuellement⁴), mais également des espèces bio-indicatrices — ou sentinelles — de l'état de santé et de l'évolution

4. Il n'existe pratiquement plus de pêche professionnelle du saumon, sauf dans l'estuaire de l'Adour. Sa pêche sportive est soumise à des quotas de capture. Des quotas de capture ont également été mis en place pour la pêche de l'anguille. Enfin, il existe un moratoire (interdiction) pour la pêche profession-

du milieu très pertinentes. En effet, ces espèces sont particulièrement sensibles aux discontinuités du réseau hydrographique liées notamment à la construction de barrages (grande alose, lamproie marine) et à la qualité du milieu (salmonidés, lamproie marine) qui s'est fortement dégradée. Elles sont également très sensibles à la pression de pêche qui s'est accentuée sur des stocks déjà en régression (anguille), ainsi qu'à la présence d'espèces invasives — introduites intentionnellement ou non — (silure glane et écrevisse américaine), de pathologies et de parasites (cas d'*Anguillicola crassus*, nématode parasite de l'anguille). L'introduction d'espèces invasives reste une des plus fortes menaces actuelles pour la biodiversité de tous les écosystèmes (Simberloff *et al.*, 2013 ; Gallardo *et al.*, 2016). Ainsi, la présence de populations fonctionnelles de ces espèces migratrices amphihalines rend compte du bon fonctionnement et du bon état de santé de l'ensemble des écosystèmes aquatiques.

Pour comprendre les causes fonctionnelles du déclin d'abondance des populations de ces espèces et pour tenter de restaurer leur niveau d'abondance, il importe de caractériser leur capacité adaptative et leur capacité de résilience. Ainsi, les études biologiques et écologiques entreprises doivent permettre d'identifier les déterminants clés de leur dynamique de populations et de leurs stratégies d'histoire de vie. Ces études s'appuient de plus en plus souvent sur l'acquisition de données individuelles et font notamment appel aux méthodes sclérochronologiques*, et parmi elles la méthode scalimétrique* largement utilisée.

Après cette brève introduction ayant présenté les poissons migrateurs diadromes et leur déclin, cet ouvrage décrit succinctement les méthodes sclérochronologiques, avant d'approfondir l'une des deux méthodes les plus courantes, à savoir la scalimétrie, permettant d'estimer l'âge et certains traits de l'histoire de vie du poisson (croissance, maturité sexuelle, reproduction), la seconde étant la méthode otolithométrique*. Une troisième partie est consacrée à une revue des autres utilisations de l'écaille pour la reconnaissance d'espèces, de formes biologiques ou de stocks ; pour la caractérisation génétique ; ainsi que pour les approches isotopiques et microchimiques. Précisons que toutes ces utilisations ne sont pas exclusivement réservées à l'étude des migrateurs amphihalins, mais concernent également de nombreuses espèces strictement marines ou dulçaquicoles. Ces différentes utilisations de l'écaille sont illustrées à l'aide d'exemples essentiellement pris dans les familles de salmonidés et d'alosinés, qui font l'objet de nombreuses études scientifiques.

nelle de l'aloise dans le bassin de la Gironde, Garonne et Dordogne. En revanche, le mulot porc reste exploité par la pêche professionnelle. Quant à la pêche de l'éperlan, elle n'est pas réellement ciblée.

1. L'analyse des structures dures calcifiées chez le poisson : les méthodes sclérochronologiques

Les méthodes sclérochronologiques consistent à analyser les structures dures ou les pièces calcifiées du poisson (figure 1.1). Ces différentes structures sont de deux types : non osseux ; ou osseux, c'est-à-dire faisant partie du squelette du poisson (Panfili *et al.*, 2002). Le type osseux inclut les écailles qui constituent le revêtement du corps, les rayons qui sous-tendent les nageoires, les os operculaires qui ferment les ouïes, les *cleithra* qui sont comme des os claviculaires allant des nageoires pectorales vers le haut du crâne, et les vertèbres qui forment la colonne vertébrale. Le type non osseux comprend uniquement les otolithes (« pierres d'oreilles », selon la racine grecque) qui sont des structures calcifiées minéralisées. Au nombre de trois, elles sont localisées dans l'oreille interne du poisson et jouent un rôle essentiel dans l'équilibration de l'organisme (Réveillac, 2020).

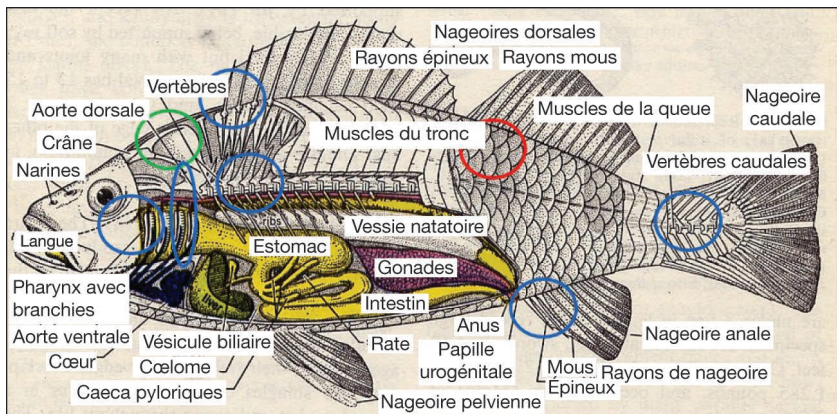


Figure 1.1. Pièces calcifiées utilisées pour estimer l'âge chez les poissons (indiquées par des cercles colorés).

Lorsque les méthodes sclérochronologiques concernent les écailles (cercle rouge), on parle de scalimétrie. Lorsqu'elles traitent des otolithes (cercle vert), on parle d'otolithométrie. Enfin, quand ces méthodes concernent les rayons de nageoires, le *cleithrum*, les opercules et les vertèbres (cercles bleus), on parle de squelettechronologie.

Source : © J.-L. Baglinière

Ces méthodes sclérochronologiques sont basées sur le constat que les poissons sont des vertébrés poïkilothermes* à croissance continue. Celle-ci se marque périodiquement sur les pièces calcifiées, permettant alors d'estimer l'âge individuel (Panfili *et al.*, 2002). Outre l'âge, ces pièces permettent également d'acquérir certains traits essentiels de l'histoire de vie du poisson, tels que croissance, maturité sexuelle et reproduction. Les données obtenues servent au développement de modèles en dynamique de populations (stock-recrutement, individus centrés, capture-marquage-recapture [CMR]) en prenant en compte la variabilité biologique pour connaître l'état de santé des populations.

2. La scalimétrie, une méthode sclérochronologique largement utilisée en écologie halieutique

Pourquoi choisir l'écaille plutôt que d'autres pièces calcifiées, et notamment l'otolithe ?

Parmi toutes les structures calcifiées, ce sont principalement les écailles et les otolithes* qui sont utilisées chez les poissons pour estimer leur âge depuis plus d'un siècle (Dahl, 1909). La scalimétrie fut la première technique utilisée (chez les carpes; Hoffbauer, 1898). Il s'agit de la méthode la plus courante pour estimer l'âge de diverses familles de poissons des régions à climat tempéré ou froid (espèces dulçaquicoles et amphihalines) : Salmonidés, Cyprinidés, Percidés, Centrarchidés, Osméridés, Clupéidés (Scott et Crossman, 1974; Jearld, 1983; Baglinière et Le Louarn, 1987). Elle est aussi fréquemment utilisée pour évaluer l'âge chez les familles de poissons évoluant dans les eaux continentales — notamment dans la zone intertropicale où les saisons pluviométriques sont prononcées —, comme pour les Cichlidés (Jearld, 1983). En revanche, l'otolithométrie, dont le prélèvement est nécessairement léthal, est très largement utilisée chez les poissons marins (Vitale *et al.*, 2019). Ainsi, l'écaille offre certains avantages sur l'otolithe (et d'autres pièces internes comme les vertèbres) lorsque l'on étudie des espèces que l'on veut préserver : pas de sacrifice du poisson (possibilité de relâcher après marquage, par exemple), facilités de prélèvement, de préparation et d'interprétation (Daget et Le Guen, 1975; Baglinière, 1985; Baglinière *et al.*, 1986; Panfili *et al.*, 2002) et possibilité d'identification de marques de reproduction en raison d'un phénomène d'érosion que ne présente pas l'otolithe, sauf dans de très rares cas (Wright *et al.*, 2002). De fait, l'écaille reste un véritable livre ouvert de l'histoire de vie du poisson permettant d'estimer son âge de maturité sexuelle, son taux d'itéroparité ou de sémelparité (nombre de reproductions au cours de sa vie), sa longévité et sa croissance; ainsi que de connaître les possibles stress subis (impact du changement global ou de manipulations), voire ses périodes de migration.

La scalimétrie chez les poissons diadromes

Note concernant les photographies d'écaille

Les photographies d'écaille sont présentées sans aucune échelle, puisque celle-ci n'est pas nécessaire à la lecture et à la compréhension du visuel, que ce soit pour montrer la forme de l'écaille, les différentes structures scalimétriques ou les estimations d'âge. En revanche, lorsqu'un même visuel concerne deux espèces, la proportionnalité de la taille des écailles entre les espèces est respectée. En règle générale, la taille des écailles des aloses et du mulot porc est supérieure à celle des salmonidés et de l'éperlan. De plus, au sein d'une même famille comme celle des Salmonidés, la taille de l'écaille d'un saumon atlantique adulte est toujours supérieure à celle d'une truite de mer.

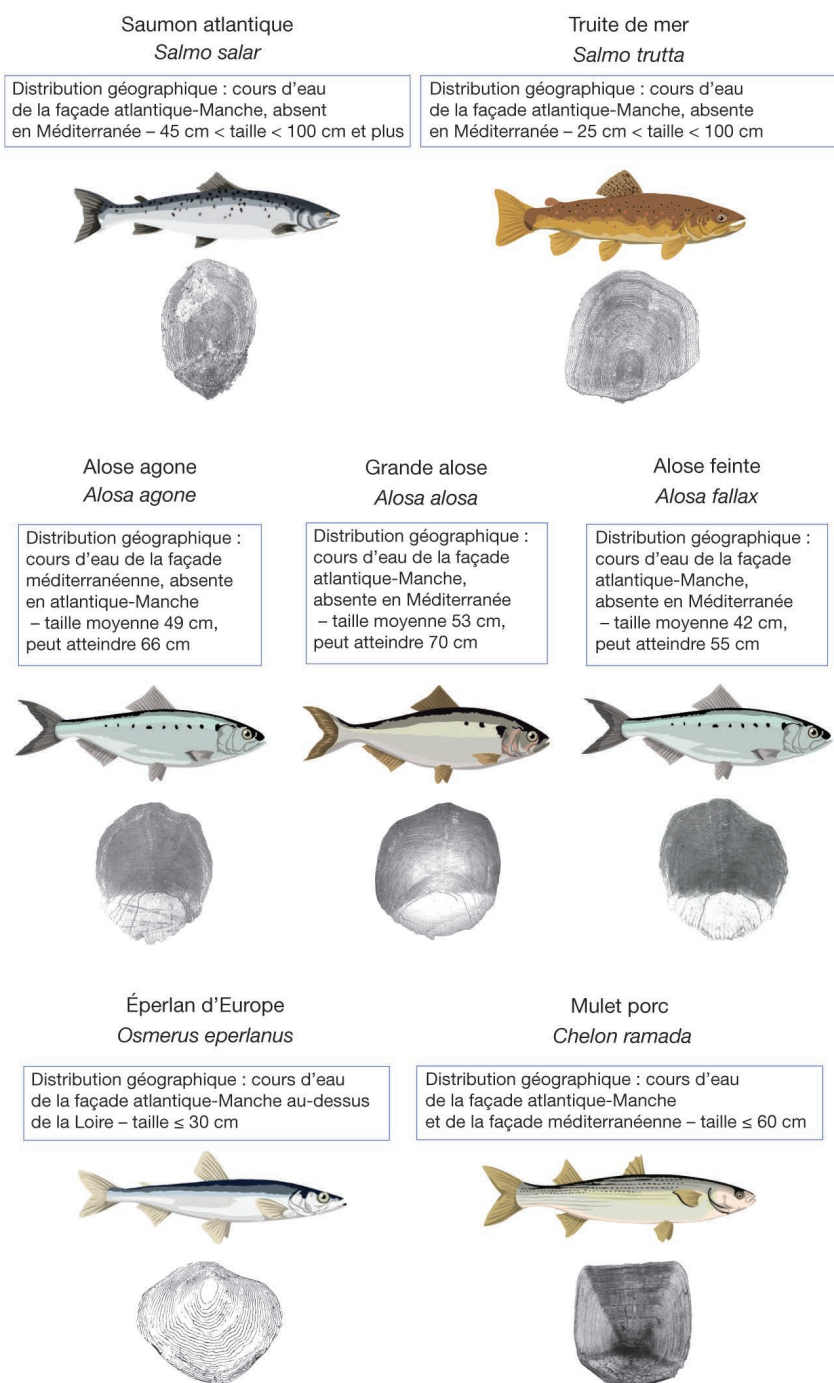


Figure 2.1. Les sept espèces de poissons migrateurs amphihalins analysés dans cet ouvrage.

Source : illustrations, © mnivesse.com/Office français de la biodiversité; écailles, © J.-L. Baglinière

Chez les poissons diadromes en France hexagonale, seules sept espèces possèdent des écailles interprétables pour l'estimation de l'âge et l'histoire de vie du poisson : le saumon atlantique, la truite de mer, les trois espèces d'aloses, l'éperlan européen et le mulot porc (figure 2.1).

L'anguille et le flet possèdent des écailles, mais leur interprétation est très difficile, de sorte que l'estimation de l'âge et de la croissance se fait en utilisant les otolithes. Cependant, chez l'anguille, les toutes premières observations faites au XVII^e siècle avaient montré la présence d'anneaux sur des écailles (Jackson, 2007). Puis d'autres études réalisées au début du XX^e siècle avaient indiqué que l'estimation de l'âge à partir de l'examen des écailles d'anguille n'était pas fiable en raison de leur très petite taille, se faisant sous trop d'hypothèses (variabilité de l'âge estimé en fonction de la position de l'écaille sur le corps, estimation difficile pour les jeunes individus, etc.) (Dahl, 1909; Ehrenbaum et Marukawa, 1914). Par la suite, ces réserves avaient conduit les biologistes à ne pas utiliser les écailles pour estimer l'âge. Néanmoins, un travail très récent a comparé les bandes observées sur les écailles d'anguilles aux stries visibles sur les otolithes. Il montra ainsi que les écailles fournissaient une approximation acceptable du nombre de stries des otolithes, y compris pour les jeunes âges (≤ 6 ans) (Virag *et al.*, 2018 et 2025). Cependant, l'otolithométrie reste la seule méthode valide au niveau européen (Conseil international pour l'exploration de la mer [ICES], 2011a).

En revanche, l'esturgeon possède un type d'écaille très primitif qui ne permet aucune interprétation, de sorte que l'âge est estimé à partir des rayons de nageoires (Jearld, 1983).

Enfin, chez les deux espèces de lamproies, l'âge peut être estimé à partir des statolithes, petites structures calcifiées composées de phosphate et de carbonate de calcium, comparables aux otolithes des poissons (Taverny *et al.*, 2005).

Typologie, structure, formation et croissance de l'écaille

Les écailles du saumon, de la truite, des aloses, de l'éperlan et du mulot sont de type élasmoïde*. Ce type est le plus évolué et correspond en partie à l'évolution phylogénique des poissons, car il est caractéristique des Téléostéens, qui regroupent la majorité des espèces de poissons actuels. Les écailles élasmoïdes sont communément présentées comme une dérivation des écailles rhomboïdes, épaisses et rigides, que possèdent par exemple les esturgeons (Ombredane et Baglinière, 1992). Les processus évolutifs ont conduit progressivement aux écailles élasmoïdes, minces et flexibles, transparentes, lamelleuses, imbriquées en tuile ou en mosaïque, qui sont des phanères* provenant exclusivement du derme et entièrement osseuses (Bertin, 1958; Burdak, 1986) (figure 2.2). Elles constituent un revêtement léger mais solide, moins protecteur mais plus hydrodynamique que les écailles rhomboïdes, traduisant une adaptation morphologique à la vie nectonique* (Burdak, 1986).

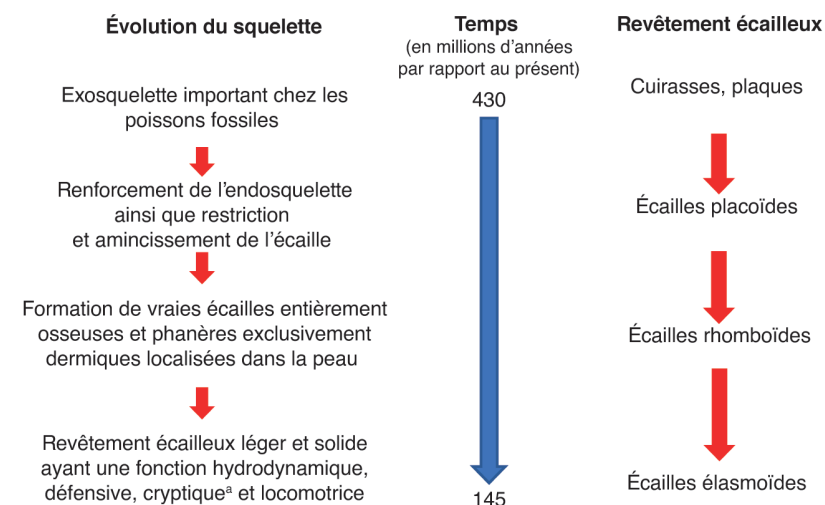


Figure 2.2. Évolution du revêtement écailleux et de ses fonctions au cours du temps, d'après Bertin (1958).

^a « Cryptique » signifie qui se confond facilement avec son environnement.

Source : © J.-L. Baglinière

Dans le type élasmoïde, on distingue deux variantes d'écailles (Bertin, 1958; Harder, 1975; Sire, 1985) :

– Les écailles cycloïdes, les plus anciennes, sont propres aux ordres des Salmoniformes (saumons et truites), des Osmériformes (éperlans) et des Clupéiformes (aloses). L'écaille a une forme caractéristique circulaire à ovale et des bords lisses chez le saumon, la truite et l'éperlan. Elle est plus polygonale chez l'aloise, avec un léger bombement sur la face supérieure. Cette forme peut

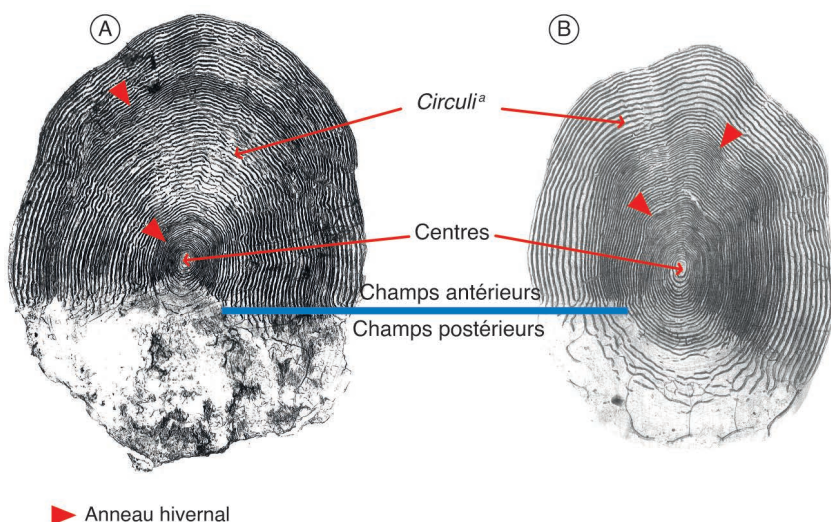


Figure 2.3. Forme et structure d'une écaille élasmoïde cycloïde d'un saumon adulte (A) et d'une écaille cycloïde d'une truite de mer adulte (B).

^a Le *circulus* (*circuli* au pluriel) est un dépôt de crêtes calcaires de croissance.

Source : © Unité expérimentale d'écologie et d'écotoxicologie aquatique (U3E)

varier avec l'histoire de vie de l'individu qui est reliée au taux de croissance et à la maturation sexuelle chez les salmonidés et les aloses (figures 2.3 et 2.4).

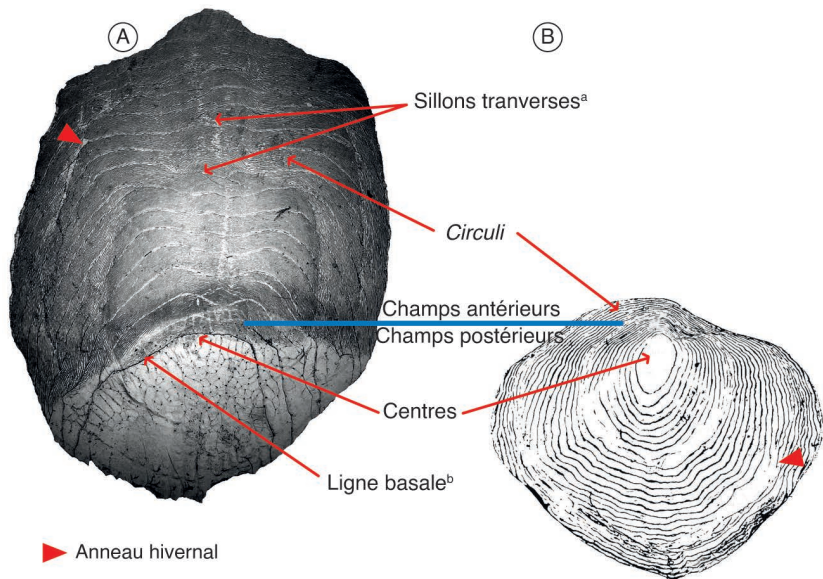


Figure 2.4. Forme et structure d'une écaille cycloïde d'une grande alose (A) et d'une écaille cycloïde d'un éperlan (B).

^a Les sillons transverses sont des lignes foncées, initialement parallèles à la ligne basale mais qui peuvent se réunir au centre de l'écaille; ^b La ligne basale est le premier *circulus* marquant la limite entre les champs antérieur et postérieur de l'écaille.

Source : © U3E

– Les écailles cténoïdes sont plus évoluées et possèdent des rangées de spinules, ou *ctenii*, sur le champ postérieur et des indentations sur le champ antérieur ou *radii*. Elles sont propres notamment à l'ordre des Mugiliformes (mulets) et ont une forme polygonale (Baglinière et Le Louarn, 1987) (figure 2.5).

Quelle que soit sa variante, l'écaille est constituée de deux couches. La première couche, dite basale, est un empilement de couches fibreuses de collagène pauvrement minéralisées. Cette première couche s'épaissit lorsque le poisson vieillit. La seconde couche, dite couche externe, recouvre la première. Elle est dure, fortement minéralisée et grandit en surface (aire) (Ombredane et Baglinière, 1992). C'est cette couche que l'on examine pour estimer l'âge et la croissance. Par ailleurs, la surface de l'écaille est divisée en plusieurs champs : un champ antérieur, deux champs latéraux et un champ postérieur qui est la partie visible de l'écaille en place dans son repli épidermique. Le focus (ou centre) reste relativement centré chez les salmonidés (figure 2.3, A; Baglinière *et al.*, 2020). En revanche, il est excentré vers le champ postérieur chez les aloses (figure 2.4, A; Baglinière *et al.*, 2001) et le mulot porc (figure 2.5) et inversement vers le champ antérieur chez l'éperlan (figure 2.4, B; McKenzie, 1958; Lardeux, 1986). Pour toutes les espèces, la surface de la couche superficielle présente la même ornementation (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990) observable même en trois dimensions (Mahé *et al.*, 2021) : elle correspond à un dépôt de crêtes calcaires de croissance ou *circulus* qui apparaît sous forme d'une striation très fine et serrée. Ces *circuli* sont déposés d'une manière relativement concentrique et régulière autour du centre de l'écaille chez les salmonidés

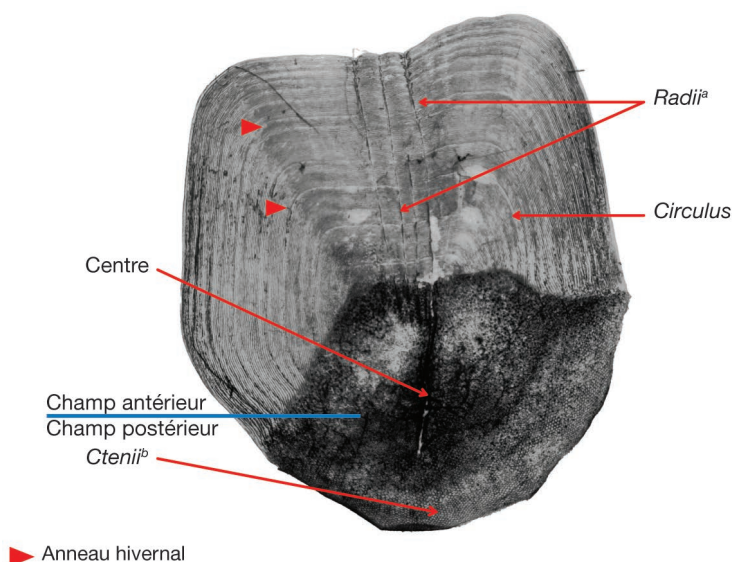


Figure 2.5. Forme et structure d'une écaille cténoïde d'un mulot porc.

^a *Radii* : indentations présentes sur le champ antérieur de l'écaille; ^b *Ctenii* : dents ou spinules présentes sur le champ postérieur de l'écaille.

Source : © Établissement public territorial du bassin de la Vilaine (EPTB Vilaine)

et l'éperlan, d'une manière plus transverse chez les aloses et le mulot. Cette striation est quasi absente du champ postérieur sauf chez l'éperlan (Mckenzie, 1958). Des modifications structurales du dépôt des *circuli* font apparaître des ornements complémentaires dues à des discontinuités, à des espaces inter-*circuli* variables et à l'érosion du bord de l'écaille. Les événements de l'histoire de vie du poisson (âge, marque de reproduction, changement de milieu ou d'habitat) sont à l'origine de la variabilité de forme de l'écaille (Baglinière *et al.*, 2020). Par ailleurs, sur une écaille d'aloise sont présents des sillons transverses ainsi qu'une ligne basale, premier *circulus* séparant les champs antérieur et postérieur de l'écaille et pouvant traverser le focus (figure 2.4, A; Baglinière *et al.*, 2001). Enfin, les écailles du mulot présentent des *radii* primaires dans le champ antérieur (figure 2.5; Baglinière et Le Louarn, 1987). La taille des écailles diffère suivant l'espèce. Elles sont plus grandes chez les aloses, le mulot et l'éperlan que chez les espèces du genre *Salmo*.

La méthode scalimétrique : estimation de l'âge et de la croissance

Estimation de l'âge, de la longévité et de l'âge de première reproduction

Le nombre d'écailles élasmoïdes reste constant au cours de la vie du poisson. La taille de l'écaille augmente avec celle du poisson avec un léger décalage suite à des dépôts successifs de couches calciques (*circuli*) en liaison avec le métabolisme du calcium du poisson et les conditions environnementales (Ombredane et Baglinière, 1992). Le champ postérieur de l'écaille croît moins vite que le champ antérieur qui est inclus dans le derme du poisson, de

telle sorte que le centre se déplace vers le champ postérieur (Harder, 1975 ; Ottaway, 1978). Ainsi, c'est la partie antérieure de l'écaille qui est utilisée pour estimer l'âge et la croissance en raison de son développement plus rapide et de la présence de *circuli*, excepté chez l'éperlan. Néanmoins, il ne faut pas négliger le champ postérieur dans la mesure où son examen peut apporter des informations complémentaires ou conforter certaines observations.

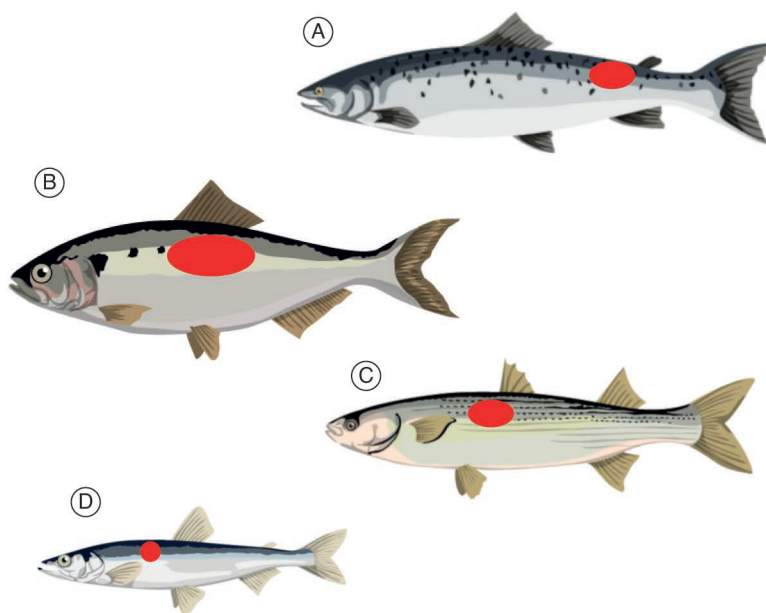


Figure 2.6. Zone optimale de prélèvement des écaillles (en rouge) chez le saumon atlantique et la truite commune (A) (Baglinière *et al.*, 2020 et 2022); chez la grande alose, l'alse feinte et l'alse agone (B) (Baglinière *et al.*, 2001); chez le mulot porc (C) (Lam Hoai Thong, 1969; Lemonier, 2019); et chez l'éperlan (D) (McKenzie, 1958; Lardeux, 1986).

Source : schéma, © J.-L. Baglinière; illustrations, © mnivresse.com/Office français de la biodiversité

Une zone optimale de prélèvement des écaillles a été localisée chez toutes les espèces (figure 2.6). Cette zone possède des écaillles de forme typique, plus lisibles et à plus faible pourcentage de régénération, intégrant toute l'histoire de vie du poisson. Le phénomène de régénération, généralement localisé, correspond à une perte d'écaillles due à des frottements, des chocs ou des blessures cicatrisées du tégument du poisson. Dans ces conditions, les ostéoblastes* synthétisent d'abord une couche superficielle désorganisée (la reconnaissance du centre d'une écaille régénérée est facile) avant de reprendre un dépôt plus régulier des *circuli* (Baglinière *et al.*, 2020). De fait, l'histoire de vie du poisson avant sa blessure⁵ n'apparaît plus sur ces nouvelles écaillles (figure 2.7). De plus, il ne faut prélever aucune écaille sur la ligne latérale des salmonidés et de l'éperlan, même si celle-ci reste incomplète, car les écaillles présentes sur cette ligne latérale sont perforées par le canal sensoriel, ce qui limite les interprétations (figure 2.8; Baglinière *et al.*, 2020).

5. Il faut noter que le prélèvement d'écaillles entraîne également la formation d'écaillles régénérées. De fait, si ces prélèvements sont faits dans le cadre de suivis biologiques impliquant la recapture de certains individus (CMR), il peut être nécessaire de réaliser les suivis sur l'autre flanc.

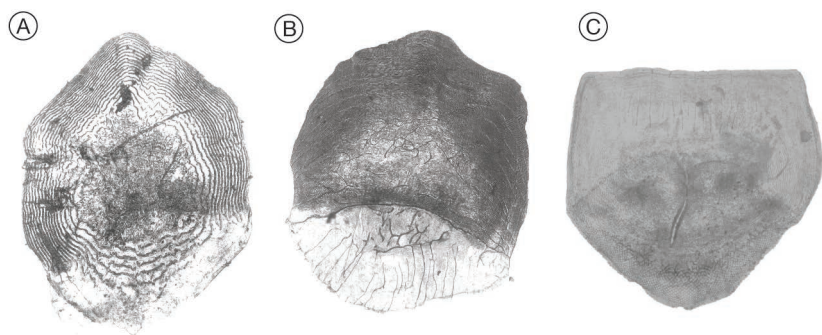


Figure 2.7. Écailles régénérées chez un saumon (A), une grande alose (B) et un mullet porc (C) adultes.

Source : (A) et (B), © U3E; (C), © EPTB Vilaine

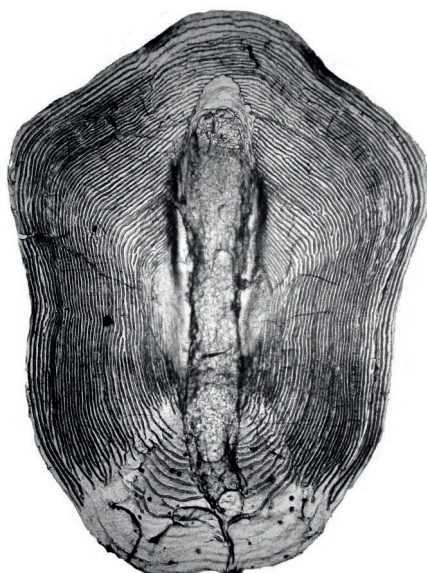


Figure 2.8. Écaille prélevée sur la ligne latérale d'une truite, rendant difficile l'estimation de l'âge.

Source : © U3E

En France hexagonale, les saisons restent marquées entraînant un rythme différent de dépôt (*circulus*) en liaison avec le taux de croissance du poisson. En saison printanière, voire estivale, la croissance est élevée et les *circuli* déposés sont espacés, on parle de zone de croissance. En revanche, en saison automnale et hivernale, la croissance est plus faible, voire s'arrête, et les *circuli* se resserrent formant un anneau hivernal ou *annulus* (ou ligne d'arrêt de croissance [LAC]). Cette discontinuité structurale s'observe sous forme d'une marque périodique qui fait le tour de l'écaille et se traduit par un resserrement, un recouplement ou une fusion de *circuli* (Baglinière *et al.*, 1992). Chez le genre *Salmo*, les anneaux hivernaux se présentent généralement sous la forme d'une bande de *circuli* resserrés, plus ou moins épaisse, faisant le tour de l'écaille quel que soit le milieu (figure 2.3). Il en est de même chez le mullet, le ralentissement hivernal pouvant être défini par une bande étroite à *circuli* resserrés

avec un recoupement plus ou moins prononcé faisant apparaître une ligne blanche ou plus claire sur la partie antérieure (figure 2.5 ; Lam Hoai Thong, 1969 ; Libovarsky, 1976 ; Quignard et Authem, 1981 ; Hotos, 2003 ; Lemonier, 2019). Cette même définition générale se retrouve chez les aloses, même s’il existe une très grande variabilité de forme et d’intensité pour l’anneau hivernal (Mennesson-Boisneau et Baglinière, 1992 ; Baglinière *et al.*, 2001). Cet anneau peut s’observer sous la forme : (i) d’une ligne claire (blanche) parallèle au bord de l’écaille (figure 2.4, A), (ii) d’un léger contraste entre la bande plus foncée du resserrement hivernal et celle plus claire qui marque la reprise de croissance, ou (iii) d’une bande blanche ou claire cicatrisée. Cette dernière structure décrit également bien l’anneau hivernal observé sur les écailles d’éperlan, la ligne de discontinuité se doublant d’une marque cicatrice (brillante, *shiny-line* en anglais), qui apparaît avant tout nouveau dépôt de *circuli* (figure 2.4, B ; McKenzie, 1958 ; Hutchinson, 1983 ; Lardeux, 1986). La formation dans le temps de cet anneau hivernal diffère suivant les espèces. Cette période de formation peut se trouver plus ou moins décalée par rapport à celle de reproduction (tableau 2.1).

Tableau 2.1. Période de reproduction et d’apparition de l’anneau hivernal sur l’écaille des salmonidés, des aloses, de l’éperlan et du mulot porc à nos latitudes.

Espèce	Période de repro- duction	Références	Période d’apparition de l’anneau hivernal	Références
Salmonidés	Novembre à février	Baglinière <i>et al.</i> , 2020 et 2022	Février à mai	Baglinière et Maisse, données non publiées
Aloses	Mai à juillet	Baglinière <i>et al.</i> , 2001	Mai à juin	Baglinière <i>et al.</i> , 2001
Éperlan	Février à mai	Lardeux, 1986 ; Teichert et Rochard, 2020	Octobre à mars	Lardeux, 1986
Mulet porc	Novembre à février	Lafaille et Feunteun, 2020	Janvier à juin	Quignard et Authem, 1981

C’est le dénombrement de ces anneaux hivernaux qui permet d’attribuer un âge et donc une longévité (tableau 2.2), une année étant égale à la zone de croissance plus un *annulus* (ou LAC). Chez les salmonidés amphihalins, les écailles comportent deux patrons de croissance qui permettent d’identifier la phase de grossissement du juvénile en rivière (croissance plus faible : zone de *circuli* plus fins et peu espacés) de celle de l’adulte en mer (croissance plus forte : *circuli* plus épais et beaucoup plus espacés) (figure 2.9). On peut alors estimer, pour ces espèces, un âge pour la période de vie en eau douce et un âge pour celle en mer. En revanche, pour les autres espèces, la très courte durée du séjour des juvéniles, soit en rivière chez l’éperlan (3-4 mois) (Lardeux, 1986 ; Pronier et Rochard, 1998) et les aloses (3-6 mois) (Taverny *et al.*, 2000), soit en mer chez le mulot (3-4 mois) (Lafaille et Feunteun, 2020), ne permet pas de différencier les phases marines et eau douce. De fait, pour ces espèces, seul un âge total peut être estimé.

Tableau 2.2. Longévité maximale des salmonidés, des aloses, de l'éperlan et du mulot porc à nos latitudes.

Espèce	Longévité (en années)	Références
Saumon	7 ^a	Baglinière <i>et al.</i> , 2022
Truite de mer	10	Baglinière <i>et al.</i> , 2020
Grande Alose	8	Baglinière <i>et al.</i> , 2001
Alose feinte	7 ^b	Baglinière <i>et al.</i> , 2002
Alose agone	8	Baglinière <i>et al.</i> , 2001
Éperlan	4	Lardeux, 1986; Teichert et Rochard, 2020
Mulet porc	13	Lemonier, 2019

^a Chez le saumon, la longévité peut atteindre 12 ans dans les populations du nord de l'Europe (Niemelä *et al.*, 2016; Baglinière *et al.*, 2022); ^b Chez l'aloise feinte, la longévité peut atteindre 12 ans dans les populations du nord de l'Europe (Baglinière *et al.*, 2001).

Enfin, toujours chez les salmonidés, on peut également identifier une troisième zone, dite de « transition », qui correspond au passage du juvénile en mer. Elle est marquée sur l'écaille par un patron de croissance intermédiaire entre celui correspondant à la zone rivière et celui correspondant à la zone mer (figure 2.9). Mais cette zone n'est pas toujours présente (Baglinière *et al.*, 2020 et 2022).

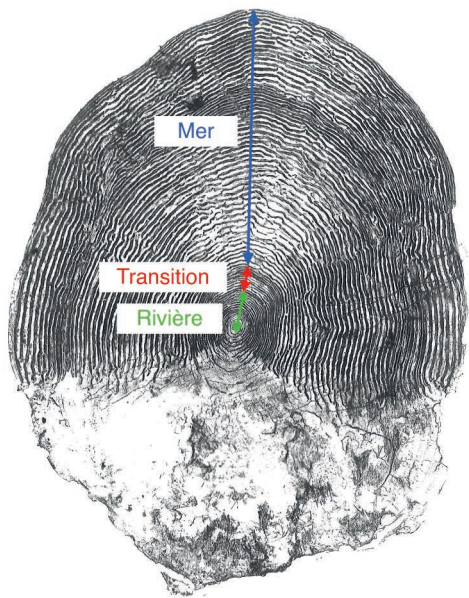


Figure 2.9. Distinction entre les phases rivière, mer et zone de transition (estuaire) sur une écaille de saumon adulte.

Source : © U3E

L'examen des écailles permet également de savoir si le poisson a mûr, et donc d'estimer son âge de maturité sexuelle, de première reproduction ou de première remontée, trait de vie essentiel du poisson. En général, une ligne continue concentrique avec un recouplement ou des fusions de *circuli* (il n'y a plus de

parallélisme entre ceux déposés avant et après la fraie) définit une marque de reproduction (fraie). Cette marque peut apparaître sur la partie postérieure de l'écaille, ce qui reste un critère déterminant (figures 2.10, 2.11 et 2.12). Elle est très souvent bien apparente sur les champs latéraux, où on peut observer un plus grand niveau de désorganisation (bande blanche continue) (Baglinière *et al.*, 2001 et 2020). Cette marque est la conséquence de l'utilisation des réserves calciques de l'écaille par le poisson lors de sa maturation sexuelle, qui entraîne un phénomène d'érosion de l'écaille, comme observé chez le saumon atlantique (Kacem *et al.*, 2013). Elle témoigne donc d'un processus physiologique de maturation, mais pas nécessairement de l'acte de reproduction, contrairement à ce que l'expression consacrée « marque de reproduction » peut laisser supposer. Cette marque apparaît nettement sur l'écaille des salmonidés et des aloses et peut se substituer à l'anneau hivernal. Chez le saumon et la grande alose, l'intensité de cette marque de reproduction est forte, tandis que son occurrence est faible, car les deux espèces sont presque sémelpares. À l'inverse, chez la truite de mer et les aloses feinte et agone, l'intensité de cette marque est plus faible et son occurrence plus élevée, puisque ces espèces sont itéropares. Par ailleurs, chez le saumon, l'intensité et la forme de la marque de reproduction observée sur les écailles d'individus qui ont survécu à la fraie diffèrent suivant le sexe (Baglinière *et al.*, 2022). En effet, le taux d'érosion de l'écaille est plus élevé chez le mâle que chez la femelle, car cette dernière utilise plus ses vertèbres comme réservoir calcique que le mâle pour se développer sexuellement (Kacem *et al.*, 1998). Ainsi, l'examen de la marque de fraie d'un saumon de seconde remontée peut clairement permettre de distinguer le sexe (Kacem *et al.*, 2013) (figure 2.10). En revanche, il n'y a pas de différences dans l'intensité de cette marque de reproduction entre les deux sexes chez la truite de mer et les aloses. Enfin, chez le saumon, cette marque de reproduction peut également apparaître sur les écailles des tacons, mais uniquement chez les mâles dits « précoces » (voir note de bas de page 2) (Maise et Baglinière, 1983).

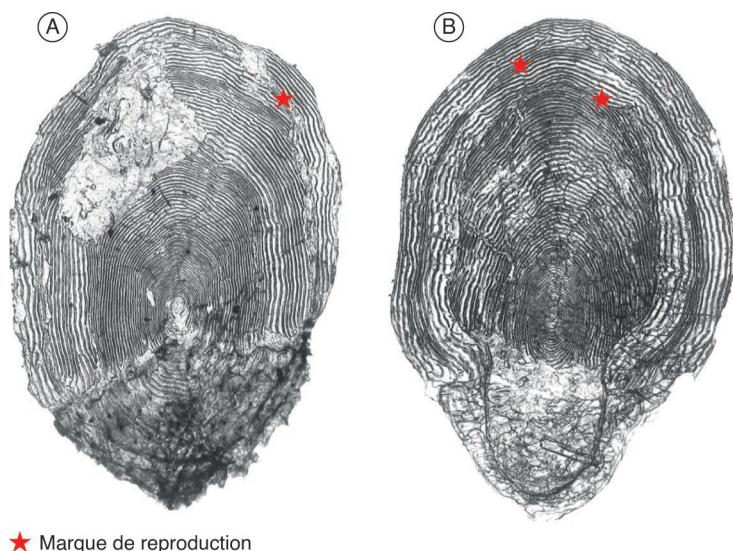
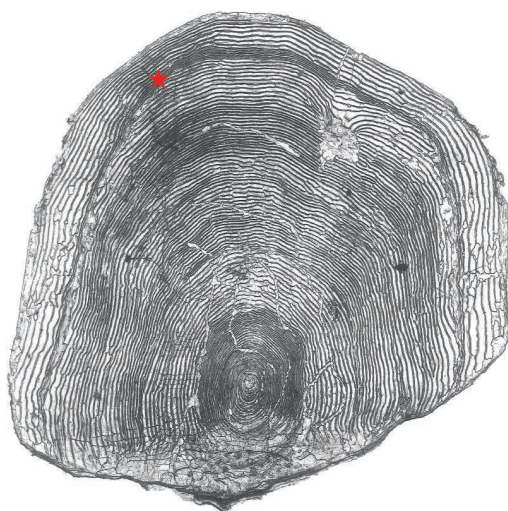


Figure 2.10. Marques de reproduction sur une écaille de saumon atlantique adulte femelle (A) et mâle (B).

Le saumon mâle a même frayé une seconde fois (Baglinière *et al.*, 2022).

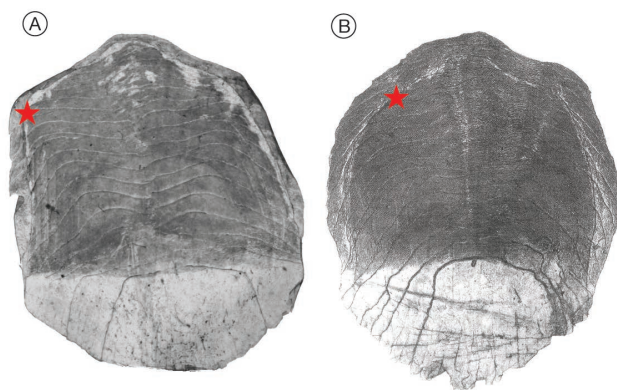
Source : © U3E



★ Marque de reproduction

Figure 2.11. Marque de reproduction sur une écaille de truite de mer.

Source : © U3E



★ Marque de reproduction

Figure 2.12. Marque de reproduction sur une écaille de grande alose (A) et d'aloise agone (B).

Source : © U3E

Chez le mulot, il semble qu'aucune marque de reproduction n'ait jamais été détectée sur les écailles (Libovarsky, 1976 ; Quignard et Authem, 1981 ; Hotos, 2003) dans la mesure où il est considéré que les marques hivernales et de reproduction pouvaient se chevaucher (Baglinière et Le Louarn, 1987 ; Almeida *et al.*, 1995). Cependant, lors d'une récente étude (2019) en Vilaine (Bretagne), il a pu être observé sur des écailles d'adultes des marques très similaires à des marques de reproduction qui constituaient soit un dédoublement de l'anneau hivernal, soit qui se surimposaient à celui-ci et cela dès la première reproduction, le mulot étant une espèce itéropare (Lemonier, 2019). Par ailleurs, la médiocre visibilité de la marque de fraie pourrait être due à une plus faible demande métabolique en calcium pour la maturation sexuelle, et donc à une moindre utilisation des écailles comme réservoir calcique.

Cette surimposition ou substitution des marques hivernales et de reproduction pourrait également se produire chez l'éperlan, puisqu'il n'est pas observé de phénomène d'absorption ou d'érosion de l'écaille lors de la maturation sexuelle qui devrait permettre de détecter une marque de fraie (Masterman, 1913). Néanmoins, l'éperlan se reproduisant dès l'âge d'un an à nos latitudes et étant itéropare (Lardeux, 1986 ; Teichert et Rochard, 2020), la présence d'une bande blanche caractérisant l'anneau hivernal pourrait plutôt suggérer une marque de reproduction.

Trois classes correspondant à la durée du deuxième séjour marin chez les salmonidés sont définies : courte absence (6 mois), longue absence (12 mois) et très longue absence (18 mois), ces deux dernières classes signifiant que les individus sautent un cycle reproducteur. Quasiment toutes les truites de mer qui vont se reproduire une deuxième fois appartiennent à la classe « courte absence » (Baglinière *et al.*, 2020) ; chez le saumon, la classe dominante actuelle est la « longue absence » (94,7 % ; Baglinière *et al.*, 2022). Chez les aloses, il n'y a pas de saut de reproduction signifiant que le poisson, s'il survit, retourne en rivière tous les ans pour se reproduire.

L'âge est alors noté différemment selon les espèces.

– Chez les trois espèces d'aloses, le mulot porc et l'éperlan, l'âge est estimé en dénombrant les *annuli* présents sur l'écaille. Cet âge est suivi d'un signe conventionnel « + » lorsque le poisson est encore en phase de croissance (pas d'anneau hivernal sur le bord de l'écaille), sauf chez les aloses. En effet, chez ces dernières, il a été convenu de considérer le bord de l'écaille comme un anneau d'âge, même si le dernier *annulus* n'y est pas visible, mais à condition que la plage de l'écaille comprise entre le dernier *annulus* visible et son bord puisse correspondre à une phase de croissance annuelle (Baglinière *et al.*, 2001). Ainsi, un poisson noté « 5 » signifie qu'il est âgé de cinq ans ; s'il est noté « 3+ », cela signifie que le poisson est âgé d'au moins trois ans, qu'il est dans sa quatrième année de vie et qu'il ne s'est pas reproduit. Enfin, dans les cas des aloses chez lesquelles on peut distinguer les marques de reproduction, si le poisson s'est reproduit, l'âge est suivi d'un ou plusieurs chiffres correspondant aux années de reproduction. De fait, une alose notée « 4 3 » signifie qu'elle est âgée de quatre ans et qu'elle s'est reproduite une fois à l'âge de trois ans (figures 2.13 à 2.16).

Chez la truite et le saumon, l'âge est estimé en distinguant un âge d'eau douce et un âge de mer. Ces deux âges sont estimés en comptabilisant le nombre total d'anneaux hivernaux observés sur l'écaille durant les phases respectives rivière et mer. L'âge marin inclut le signe conventionnel « + » si le poisson est encore en phase de croissance lors de la capture⁶. Il peut être accompagné d'un ou plusieurs chiffres correspondant aux hivers où le poisson s'est reproduit après son retour en rivière. Les types des saumons et de truites de mer ont été définis à partir de l'âge de mer et l'âge de mer de première reproduction respectivement (tableau 2.3).

6. Cette reprise de croissance (+) peut également apparaître pour l'âge d'eau douce, mais n'est pas prise en compte dans la notation.

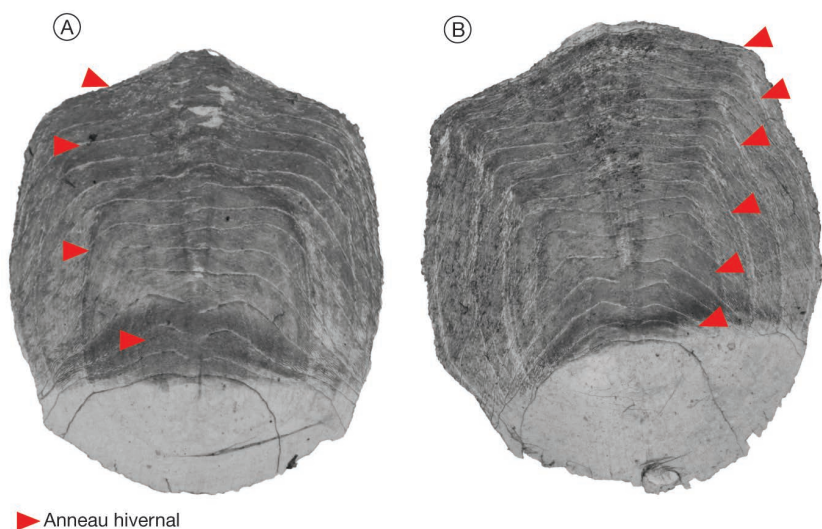


Figure 2.13. Écaille d'une grande alose capturée sur la Garonne le 20 mai 2009, mesurant 460 mm (longueur totale [Lt]) et âgée de quatre ans (A); et d'une grande alose capturée sur la Vilaine le 6 avril 2011, mesurant 519 mm (Lt) et âgée de six ans (B).

Source : (A), © Association MIGADO – Migrateurs Garonne Dordogne Charente Seudre; (B) © EPTB Vilaine

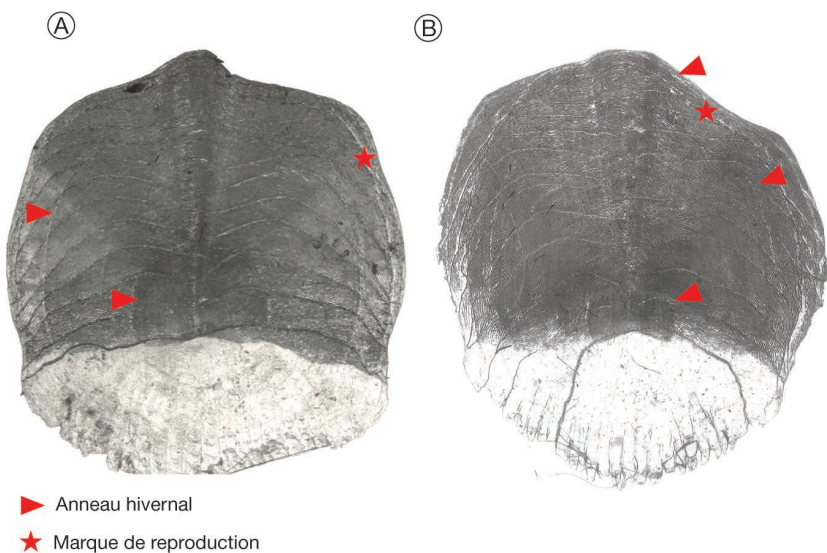
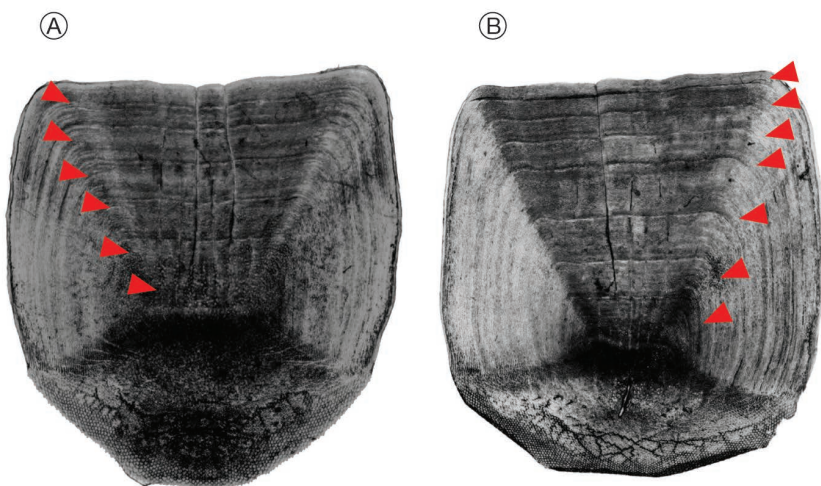


Figure 2.14. Écaille d'une alose feinte capturée en Baie de Seine le 27 juillet 2021, mesurant 427 mm (longueur totale [Lt]) et âgée de 3+ 3 ans, avec une première reproduction à trois ans (A); et d'une alose agone capturée sur l'Aude le 22 avril 2021, mesurant 420 mm (Lt) et âgée de 4 3 ans, avec une première reproduction à trois ans.

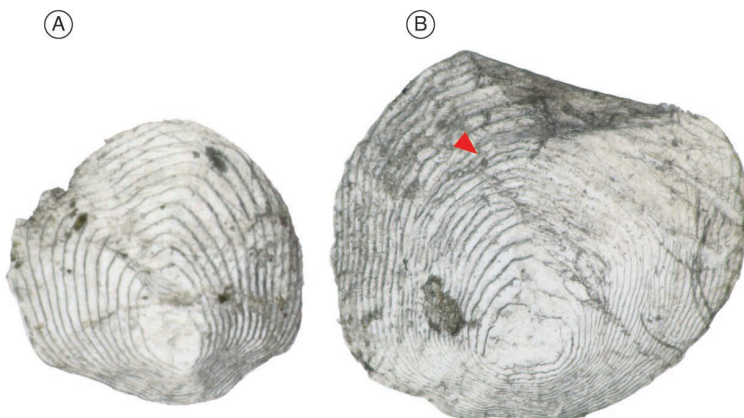
Source : (A), © Cellule du suivi du littoral Normand; (B), © U3E



► Anneau hivernal

Figure 2.15. Écaille d'un mulot porc capturé sur la Vilaine le 24 avril 2019, mesurant 351 mm (longueur à la fourche [Lf]) et âgé de 6 ans (A); et d'un mulot porc capturé sur la Vilaine le 29 avril 2019, mesurant 399 mm (Lf) et âgé de 7+ ans (B).

Source : © EPTB Vilaine



► Anneau hivernal

Figure 2.16. Écaille d'un éperlan capturé dans la partie aval de la Loire le 27 août 2024, mesurant 96 mm (longueur à la fourche [Lf]) et âgé de 0+ an (A); et d'un éperlan capturé dans la partie aval de la Loire le 19 juin 2024, mesurant 190 mm (Lf) et âgé de 1+ an (B).

Source : © U3E

Tableau 2.3. Définition du type de saumon en fonction de l'âge en mer (Baglinière *et al.*, 2022) et du type de truite de mer en fonction de l'âge marin de première reproduction (Richard et Baglinière, 1990).

Saumon		Truite de mer ^c	
Âge de mer	Type	Âge marin de première reproduction	Type
1+ an	Castillon* (1HM ^a)	0+ an	0
2 ans	Petit saumon de printemps (PHM ^b)	1+ an	1
2+ ans	Petit saumon d'été (PHM)	2+ ans	2
3 ans	Grand saumon de printemps (PHM)		
2 ^e R	2 ^e remontée, fraies multiples (courte, longue et très longue absence)		

^a 1HM : un hiver de mer ; ^b PHM : plusieurs hivers de mer ; ^c Chez la truite de mer aux latitudes de la France hexagonale, aucun individu ne séjourne trois ans en mer.

Ainsi, pour une truite de mer ayant passé deux ans en eau douce avant la migration en mer et quelques mois en mer avant son retour en rivière, l'âge est noté « 2.0+ » avec un point séparant les deux âges. Pour un poisson ayant passé un an en eau douce avant la migration en mer et un an et demi en mer avec une première reproduction en rivière après un séjour de quelques mois en mer (0+), l'âge est noté « 1.1+1 », le dernier « 1 » correspondant au premier hiver où le poisson s'est reproduit après son retour en rivière (figure 2.17). De même, pour un saumon ayant passé un an en eau douce et un an et quelques mois en mer, l'âge est noté « 1.1+ ». Pour un poisson ayant passé deux ans en eau douce et deux ans en mer, l'âge est noté « 2.2 » (figure 2.18). Pour un saumon ayant passé deux ans en eau douce, un an et quelques mois en mer avant une première reproduction et revenant une seconde fois en rivière après une courte absence, l'âge est noté « 2.2+2 », le dernier « 2 » correspondant au second hiver où le poisson s'est reproduit après son retour en rivière. Enfin, pour un poisson ayant séjourné un an en eau douce et deux ans en mer avant une première reproduction et revenant une seconde fois en rivière après une longue absence, l'âge est noté « 1.43 », le « 4 » correspondant au temps total du séjour marin et le « 3 » au troisième hiver où le poisson s'est reproduit après son retour en rivière.

Si l'estimation de l'âge à partir des écailles reste dans l'ensemble un exercice relativement facile chez les espèces présentées, il n'en reste pas moins que des difficultés de lecture subsistent. Ces difficultés sont de différents ordres, allant de l'absence de structures saisonnières ou annuelles à la formation de structures atypiques à la surface de l'écaille en passant par leur multiplicité, leur superposition ou leur disparition par érosion de l'écaille. Ainsi, des anneaux supplémentaires peuvent apparaître sur les écailles de juvénile de saumon lors de la période de fonte des neiges sur les Gaves (Baglinière *et al.*, 2022), sur celle des alosons lors des périodes de crues (cas du Maroc ; Baglinière *et al.*, 2001) et sur des écailles de truite lors de leur manipulation (Baglinière *et al.*, 2020). Elles rendent alors difficile l'estimation de l'âge, conduisant à une sous- ou surestimation. Ces difficultés peuvent être liées à la variabilité des conditions de milieu (ressources trophiques et conditions climatiques) qui impactent la croissance

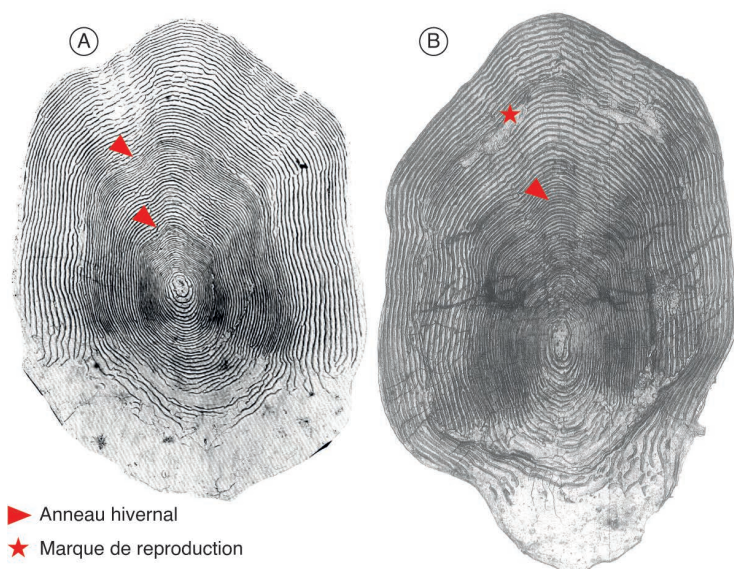


Figure 2.17. Écaille d'une truite de mer capturée sur le gave d'Oloron le 9 août 2011, mesurant 390 mm (longueur à la fourche [Lf]) et âgée de 2 ans d'eau douce et de 0+ an de mer (2.0+) (A); et d'une truite de mer capturée sur la Sélune le 12 juin 2001, mesurant 430 mm (longueur totale [Lt]) et âgée de 1 an d'eau douce et de 1 an et demi en mer, avec une première reproduction à un an de mer (1.1+1).

Source : © U3E

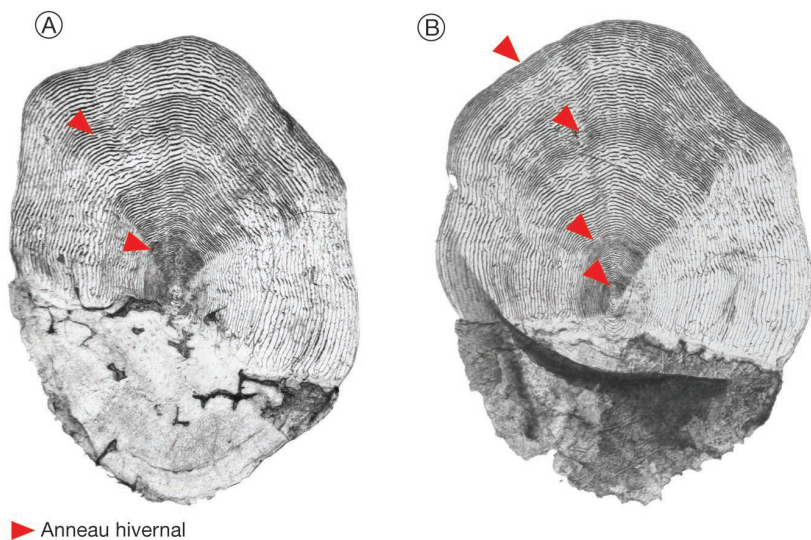


Figure 2.18. Écaille d'un saumon capturé sur le Scorff le 17 juillet 2013, mesurant 603 mm (longueur à la fourche [Lf]) et âgé de 1 an d'eau douce et 1+ an de mer (1.1+) (A); et d'un saumon capturé sur le Scorff le 6 mai 2018, mesurant 718 mm (longueur totale [Lt]) et âgé de 2 ans d'eau douce et de 2 ans de mer (2.2) (B).

Source : © U3E

du poisson et dont l'effet se voit souvent renforcé par l'impact du changement global. Mais ces difficultés dépendent également de l'espèce, de la population, de l'âge et aussi du sexe, les femelles étant en moyenne plus âgées que les mâles, voire de l'écaille elle-même. Chez les salmonidés, ces difficultés d'interprétation restent limitées même si, chez la truite de mer, l'interprétation des écailles est plus délicate que chez le saumon en raison de la très grande plasticité de cette espèce (différentes formes biologiques, retour possible en rivière sans reproduction, itéroparité) (Baglinière *et al.*, 2020). Il faut cependant noter la difficulté à connaître l'âge de première remontée d'un saumon compte tenu du fort taux d'érosion de l'écaille lors de la reproduction (possible sous-estimation d'un an) (Baglinière *et al.*, 2022). Ces difficultés restent limitées chez l'éperlan en raison de la grande taille de l'écaille et de sa faible longévité à nos latitudes (3-4 ans) (Teichert et Rochard, 2020), renforçant d'autant la performance de l'outil scalimétrique chez cette espèce (Masterman, 1913 ; Hutchinson, 1983 ; Lardeux, 1986). En revanche, il existe deux difficultés majeures chez le mulot, pouvant entraîner une sous-estimation de l'âge : (i) le premier anneau hivernal n'est pas toujours visible sur l'écaille des juvéniles (Quignard et Authem, 1981 ; Almeida *et al.*, 1995 ; Lemonier, 2019), et (ii) le centre de l'écaille et les premiers *circuli* disparaissent chez les individus âgés et sont remplacés par un espace granulé, pouvant effacer le ou les deux premiers anneaux hivernaux (figure 2.19, A) (Quignard et Authem, 1981 ; Libovarsky, 1976 ; Lemonier, 2019).

Enfin, les écailles d'aloses sont certainement les plus difficiles à interpréter pour plusieurs raisons : des anneaux hivernaux imperceptibles, voire même absents, en particulier le premier (observation la plus fréquente chez l'alose agone ; figure 2.19, B), un phénomène d'érosion de l'écaille pouvant être très important chez les individus âgés et entraîner une sous-estimation pouvant atteindre deux ans (Baglinière *et al.*, 2001) et enfin une variabilité structurelle inter-écaille caractéristique du genre *Alosa* (Mennesson-Boisneau *et al.*, 1986).



Figure 2.19. Principale difficulté pour estimer l'âge : (A) chez le mulot porc, présence d'une partie granulée au centre de l'écaille qui occulte le ou les deux premiers anneaux ; et (B) chez l'alose agone, impossibilité de détecter le premier anneau hivernal, voire tous les anneaux.

Source : (A), © EPTB Vilaine ; (B), © U3E

Pour pallier ces possibles difficultés, mesurer le taux d'erreur et aboutir à un bon niveau de précision, il importe avant tout de pouvoir examiner

au minimum quatre écailles par poisson et de répéter l'exercice de lecture (même lecteur ou un autre lecteur, voire plusieurs). Il convient également de bien adapter la méthode scalimétrique à chaque espèce et de disposer lors de l'examen des écailles de toutes les informations nécessaires (caractéristiques biologiques, environnementales et mésologiques). De plus, des critères d'interprétation des écailles ont été établis au niveau national pour les espèces chez lesquelles les écailles sont largement utilisées, à savoir les salmonidés (Baglinière, 1985; Baglinière *et al.*, 2020 et 2022) et les alosinés (Baglinière *et al.*, 2001). Ces critères ont été standardisés au niveau international pour les aloses (Baglinière *et al.*, 2001) et le saumon atlantique (ICES, 1984, 1988, 2011b et 2013; Shearer, 1992) qui reste de très loin l'espèce dont les écailles ont été le plus étudiées. Néanmoins, le risque d'erreur d'attribution de l'âge existe. De nombreuses méthodes ont été mises au point pour estimer cette incertitude. Les plus utilisées restent celles permettant de comparer les estimations d'âge entre plusieurs lecteurs, en prenant en compte le pourcentage d'agrément, l'erreur moyenne en pourcentage et le coefficient de variation (Vitale *et al.*, 2019).

Une autre solution pour pallier ces difficultés est la validation de l'outil scalimétrique par des méthodes complémentaires qui restent indispensables (Ombredane et Baglinière, 1992). La méthode de validation la plus directe et la plus performante reste le suivi de poissons marqués (CMR) (Riffart *et al.*, 2006; Baglinière *et al.*, 2021) permettant de définir des collections de référence. En particulier, le marquage par PIT-tag (petit cylindre de 10 x 2,2 mm) employé depuis plus de trente ans est une technique qui n'altère pas le taux de croissance et peut être utilisée sur des poissons à partir d'environ six centimètres (Acolas *et al.*, 2007). De fait, cette technique de suivi individuel s'est largement répandue pour analyser les stratégies d'histoire de vie et leurs évolutions (Acolas *et al.*, 2012). Elle permet de valider la clé taille-âge établie à partir de l'examen des écailles pour une population donnée. D'autres techniques de marquage peuvent être envisagées, telles que le fluoromarquage avec des colorants vitaux comme l'alizarine (Caudron et Champigneulle, 2006).

Il existe également d'autres méthodes dites de vérification ou de validation semi-directes. La plus employée consiste à examiner pour un même individu d'autres structures dures, osseuses ou non. Chez les poissons amphihalins, c'est généralement l'otolithe⁷ qui est utilisée que ce soit chez la truite (Baglinière *et al.*, 2020), les aloses (Taverny, 1991; Mennesson-Boisneau et Baglinière, 1992) ou l'éperlan (Lardeux, 1986; Sendek et Bogdanov, 2019; Nguyen Hai Nam *et al.*, 2021 pour *Osmerus dentex*). Il s'agit d'un bon outil complémentaire de l'écaille pour confirmer l'âge individuel et réduire l'incertitude d'estimation, surtout chez les individus les plus âgés, dans la mesure où il n'y a ni phénomène d'érosion, ni de régénération dans l'otolithe (Baglinière *et al.*, 1986). De plus, l'otolithe apparaît chez le poisson dès le stade œuf (Baillon, 1992) alors que les premières écailles apparaissent au stade alevin (Ombredane et Baglinière, 1992). Ces méthodes de vérification peuvent aussi coupler l'outil scalimétrique avec une méthode statistique (souvent la méthode Bhattacharya [1967]) comme dans le cas du mulot (Fehri-Bedoui et Gharbi, 2005; Kraljevic *et al.*, 2011). Enfin, cette validation semi-directe de la méthode scalimétrique peut se trouver renforcée en utilisant à la fois l'otolithe et cette méthode statistique (Lardeux, 1986; Mennesson-Boisneau *et al.*, 1986).

7. Chez le saumon de la Baltique, la collecte d'otolithes est prévue pour améliorer l'estimation de l'âge faite à partir des écailles (ICES, 2003).

Estimation de la croissance

Outre l'âge, l'examen des écailles permet la reconstitution rétrospective de la croissance d'un individu. On peut distinguer deux approches.

– La première, et de loin la plus utilisée, consiste à rétrocalculer les tailles du poisson à différentes périodes de sa vie ou à des âges antérieurs à sa capture. Les estimations sont faites à l'aide de modèles basés sur l'existence d'une relation, très souvent isométrique, entre l'accroissement de l'écaille (R_e) et l'allongement du poisson (L), par le rapport de la distance du focus à l'*annulus* à l'âge i (R_i) à celle du rayon de l'écaille à la capture (R_c), donnant une relation $L = f(R)$ (figure 2.20). Mais il existe un léger décalage entre ces deux accroissements dans la mesure où l'écaille n'apparaît pas chez le poisson dès l'éclosion. Ainsi, chez l'éperlan, les premières écailles apparaissent à une taille (L_t) de 25 mm (Lardeux, 1986), tandis qu'elles apparaissent à une taille de 23 mm chez la truite commune (Baglinière et Maisse, 1990). Cette relation taille écaille-individu n'est pas linéaire chez les salmonidés dans la mesure où ces espèces marquent différemment leurs conditions de croissance en rivière et en mer, ce qui se traduit par des phases eau douce et marine bien distinctes sur leurs écailles. Ces estimations de croissance peuvent également se complexifier lorsqu'il y a eu une ou plusieurs reproductions entraînant un phénomène d'érosion de l'écaille. C'est notamment les cas des salmonidés et des aloses.

Le principe est d'établir la relation entre la taille du poisson (L) et celle de son écaille (R) avec :

L_i = longueur du poisson à l'âge i
 L_c = longueur du poisson à la capture
 R_i = rayon de la pièce osseuse à l'*annulus* i
 R_c = rayon de la pièce osseuse à la capture

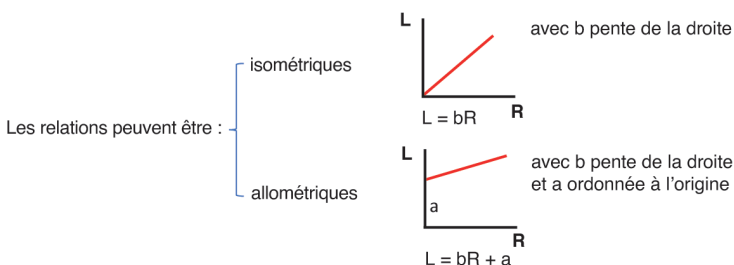
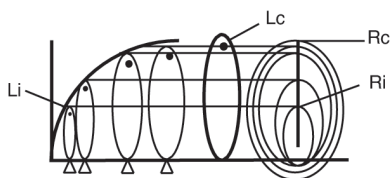


Figure 2.20. Principe du rétrocalcul des tailles.

Source : © J.-L. Baglinière

Ces méthodes de rétrocalcul peuvent être scindées en deux grands groupes (Francis, 1990 ; Ombredane et Baglinière, 1992 ; Folkvord et Mosegaard, 2002) :

- les méthodes dites « par régression », qui consistent à appliquer la relation $L = f(R)$ établie, sans tenir compte de la taille de l'écaille (R_c) et de la longueur du poisson (L_c) à la capture ;
- les méthodes dites « proportionnelles », qui tiennent compte des déviations liées à la taille de l'écaille et à la longueur du poisson à la capture.

Ces modèles de rétrocalculs ont été et sont encore largement utilisés chez les salmonidés (Baglinière et Maisse, 1985 ; Baglinière et Ombredane, 1990 ;

Beall *et al.*, 1992 ; Rivot *et al.*, 2009), les aloses (Douchement, 1981 ; Aprahamian, 1982 ; Taverny, 1991 ; Sabatié, 1993), l'éperlan (Lardeux, 1986) et le mulot porc (Quignard et Authem, 1981 ; Le Mao, 1985 ; Hotos, 2003 ; Mili *et al.*, 2015 ; Lemonier, 2019 ; Salman *et al.*, 2022).

La validation de ces modèles peut se faire en comparant les tailles rétrocalculées à celles directement mesurées les années précédentes (Douchement, 1981 ; Aprahamian, 1982 ; Lardeux, 1986 ; Taverny, 1991 ; Sabatié, 1993). Cependant, comme pour l'âge, la validation la plus performante de modèles de rétrocalcul passe par l'utilisation de poissons marqués (Heidarsson *et al.*, 2006). Néanmoins, cette reconstitution rétrospective de la courbe de croissance, qui nécessite une localisation précise des anneaux d'âge, semble dépendre plus du paramètre « poisson » (variabilité inter-individuelle) que du paramètre « écaille » (variabilité intra-individuelle), de l'expérience et de la compétence du lecteur (Aulus-Giacosa *et al.*, 2019).

– La seconde méthode pour analyser la croissance rétrospective consiste à comptabiliser le nombre de *circuli* déposés⁸, et/ou à mesurer l'espacement inter-*circuli* sur une partie de l'écaille correspondant à une phase de vie (avant ou après maturité sexuelle, séjour en eau douce ou marin) afin, par exemple, de comparer son évolution dans le temps (Todd *et al.*, 2020 ; Tréhin *et al.*, 2021). Cette méthode est plus directe, car elle ne suppose pas de rétrocalcul de la taille du poisson à un instant « t » à partir de la taille de l'écaille. Cette dernière, ou alternativement l'incrément de croissance réalisé entre deux phases du cycle de vie, est alors considérée comme une approximation directe de la taille du poisson, ou respectivement de la croissance réalisée entre les phases étudiées. Cette méthode fait cependant l'hypothèse d'une relation isométrique entre la taille de l'écaille et celle de l'individu. Cette hypothèse a été validée chez le saumon atlantique (Burton *et al.*, 2024), pour lequel les auteurs ont, par ailleurs, montré que la relation ne variait pas selon l'âge à la maturité. En revanche, la taille des écailles varie avec l'âge à la maturité, les individus atteignant la maturité à un âge plus élevé ayant des écailles plus petites. De ce fait, il n'est pas recommandé d'utiliser de façon directe la taille de l'écaille comme approximation de la taille du corps lorsque l'on souhaite étudier la relation entre croissance et âge à la maturité.

Par ailleurs, pour augmenter le niveau de précision de ce type d'approche, certains auteurs recommandent de prendre en compte à la fois le nombre de *circuli* et également leur espacement sur quatre à cinq écailles différentes (Haraldstad *et al.*, 2016). Cependant, une étude plus récente montre que la variabilité inter-individuelle (entre poissons) est très supérieure à la variabilité intra-individuelle (entre les écailles d'un même poisson), justifiant l'utilisation d'une seule écaille (Tréhin, 2022).

Enfin, très récemment, une nouvelle approche semi-automatique de l'analyse des patrons de croissance enregistrés sur les écailles de poisson a été développée. Un algorithme déroule radialement les motifs le long d'une série de transects depuis le centre au bord de l'écaille. Une transformée de Fourier à fenêtre glissante est utilisée pour produire un spectrogramme pour chaque transect échantillonné de l'image de l'écaille. Cette approche semi-automatique quantifie les patrons de croissance en utilisant l'ensemble de l'image de l'écaille plutôt qu'un seul transect et offre la possibilité d'analyser de manière

8. Il a été montré chez le saumon atlantique que le taux de dépôt des *circuli* dépendait de la température et du régime alimentaire et était généralement proportionnel à la croissance des poissons, mais avec un certain découplage de la relation à 15 °C (Thomas *et al.*, 2019).

plus robuste les patrons de croissance individuelle. Elle supprime toutes les interventions de l'opérateur humain et permet de traiter de grands ensembles de données d'images d'écaillés de poisson (Chaput et Chaput, 2024).

Applications écologiques de l'estimation de l'âge et de la croissance

L'estimation de l'âge et de la croissance permet d'établir des structures démographiques, des clés taille-âge et des courbes de croissance, éléments indispensables pour connaître le fonctionnement d'une population d'une espèce à un instant donné ainsi que son évolution spatio-temporelle (Mahé *et al.*, 2021). Ainsi, lorsque les écaillés sont rassemblées sous forme d'une collection et d'une banque de données avec les caractéristiques du poisson et son origine géographique, cet archivage permet de constituer un jeu de données historiques pertinent pour étudier sur le long terme les réponses des populations de migrateurs amphihalins face à l'impact du changement global et aux travaux impactant la libre circulation dans les cours d'eau. Ainsi, récemment, un centre de ressources biologiques Colisa (pour *COLlection of Ichthyological SAmples*) du pilier Environnement de l'infrastructure de recherche RARE (Ressources Agronomiques pour la Recherche) a été créé au niveau national et rassemble plus de 200 000 écaillés⁹ (Marchand *et al.*, 2022). De même, à l'étranger, de nombreux jeux de données intégrant les écaillés ont été archivés (Erkinaro *et al.*, 2018 ; Bradbury *et al.*, 2021).

En considérant les groupes d'âge de mer, l'utilisation de ce jeu de données national chez le saumon a permis d'analyser l'évolution des caractéristiques migratoires des populations françaises sur la période 1987-2013. Les résultats montrent des changements phénotypiques se traduisant par une diminution de la taille, mais surtout du poids des adultes, et plus spécifiquement de la composante castillon (1+ an de mer), en lien avec le changement global (Bal *et al.*, 2017). De même, l'utilisation de cette collection d'écaillés pour la truite de mer sur la période 1984-2022 a permis de constater un rajeunissement de l'âge de première remontée des géniteurs de la rivière Bresle (nord de la France) entraînant de fait une diminution de la taille moyenne de la population d'adultes (Josset *et al.*, 2024). En Finlande et en Norvège, l'analyse de 154 000 écaillés de saumons provenant de la collection d'écaillés archivées sur la rivière Teno a montré, sur 40 ans, la préservation chaque année d'un très fort recoupelement générationnel, suggérant un maintien de la diversité génétique et de la résilience de la population (Erkinaro *et al.*, 2018).

Concernant l'estimation de la croissance, l'utilisation d'un modèle de rétrocalcul par régression a montré que, sur la période 1972-2005, la diminution de l'âge d'eau douce des juvéniles de saumon sur le Scorff (rivière de Bretagne Sud) peut être considérée comme une réponse au changement climatique (augmentation de la température de l'eau annuelle) et/ou à l'augmentation de la productivité du cours d'eau se traduisant par un enrichissement en carbone 13 des écaillés, mis en évidence par analyse isotopique (Rivot *et al.*, 2009).

9. Ces écaillés ont été récoltées par trois unités de recherche INRAE travaillant en écologie aquatique et par le Pôle Office français de la biodiversité [OFB]-Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement [INRAE]-Institut Agro-Université de Pau et des Pays de l'Adour [Uppa] pour la gestion des migrateurs amphihalins dans leur environnement (Miamé), sur plus de 50 ans et dans des milieux très différents. 26 espèces sont concernées, avec une forte dominance des salmonidés et des aloses.

Par ailleurs, l'évolution de la croissance a aussi été analysée par le dénombrement des *circuli* et la mesure de leur espacement, à partir de collections d'écaillés de saumons de différentes populations, et sur des périodes allant de 18 ans à 51 ans. Les résultats ont montré que la croissance marine lors de la première année en mer était en baisse (Todd *et al.*, 2020 ; Tréhin *et al.*, 2021) et que cette croissance en fin de première année marine contrôle la survie du saumon en mer (Peyronnet *et al.*, 2007). Ainsi, cette baisse de croissance se traduisait par celle du taux de retour en rivière des adultes (Grégoire *et al.*, 2020). De même, chez la truite de mer, l'analyse de la mesure de chaque zone de croissance et du dénombrement des *circuli* associés, sur une période de 12 ans, a permis de montrer que les individus sauvages seraient mieux adaptés à des conditions environnementales changeantes que ceux d'origine domestique (Lejk *et al.*, 2021).

3. Autres utilisations de l'écaille

Reconnaissance d'espèces, de formes biologiques, de poissons d'origine domestique et discrimination des stocks

La forme et les structures superficielles de l'écaille peuvent constituer des éléments importants pour l'identification des espèces, la distinction des formes biologiques d'une même espèce et entre poissons d'origine sauvage et domestique, et enfin pour la discrimination des stocks ou des populations.

Reconnaissance d'espèces et d'hybrides

Les premières études fondamentales sur la morphologie et la classification des écailles de Poissons et Agnathes furent effectuées par Agassiz (1833) et Baudelot (1873) (cité dans Burdak [1986]), puis par Bertin (1958). De fait, les différences dans la forme, la structure et les ornementsations des écailles des sept espèces étudiées permettent dans un premier temps de reconnaître les genres *Salmo*, *Alosa*, *Chelon* et *Osmerus*. Cette reconnaissance est largement facilitée par le guide publié par Baglinière et Le Louarn (1987) et présentant les caractéristiques des écailles des 41 espèces de poissons d'eau douce (y compris les espèces amphihalines) les plus communes rencontrées en France.

L'analyse des écailles montre de très nettes différences entre le saumon atlantique et le saumon rose (*Oncorhynchus gorbuscha*)¹⁰ qui appartiennent à deux genres de la famille des salmonidés. Le saumon rose, espèce du Pacifique devenue invasive, est apparu dans quelques cours d'eau du nord-ouest de la France en 2017 et 2021 suite à son introduction dans les fleuves de la péninsule de Kola (mer de Barents et mer Blanche) dans les années 1950 et son maintien depuis 1985 (Beaulaton *et al.*, 2021). Trois différences importantes existent entre les écailles des deux espèces : (i) l'écaille est beaucoup plus petite chez le saumon rose ; (ii) la zone de plus faible croissance située au centre de l'écaille du saumon rose correspond à la période de dévalaison et de séjour en estuaire et non pas à la phase de croissance en eau douce comme chez le saumon atlantique, puisque le juvénile dévale en mer peu de temps après l'émergence ; (iii) en phase marine, les *circuli* déposés sont de la même épaisseur, mais sont souvent discontinus chez le saumon atlantique (figure 3.1) (Baglinière *et al.*, 2022).

De même, c'est en premier lieu l'examen de l'écaille d'un gros salmonidé pris dans le Rhône en juillet 1999, qui a permis de l'identifier comme un saumon âgé d'un an d'eau douce et deux ans de mer, alors que cette espèce est absente du bassin méditerranéen. La reconnaissance de l'espèce a ensuite été validée génétiquement à partir d'un échantillon d'écaille et l'utilisation de marqueurs microsatellites (Baglinière *et al.*, 2002).

L'examen des écailles permet également pour un même genre de différencier les espèces. Si le saumon et la truite de mer se distinguent à partir d'un certain nombre de caractéristiques morphologiques, les deux espèces se singularisent

10. Cette distinction se fait dans un premier temps à partir de critères morphologiques et méristiques* (Baglinière *et al.*, 2022).

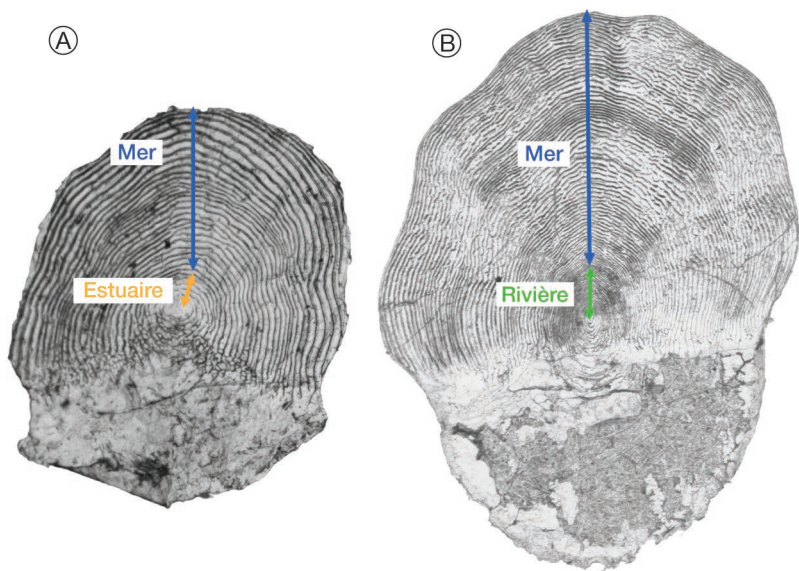


Figure 3.1. Différences entre l'écaille d'un saumon rose pris sur la Bresle le 12 juillet 2021, mesurant 443 mm (longueur à la fourche [Lf]) (A), et l'écaille d'un saumon atlantique pris sur la Bresle le 31 juillet 2018, mesurant 593 mm (Lf) (B).

Source : (A), © Quentin Josset, Office français de la biodiversité (OFB) ; (B), © U3E

également par des différences dans la structure et la taille de leurs écailles au stade adulte (Baglinière *et al.*, 2020) : (i) pour des individus de tailles identiques, une plus grande écaille chez le saumon ; (ii) des *circuli* marins épais et très souvent discontinus chez le saumon alors qu'ils sont continus et plus fins chez la truite de mer ; (iii) un espacement inter-*circuli* marin généralement plus important chez le saumon ; (iv) une marque de reproduction moins prononcée chez la truite de mer avec souvent, chez les individus de grandes tailles, une très forte réduction du champ postérieur de l'écaille (figure 3.2, A et B).

Il est également possible de distinguer à partir des écailles les deux espèces d'aloses qui cohabitent dans de nombreux cours d'eau de la façade Manche-Atlantique. En règle générale, l'écaille de l'alose feinte est plus petite (âge de première remontée plus jeune), avec un réseau de *circuli* moins dense donnant une impression de clarté à l'écaille. Enfin, chez cette espèce, la présence d'au moins deux marques de reproduction sur l'écaille est un critère fortement discriminatoire, une telle présence chez la grande alose restant un cas extrêmement rare (Jeannot, communication personnelle).

Il en est de même pour les mugilidés chez lesquels la forme de l'écaille, indépendamment de la zone de prélèvement, et associée à la taille du poisson, a permis de différencier deux espèces euryhalines* vivant en sympatrie* : *Mugil cephalus* (Linnæus, 1758) et *Mugil curema* (Valenciennes, 1836) (Ibanez et O'Higgins, 2011).

En revanche, l'examen de l'écaille ne permet pas la distinction des individus hybrides qu'ils proviennent du croisement entre la grande alose et l'alose feinte ou entre le saumon atlantique et la truite commune (Baglinière *et al.*, 2001 et 2020). Chez les salmonidés, c'est en partie par l'extraction de l'ADN issu des écailles qu'a été identifié un marqueur microsatellite permettant la reconnaissance des hybrides et des espèces parentales (Perrier *et al.*, 2011a).

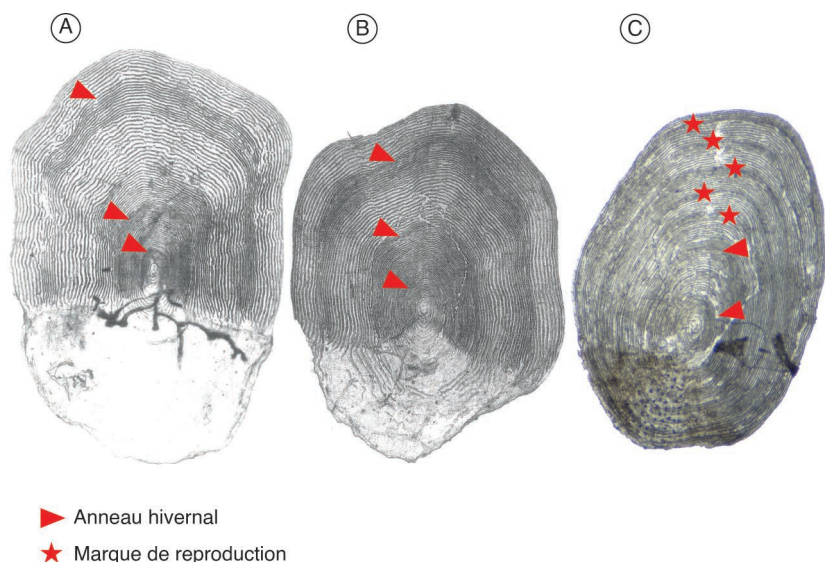


Figure 3.2. Différences entre l'écaille d'un saumon atlantique (A), d'une truite de mer (B) et d'une truite de rivière (C) pour un poisson de taille équivalente et de même âge pour le saumon et la truite de mer.

(A) Saumon capturé sur le Scorff, mesurant 570 mm (longueur totale [Lt]) et âgé de 2.1+ ans; (B) Truite de mer capturée sur l'Aber-Ildut, mesurant 520 mm (Lt) et âgée de 2.1+ ans; (C) Truite de rivière capturée sur l'Isole, mesurant 520 mm (longueur à la fourche [Lf]) et âgée de 7+ 34567 ans avec cinq marques de reproduction.

Source : © U3E

Distinction entre formes biologiques

L'examen des écailles fournit un diagnostic utile pour distinguer les individus de grande taille de formes rivière et mer de la truite. Ainsi, cet examen a permis de corriger le taux d'erreur d'appréciation visuelle qui peut atteindre plus de 33 % entre les formes rivière et marine (Baglinière *et al.*, 2000). Plusieurs différences apparaissent entre les écailles de ces deux formes (Baglinière *et al.*, 2020) : (i) une augmentation de l'espacement inter-circuli observé chez la truite de mer correspondant à la phase marine après une zone à faible croissance située au centre de l'écaille correspondant au temps de séjour du juvénile en rivière; (ii) une distribution beaucoup plus régulière des anneaux hivernaux chez la forme rivière (des phases de croissance peuvent être plus marquées pour les truites des grands fleuves); (iii) les marques de reproduction en général plus prononcées chez la forme marine, mais beaucoup moins nombreuses que chez la forme rivière (figure 3.2, B et C).

Poissons d'origine domestique

Les pratiques encore actuelles de déversement de poissons d'origine domestique ne concernent que le saumon et la truite. En effet, il n'y a pratiquement pas d'élevage d'aloses en pisciculture (excepté sur le système fluvio-estuarien de la Gironde Garonne Dordogne et le Rhin allemand) et aucun pour le mulot et l'éperlan, même s'il a été montré récemment que cette espèce pouvait s'élever en pisciculture à partir d'œufs embryonnés (McCarthy *et al.*, 2019). Ces déversements d'individus, auxquels peuvent s'ajouter ceux échappés de pisciculture et de fermes aquacoles, font que l'on peut se retrouver confronté à l'analyse

d'écailles de saumons ou de truites d'origine domestique. En règle générale, on reconnaît l'écaille d'un poisson domestique soit par la présence de fortes disparités de croissance, soit par l'impossibilité d'identifier l'anneau hivernal en raison d'une croissance continue (Fiske *et al.*, 2005 ; Diserud *et al.*, 2019). De plus, l'écaille peut avoir une forme irrégulière et le phénomène de régénération est souvent important (figure 3.3). Néanmoins, la diminution du nombre de manipulations dans les fermes aquacoles entraîne une baisse de ce taux de régénération qui devient un critère moins fiable pour distinguer individus sauvages et individus domestiques (Fiske *et al.*, 2005). Ces structures atypiques sont généralement visibles sur la zone de croissance en rivière de l'écaille chez les poissons élevés en pisciculture et déversés au stade juvénile (souvent smolt*) (Shearer, 1992 ; Hiilivirta *et al.*, 1998 ; Niemelä *et al.*, 2016 ; Baglinière *et al.*, 2022). En revanche, chez le saumon comme chez la truite, la phase marine d'un poisson d'élevage est indiscernable de celle d'un poisson sauvage excepté pour les individus provenant de fermes aquacoles marines (Baglinière *et al.*, 2020 et 2022).

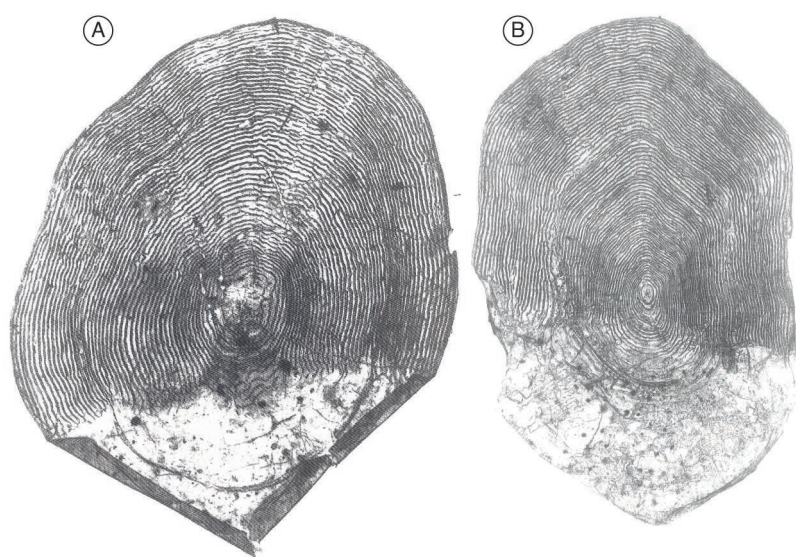


Figure 3.3. Écaille d'un saumon adulte (A) et d'une truite de mer (B) issus de fermes marines, dont l'âge est difficile, voire impossible, à estimer.

Source : © U3E

Discrimination de stocks ou populations

Le but de la discrimination des stocks est, à partir de critères fiables, de reconnaître l'origine géographique de plusieurs populations d'une même espèce qui peuvent se mélanger à un moment donné au cours de leur cycle biologique. Dans ce type d'approche, les écaillles ont été utilisées dès la décennie 1960 chez le saumon du pacifique (*Oncorhynchus keta*). Cette méthode de discrimination des stocks à partir des écaillles a été validée dans le même temps à l'aide du marquage et de la recapture d'individus de différentes populations (Tanaka *et al.*, 1969).

Chez le saumon, l'examen des écaillles d'adultes permet de différencier les populations de saumons de la mer Baltique des autres populations. De faibles croissances marines lors de la première année, en raison des faibles

températures, peuvent alors générer quelques difficultés à distinguer la fin de la phase eau douce du début de la phase marine (figure 3.4) (Shearer, 1992 ; Baglinière *et al.*, 2022). Ainsi, les critères établis pour le saumon au niveau international ne peuvent être utilisés pour les stocks de la Baltique (ICES, 2000).

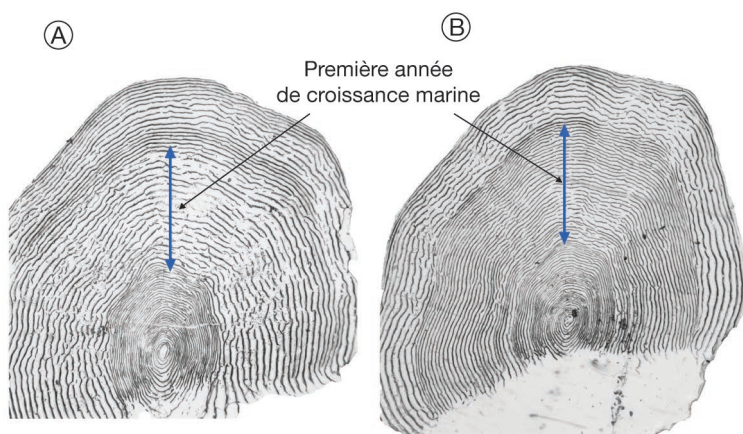


Figure 3.4. Écaille d'un saumon capturé sur la rivière Teno (mer de Barents, océan Arctique) mesurant 550 mm (Lt) et âgé de 6.1+ ans (A) et d'un saumon capturé sur la Torniojoki (golfe de Botnie, mer Baltique) mesurant 580 mm (Lt) et âgé de 4.1+ ans (B).

Source : © Natural Resources Institute Finland (Luke)

Plus généralement, la forme (traitement par analyse d'image, voire utilisation de l'intelligence artificielle) et le comptage des *circuli* sur le plus grand axe longitudinal de l'écaille (arrêt hivernal *versus* période de croissance estivale, séjour en rivière *versus* séjour en mer) ont été utilisés pour discriminer les stocks de saumon provenant de continents différents (Europe et Amérique du Nord : Reddin [1986]), de rivières d'un même continent (Europe : Pontual et Prouzet [1988]) ou de cours d'eau d'un même pays (France : Prévost [1987]). Les taux de discrimination sont élevés, souvent supérieurs à 50 %, et peuvent atteindre 98 %. La forme de l'écaille apparaît donc comme un facteur fortement discriminant entre les stocks (Reddin *et al.*, 1992). Le saumon atlantique, par rapport aux autres amphihalins, est l'espèce pour laquelle les performances de discrimination sont les plus élevées à partir des écailles (Ombredane et Baglinière, 1992).

Chez les aloses, le nombre de scutelles* prépelviennes et postpelviennes et le nombre d'écailles sur la ligne longitudinale (pouvant être utilisées pour l'estimation de l'âge et de la croissance) sont parmi les critères méristiques largement utilisés dans les études de discrimination des stocks d'aloise (Sabatié *et al.*, 2000). Mais devant le fort polymorphisme de ces espèces (Baglinière, 2000), ces études morphologiques ont été abandonnées au profit d'études génétiques, de nos jours plus faciles à mettre en œuvre pour le traitement d'un grand nombre d'échantillons.

Utilisation des écailles en génétique des populations

Les écailles sont de plus en plus utilisées pour les études génétiques. Il est en effet possible d'extraire de l'ADN à partir du mucus et des cellules épithéliales

restées sur l'écaille et de l'analyser par des outils moléculaires. Néanmoins, la quantité d'ADN récoltée est faible comparativement aux nageoires. Ainsi, ces tissus doivent être préférés aux écailles dans le cas d'analyses avec des techniques récentes (séquençage de génome, par exemple) qui nécessitent de grandes quantités d'ADN (Evanno, communication personnelle). Par ailleurs, l'ADN extrait d'écailles archivées peut être dégradé, ce qui empêche son amplification fiable (Quéméré *et al.*, 2014). Cependant, l'utilisation des écailles en génétique des populations reste intéressante, car c'est une méthode non invasive à la différence de l'utilisation des otolithes, des vertèbres et de certains tissus à l'exception des nageoires sur lesquelles sont réalisées des biopsies qui n'entraînent aucune mortalité. Par ailleurs, de plus en plus de collections d'écailles s'ouvrent à l'extérieur (données publiques), ce qui permet d'envisager des études génétiques rétrospectives et d'analyser les réponses des populations et des individus au changement global et à l'impact des activités humaines.

Ainsi, pour s'assurer du bon emploi des écailles dans le cadre d'analyses génétiques, deux conditions restent impératives lors du prélèvement des écailles :

- nettoyer systématiquement, avant et après chaque prélèvement, l'outil utilisé pour un individu ;
- mettre les écailles dans un sachet papier — ce qui assure une bonne conservation du matériel osseux et de l'ADN — dans un local ventilé et à température stable (Marchand *et al.*, 2022).

L'emploi des écailles dans les études génétiques nécessite leur destruction, ce qui oblige lors du prélèvement à prendre un maximum d'écailles de façon à permettre, dans le même temps, les études démographiques. Il faut cependant noter que si des écailles régénérées sont prélevées, elles peuvent être utilisées pour les études génétiques alors qu'elles ne permettent généralement pas l'estimation de l'âge et de la croissance.

Ces analyses génétiques faites à partir des écailles ont concerné essentiellement les salmonidés. Citons les résultats de quelques études.

- Cinq unités génétiques homogènes chez le saumon ont été identifiées au niveau national (Perrier *et al.*, 2011b). La prise en compte d'écailles archivées sur quatre décades a montré, d'une part, une baisse de la différenciation génétique entre ces cinq unités, liée à l'impact des déversements d'individus domestiques et, d'autre part, un potentiel de résilience des populations non impactées par ces déversements (Perrier *et al.*, 2013).

- Il a été montré une origine diverse chez les saumons adultes capturés en Seine après le retour de l'espèce à la fin de la décennie 1990. Ces poissons provenaient à la fois de stocks locaux (Normandie) et de stocks plus éloignés, Allier et populations étrangères, suggérant un phénomène important de dispersion. Par ailleurs, cette étude constituait le premier exemple de recolonisation par le saumon d'un grand bassin fluvial où la population était éteinte, et sans déversement (Perrier *et al.*, 2010).

- L'assignation génétique de près de 4 000 saumons collectés sur un demi-siècle (1968-2018) à l'échelle de l'aire de répartition en Atlantique Nord à leur région d'origine a montré l'importance de la mer du Labrador et des îles Féroé pour la distribution marine de l'espèce, ainsi que la prédominance de la migration transatlantique des saumons d'Amérique du Nord sur de longues distances (Bradbury *et al.*, 2021).

- L'analyse des populations de truites communes colonisant la façade du nord-ouest de la France sous les formes marine et rivière montre une faible présence de truite de mer en Bretagne (individus à très court séjour marin, de 4 à 6 mois) comparée à celle observée en Normandie (individus à long séjour

marin, de 1 à 2 ans) (Launey *et al.*, 2017). Cette faible présence pourrait être liée à une différence du paysage marin ; les habitats sableux de la Manche orientale constitueraient des zones plus favorables à la dispersion et à la croissance de la truite que les habitats rocheux de la Manche occidentale (Quéméré *et al.*, 2015).

– Un marqueur permettant la détermination du sexe chez le saumon et la truite a été mis au point (Quéméré *et al.*, 2014 ; King et Steven, 2020). Suite à cela, un nouveau protocole pour l'identification du sexe chez le saumon de l'Atlantique a été développé. Il permet à la fois une identification précise du sexe, un diagnostic rapide et applicable à un grand nombre d'échantillons et à l'ADN dégradé comme celui pouvant provenir des écailles archivées (Besnard *et al.*, 2023). Cet outil a permis d'analyser l'évolution du rapport des sexes sur quatre décades dans plusieurs populations de saumons du sud-ouest de l'Angleterre et du nord-ouest de la France, montrant que ce rapport n'avait pas évolué chez les adultes et que la population de smolts était toujours majoritairement constituée de femelles (Nevoux *et al.*, 2020).

Utilisation des écailles en isotopie

Les isotopes stables du carbone (^{12}C , ^{13}C), de l'azote (^{14}N , ^{15}N), de l'oxygène (^{16}O , ^{18}O), de l'hydrogène (^1H , ^2H) et du soufre (^{32}S , ^{34}S) sont couramment utilisés pour étudier les écosystèmes aquatiques, les chaînes trophiques et les origines des poissons (Tomas *et al.*, 2005 ; Feeney *et al.*, 2022). Les isotopes stables d'un même élément existent à l'état naturel dans l'environnement, l'isotope lourd étant souvent le plus rare. Par convention, on exprime en « pour mille » (‰) l'abondance relative de l'isotope rare dans un composé, la notation δ indiquant l'écart par rapport à des standards internationaux (par exemple, 3,4 ‰ $\delta^{15}\text{N}$). L'abondance des isotopes stables variant dans l'environnement, deux échantillons de même nature prélevés dans des milieux ou à des périodes différentes peuvent présenter des valeurs d'écart δ différentes, permettant d'appréhender des évolutions spatio-temporelles (Roussel, 2020).

Ainsi, les études isotopiques des écailles de poisson archivées offrent un potentiel énorme pour compléter des informations sur la biologie et l'écologie des espèces. Mais elles permettent également, et surtout, de développer des rétrospectives à long terme qui fournissent des informations importantes sur la façon dont l'humain a modifié les écosystèmes aquatiques (Guiry et Hunt, 2020). De fait, de telles études se développent fortement actuellement.

Si dans le cadre des études génétiques, les écailles ne doivent surtout pas être nettoyées, c'est l'inverse pour les analyses isotopiques pour lesquelles les écailles doivent être débarrassées de leurs résidus. Ensuite, tout ou partie de l'écaille peut être utilisée selon les besoins et les objectifs de l'analyse. Citons les résultats de quelques études isotopiques réalisées à partir des écailles chez le saumon atlantique, ainsi que deux études concernant le genre *Oncorhynchus*. Toutes ces études concernent uniquement les isotopes du carbone et de l'azote.

– Très peu de programmes de marquage de grande ampleur ont été réalisés en Europe pour identifier les voies de migration et la distribution océanique du saumon. Ainsi, à partir d'une collection d'écailles archivées depuis 44 ans provenant des populations ibériques, des analyses isotopiques comparées à celles effectuées sur d'autres populations de saumons européennes ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) ont montré que les individus venaient s'engraisser près du Groenland à la fois dans les mers du Labrador et d'Irmingier. De plus, les résultats ont permis d'identifier les voies de migration des saumons espagnols qui utilisent

des routes de migration occidentale et non orientale en suivant le courant de l'Atlantique Nord, qui traverse la mer de Norvège (Almodovar *et al.*, 2020).

– Une évaluation rétrospective sur plus de 20 ans de la connectivité migratoire des populations de saumons atlantiques de deux rivières de la mer Baltique a été effectuée par l'analyse des isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) d'écailles en considérant l'origine sauvage ou d'élevage du poisson, afin d'identifier les zones de grossissement marines. Les résultats suggèrent que la mer de Botnie n'est pas une zone importante de grossissement. Les deux populations de saumons présentent une faible connectivité migratoire et une préférence géographique en phase marine plutôt stable, qu'il s'agisse de saumons sauvages ou d'élevage. Enfin, cette étude corrobore les résultats obtenus par le passé avec les marques Carlin (étiquette plastique reliée à un fil métallique ou nylon double, insérée sous la nageoire dorsale du poisson) et illustre les nombreux avantages de l'approche des isotopes stables comparée à la méthode de CMR (Torniainen *et al.*, 2013).

– L'évolution de la composition en isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) issu d'écailles archivées de saumon sur la rivière Saint John (Canada) a été analysée sur une période de plus de 30 ans, en relation avec les variations de la température superficielle marine, afin d'identifier les zones de grossissement marines des saumons adultes de l'Atlantique Nord. Les résultats montrent que le saumon de la rivière Saint John a changé de zone de grossissement en raison du réchauffement marin pour se tourner vers de nouvelles zones plus nordiques (Soto *et al.*, 2023).

– Une étude a été réalisée à partir d'écailles archivées de saumon sockeye (*Oncorhynchus nerka*) provenant de 17 stocks couvrant l'ensemble du Pacifique Nord du fleuve Columbia (états de Washington et Colombie-Britannique) à la péninsule du Kamtchatka (Russie), afin d'identifier la localisation des saumons pendant leur dernière période de croissance en mer. Elle a analysé l'évolution des corrélations existant entre les changements temporels du $\delta^{13}\text{C}$ issu d'écailles et la température de surface de la mer. Des corrélations significatives ont été trouvées pour 7 stocks, permettant d'identifier de probables aires d'alimentation. De plus, des données complémentaires provenant du $\delta^{15}\text{N}$ ainsi que des données antérieures de marquage et de l'analyse de la connectivité ont affiné les estimations de cette distribution. Ces résultats apportent de nouveaux éléments sur la relation existant entre la dynamique des stocks et les conditions océaniques, permettant d'améliorer leur gestion (Espinasse *et al.*, 2020).

– Une étude isotopique réalisée ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) à partir des écailles d'individus de la forme marine de la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) sauvage et d'élevage a montré que les différences dans leurs croissance et survie en mer proviennent davantage de processus écologiques, plutôt que de l'effet de la taille ou de la croissance. Les interactions entre le niveau trophique et la localisation en mer empêchent de déterminer quelles caractéristiques de l'écologie marine diffèrent entre les poissons sauvages et ceux d'élevage. Néanmoins, l'un ou l'autre de ces deux facteurs pourrait résulter de différences dans le bagage génétique et l'histoire de vie de ces deux types de poissons sauvages (Quinn *et al.*, 2012).

Utilisation de la microchimie des écailles

L'utilisation de la microchimie des écailles chez les poissons amphihalins est actuellement très peu développée comparativement à celles des otolithes, que ce soit chez le saumon (Perrier *et al.*, 2011c, Martin *et al.*, 2013 ; Fontaine, 2024 ; Vignon *et al.*, 2025), la truite (Matetski *et al.*, 2021), la grande alose (Randon *et al.*, 2018) ou l'éperlan (Tulp *et al.*, 2013).

En fait, il existait un premier obstacle d'ordre méthodologique à l'utilisation de l'écaille en microchimie. Il a alors fallu attendre certaines avancées technologiques pour rendre possible l'ablation d'une partie de la couche externe, la seule à être minéralisée (Vignon *et al.*, 2025). Ainsi, la microchimie des écailles a été utilisée pour identifier les formes marine et rivière de la truite lorsque l'examen de la structure de leurs écailles ne suffisait pas (Koksvik et Steinnes, 2005), en particulier lorsqu'il s'agissait d'individus de grande taille de la forme rivière. Ainsi, la distinction entre ces deux formes a pu être faite par l'analyse de la teneur en strontium des écailles, plus élevée chez la truite de mer (Maise et Baglinière, 1990). Néanmoins, l'utilisation de cette méthode de reconnaissance de l'origine marine ou dulçaquicole des truites a des limites, car le niveau de strontium dépend d'au moins trois facteurs : le réseau hydrographique, le temps de séjour en mer et la saison de capture. Cependant, cette méthode a été améliorée en montrant que, parmi tous les profils d'éléments chimiques de l'écaille analysés (baryum, manganèse, magnésium, zinc, sodium, strontium par rapport au calcium), seul le profil baryum/calcium permet d'identifier précisément la forme marine, le temps passé en mer et le moment du passage en mer (Ryan *et al.*, 2019). De plus, l'utilisation de ce nouvel outil permet d'estimer précisément le taux de croissance marine chez la truite de mer, et ainsi de valider les modèles de rétrocalcul (Ryan *et al.*, 2019).

La microchimie des écailles a également été utilisée pour identifier l'origine des saumons échappés de fermes d'élevage en Norvège. L'échappement de ces individus d'élevage reste un phénomène de grande ampleur puisqu'un programme de suivi sur 25 ans a permis d'enregistrer plus de 362 000 saumons échappés (Diserud *et al.*, 2019). Les conséquences d'un tel phénomène se traduisent à la fois par une baisse de rentabilité de l'industrie de l'aquaculture (Flem *et al.*, 2017), mais également par un impact majeur sur l'abondance et l'évolution des populations naturelles de saumon atlantique (compétition, croisements, transmission de pathogènes) (Diserud *et al.*, 2019). Ainsi, l'étude réalisée en analysant douze éléments chimiques métalliques contenus dans les écailles de smolts a permis d'identifier l'écloserie d'origine des saumons et de montrer que le strontium et le baryum étaient les éléments chimiques les plus discriminants (Flem *et al.*, 2017).

Il existe cependant un deuxième obstacle à l'utilisation de la microchimie des écailles. Cet obstacle est d'ordre fonctionnel. En effet, contrairement aux otolithes, la composition chimique des écailles pourrait ne pas être figée, des échanges d'ions pouvant avoir lieu après l'entrée en mer des juvéniles de migrateurs anadromes, modifiant alors les signatures initiales (Ryan *et al.*, 2019). Cet écueil a été confirmé par une toute récente étude comparant l'utilisation de la microchimie des écailles et des otolithes chez le saumon atlantique (Vignon *et al.*, 2025). Les résultats ont montré que l'assignation par microchimie de l'origine natale des saumons à leur rivière est beaucoup plus performante lorsqu'elle est faite à partir des otolithes qu'à partir des écailles (Vignon *et al.*, 2025). Cette différence de performance était due essentiellement à l'altération des signatures chimiques de l'écaille lors du passage en mer.

Néanmoins, comme souligné par Vignon *et al.* (2025), la microchimie des écailles reste une méthode pleinement applicable lorsque les études d'assignation et de dispersion concernent soit des stades juvéniles de migrateurs amphihalins soit des individus effectuant des migrations au sein d'un même réseau hydrographique ou entre des milieux aux signatures géochimiques pas aussi contrastés qu'entre les milieux eaux douces et eaux salées.

Conclusion

Chez les sept espèces amphihalines présentées (le saumon, la truite, les trois espèces d'aloses, l'éperlan et le mulot), l'utilisation des écailles constitue un outil très polyvalent, non invasif et particulièrement intéressant. Dans un premier temps, la méthode scalimétrique, qui reste dépendante de l'espèce et dont les limites et les difficultés sont maintenant bien maîtrisées et validées, permet d'estimer l'âge du poisson et certains de ses traits d'histoire de vie (croissance, âge de première maturité sexuelle, niveau de semelparité ou d'itéroparité). Ces éléments contribuent à connaître, d'une part, les déterminants du fonctionnement des populations et, d'autre part, le niveau de capacité adaptative des individus, des populations et des espèces face au changement global, en se servant de collections d'écailles archivées, qui sont de plus ouvertes. Dans un second temps, la forme et la structure de l'écaille sont deux paramètres permettant de reconnaître les espèces, les formes biologiques (cas de la truite), les poissons d'origine domestique (cas uniquement des salmonidés) et de discriminer les stocks. Dans certains cas, ces reconnaissances ou ces discriminations ont pu être validées à partir de la microchimie des écailles ou d'outils moléculaires construits avec l'ADN extrait des écailles. En dernier lieu, la possibilité d'extraction de l'ADN, de certains isotopes stables et de minéraux de l'écaille permet de caractériser les routes de migration et la distribution des espèces en mer. Ces différentes utilisations de l'écaille restent encore très focalisées sur un petit nombre d'espèces, essentiellement salmonidés et aloses, qui sont les espèces amphihalines de très loin les plus étudiées. Chez le mulot porc, il n'y a eu que peu, ou pas, de travaux s'intéressant à l'utilisation des écailles depuis ceux de Lam Hoai Thong (1969). Néanmoins, un travail récent réalisé sur le mulot porc du bassin de la Vilaine (Bretagne) a montré l'intérêt de l'outil scalimétrique (Lemonier, 2019). Il est actuellement poursuivi en s'élargissant à la communauté des mugilidés présente sur nos côtes (quatre espèces). Il en est de même chez l'éperlan, qui a fait l'objet de peu d'études au niveau national, malgré sa présence de plus en plus restreinte à cette même échelle, et alors même que l'outil scalimétrique reste performant chez cette espèce. Une étude sur cette espèce est cependant en cours sur le bassin de la Loire. Par ailleurs, la mise en place de collection d'écailles archivées constituerait un atout pour analyser le futur de ces deux dernières espèces.

Remerciements

Nous tenons à remercier Romain Lécuyer et Pablo Brosset (INRAE UMR Decod) pour l'obtention d'écailles d'éperlan, ainsi qu'Adly Koubaa (INRAE, U3E) pour les photographies.

Références

- Acolas M.L., Labonne J., Baglinière J.L., Roussel J.M., 2012. The role of body size versus growth on the decision to migrate: a case study with *Salmo trutta*. *Naturwissenschaften*, 99(1), 11-21, doi:10.1007/s00114-011-0861-5.
- Acolas M.L., Roussel J.M., Lebel J.M., Baglinière J.L., 2007. Laboratory experiment on survival, growth and tag retention following PIT injection into the body cavity of juvenile brown trout (*Salmo trutta*). *Fisheries Research*, 86(2-3), 280-284, doi:10.1016/j.fishres.2007.05.011.
- Alexandrino P., Boisneau P., 2000. Diversité génétique, in Baglinière J.L., Elie P. (éd.), *Les aloses* (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp.) – *Écobiologie et variabilité des populations*, Paris, INRA-Cemagref, 179-196.
- Almeida P.R., Moreira F.M., Domingos I.M., Costa J.L., Assis C.A. et al., 1995. Age and Growth of *Liza Ramada* (Risso, 1826) in the River Tagus, Portugal. *Scientia Marina*, 59, 143-147.
- Almodovar A., Nicola G.G., Ayllon D., Trueman C.N., Davidson I. et al., 2020. Stable isotopes suggest the location of marine feeding grounds of South European Atlantic salmon in Greenland. *ICES Journal of Marine Science*, 77(2), 593-603, doi:10.1093/icesjms/fsz258.
- Aprahamian M.W., 1982. *Aspects of the biology of the twaite shad, Alosa fallax fallax* (Lacépède), in the rivers Severn et Wye, thèse de doctorat, spécialité Zoologie, University of Liverpool, 411 p.
- Aprahamian M.W., Baglinière J.L., Sabatié M.R., Alexandrino P., Thiel R. et al., 2003. Biology, Status, and Conservation of the Anadromous Atlantic Twaite Shad, *Alosa fallax fallax*, in Limburg K.E., Waldman J.R. (éd.), *Biodiversity, Status and Conservation of the World's Shad*, American Fisheries Society, Symposium 35, 103-124.
- Arula T., Shpilev H., Raid T., Vetemaa M., Alber A., 2017. Maturation at a young age and small size of European smelt (*Osmerus eperlanus*): A consequence of population overexploitation or climate change? *Helgoland Marine Research*, 71(7), doi:10.1186/s10152-017-0487-x.
- Aulus-Giacosa L., Aymes J.C., Gaudin P., Vignon M., 2019. Hierarchical variance decomposition of fish scale growth and age to investigate the relative contributions of readers and scales. *Marine and Freshwater Research*, 70(12), 1828-1837, doi:10.1071/MF19059.
- Baglinière J.L., 1985. La détermination de l'âge par scalimétrie chez le saumon atlantique dans son aire de répartition méridionale : utilisation pratique et difficultés de la méthode. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* (anciennement *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*), 298, 69-105, doi:10.1051/kmae:1985002.
- Baglinière J.L., 2000. Le genre *Alosa* sp., in Baglinière J.L., Élie P. (éd.), *Les aloses* (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp.) – *Écobiologie et variabilité des populations*, INRA-Cemagref, Paris, 3-30.
- Baglinière J.L., Castanet J., Conand F., Meunier F.J., 1992. Terminologie en sclérochronologie chez les vertébrés, in Baglinière J.L., Castanet J., Conand F., Meunier F.J. (éd.), *Tissus durs et âge individuel des vertébrés*, Paris, Orstom-INRA, 443-447.
- Baglinière J.L., Hamelet V., Guéraud F., Aymes J.C., Goulon C. et al., 2020. *Guide pour l'interprétation des écailles et l'estimation de l'âge chez la truite commune* (*Salmo trutta*) dans les populations françaises, Office français de la biodiversité, 154 p. (coll. Guides et protocoles).
- Baglinière J.L., Jeannot N., Nevoux M., Lamireau L., Lange F. et al., 2022. *Guide pour l'interprétation des écailles et l'estimation de l'âge chez le saumon atlantique* (*Salmo salar*) dans les populations françaises, Office français de la biodiversité, 164 p. (coll. Guides et protocoles).
- Baglinière J.L., Leclerc C., Richard A., 1986. Comparaison entre l'âge et la croissance déterminés par scalimétrie et otolithimétrie chez la truite de mer (*Salmo trutta*). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* (anciennement *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*), 301, 56-66, doi:10.1051/kmae:1986010.

- Baglinière J.L., Le Louarn H., 1987. Caractéristiques scalimétriques des principales espèces de poissons d'eau douce en France. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* (anciennement *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*), 306, 1-39, doi:10.1051/kmae:1987005.
- Baglinière J.L., Maisse G., 1985. Precocious maturation and smoltification in wild Atlantic salmon in the armoricain Massif, France. *Aquaculture*, 45(1-4), 249-263, doi:10.1016/0044-8486(85)90274-1.
- Baglinière J.L., Maisse G., 1990. La croissance de la truite commune (*Salmo trutta* L.) sur le bassin de Scorff. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* (anciennement *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*), 318, 89-101, doi:10.1051/kmae:1990012.
- Baglinière J.L., Marie A., Nevoux M., Hoarau G., Marchand F. et al., 2021. *Interprétation des écailles et estimation de l'âge chez la truite arc-en-ciel (Oncorhynchus mykiss) dans les écosystèmes aquatiques de l'île de la Réunion : contribution à la connaissance de ses traits d'histoire de vie*, rapport UMR ESE, INRAE, OFB et FDAAPPMA 974, 45 p.
- Baglinière E., Ombredane D., 1990. Choix et fiabilité d'un modèle de rétrocalcul des tailles en écologie halieutique. Mise au point d'un logiciel informatique. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* (anciennement *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*), 319, 258-272, doi:10.1051/kmae:1990009.
- Baglinière J.L., Ombredane D., Marchand F., 2000. Critères morphologiques pour l'identification des deux formes (rivière et mer) de truite (*Salmo trutta*) présentes sur un même bassin. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* (anciennement *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*), 357/360, 375-383, doi:10.1051/kmae/2001056.
- Baglinière J.L., Sabatié M.R., Aprahamian M.W., Alexandrino P., Aprahamian C.D. et al., 2001. Guide pour l'interprétation des écailles et l'estimation de l'âge chez les aloses (*Alosa* spp.) de la façade Atlantique-Est et de la Méditerranée-Ouest (français et anglais). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* (anciennement *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*), 357/360, 485-531, doi:10.1051/kmae:2001001.
- Baglinière J.L., Sabatié M.R., Rochard E., Alexandrino P., Aprahamian M.W., 2003. The allis shad (*Alosa alosa*): Biology, Ecology, Range, and Status of Populations, in Limburg K.E., Waldman J.R. (éd.), *Biodiversity, Status and Conservation of the World's Shad*, American Fisheries Society, Symposium 35, 85-102.
- Baglinière J.L., Tabet Aoul K., Menella J.Y., 2002. Occurrence of an adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the River Rhône (Mediterranean basin, France). *Journal of Fish Biology*, 60(1), 249-255, doi:10.1111/j.1095-8649.2002.tb02402.x.
- Baillon N., 1992. Otolithométrie : Revue et problèmes, in Baglinière J.L., Castanet J., Conand F., Meunier F.J. (éd.), *Tissus durs et âge individuel des vertébrés*, Paris, Orstom-INRA, 21-52.
- Bal G., Montorio L., Rivot E., Prévost E., Baglinière J.L. et al., 2017. Evidence for long-term change in length, mass and migration phenology of anadromous spawners in French Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Fish Biology*, 90(6), 2375-2393, doi:10.1111/jfb.13314.
- Beall E., Davaine P., Bazin D., Blanc J.M., 1992. Détermination d'un modèle de rétrocalcul pour l'estimation de la croissance de la truite de mer (*Salmo trutta*) à Kerguelen, in Baglinière J.L., Castanet J., Conand F., Meunier F.J. (éd.), *Tissus durs et âge individuel des vertébrés*, Paris, Orstom-INRA, 193-198.
- Beaulaton L., Josset Q., Baglinière J.L., 2021. *Le Saumon Rose (Oncorhynchus gorbuscha, Walbaum, 1792). Conduite à tenir et éléments d'écologie*, rapport de recherche, OFB, INRAE, Institut Agro, Uppa, 24 p.
- Bertin L., 1958. Écailles et sclérifications dermiques et denticules cutanées et dents, in Grasse P.P. (coord.), *Traité de Zoologie, Agnathes et Poissons : anatomie, éthologie, systématique*, tome XIII, 1^{er} fasc., Masson et Cie, 482-504 et 505-531.
- Besnard A.L., Meslier L., Jousseume T., Nevoux M., Marchand F. et al., 2023. Fast, safe and high-throughput Real-Time PCR protocol for molecular sex identification in *Salmo salar*, applicable to historic scale collections. *bioRxiv preprint*, doi:10.1101/2023.09.05.556299.
- Bhattacharya C.G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, 23(1), 115-135.

- Bradbury I.R., Lehnert S.J., Messmer A., Duffy S.J., Verspoor E. et al., 2021. Range-wide genetic assignment confirms long-distance oceanic migration in Atlantic salmon over half a century. *ICES Journal of Marine Science*, 78(4), 1434-1443, doi:10.1093/icesjms/fsaa152.
- Burdak V.O., 1986. Morphologie fonctionnelle du tégument écaillé des poissons. *Cybiurn*, 10(3, suppl.), 147 p.
- Burton T., Ugedal O., Karlsson S.O., Thorstad E.B., Bolstad G.H., 2024. Using scale-derived estimates of body size in analyses of Atlantic salmon life-history variation: a cautionary note. *Canadien Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 81, doi:10.1139/cjfas-2023-0154.
- Caudron A., Champigneulle A., 2006. Technique de fluoromarcage en masse à grande échelle des otolithes d'alevins vésiculés de truite commune (*Salmo trutta* L.) à l'aide de l'Alizarine red S. *Cybiurn*, 30(1), 65-72.
- Chaput A., Chaput G., 2024. A semi-automated spectral approach to analyzing cyclical growth patterns using fish scales. *Biology Methods and Protocols*, 19(1):bpae018, doi:10.1093/biomethods/bpae018.
- Charles K., Guyomard R., Hoyheim B., Ombredane D., Baglinière J.L., 2005. Lack of genetic differentiation between anadromous and non-anadromous sympatric trout in a Normandy population. *Aquatic Living Ressources*, 18, 65-69, doi:10.1051/alr:2005006.
- Cucherousset J., Ombredane D., Charles K., Marchand F., Baglinière J.L., 2005. A continuum of life history tactics in a brown trout (*Salmo trutta*) population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 62(7), 1600-1610, doi:10.1139/f05-057.
- Daget J., Le Guen J.C., 1975. Les critères d'âge chez les poissons, in Lamotte M., Bourlière F. (coord.), *Problèmes d'écologie : la démographie de populations de vertébrés*, Paris, Masson, 253-289.
- Dahl K., 1909. The assessment of age and growth in fish. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 2, 758-769.
- Daverat F., Tomas J., 2006. Tactics and demographic attributes in the European eel *Anguilla anguilla* in the Gironde watershed, SW France. *Marine Ecology-Progress Series*, 307, 247-257, doi:10.3354/meps307247.
- Diserud O.H., Fiske P., Sægrov H., Urdal K., Aronsen T. et al., 2019. Escaped farmed Atlantic salmon in Norwegian rivers during 1989-2013. *ICES Journal of Marine Science*, 76(4), 1140-1150, doi:10.1093/icesjms/fsy202.
- Douchement C., 1981. *Les aloses des fleuves français, Alosa fallax Lacépède 1803 et Alosa alosa Linné 1758. Biométrie, écobiologie, autonomie des populations*, thèse de doctorat, spécialité Écologie générale et appliquée, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 377 p.
- Edeline E., 2007. Adaptive phenotypic plasticity of eel diadromy. *Marine Ecology-Progress Series*, 341, 229-232, doi:10.3354/meps341229.
- Ehrenbaum E., Marukawa H., 1914. Über Altersbestimmung und Wachstum beim Aal. *Zeitschrift für Fischerei und deren Hilfswissenschaften*, 14, 89-127.
- Erkinaro J., Czorlich Y., Orell P., Kuusela J., Falkegård M. et al., 2018. Life history variation across four decades in a diverse population complex of Atlantic salmon in a large subarctic river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 76(1), 42-55, doi:10.1139/cjfas-2017-0343.
- Espinasse B., Hunt B.P.V., Finney B.P., Fryer J.K., Bugaev A.V. et al., 2020. Using stable isotopes to infer stock-specific high-seas distribution of maturing sockeye salmon in the North Pacific. *Ecology and Evolution*, 10(23), 13555-13570, doi:10.1002/ece3.7022.
- Feeney R., Trueman C., Gargan N., Roche W.K., Shephard S., 2022. Body condition of returning Atlantic salmon *Salmo salar* L. correlates with scale $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ content deposited at the last marine foraging location. *Journal of Fish Biology*, 105(5), 1455-1468, doi:10.1111/jfb.14968.
- Fehri-Bedoui R., Gharbi H., 2005. Âge et croissance de *Liza aurata* (Mugilidae) des côtes tunisiennes. *Cybiurn*, 29, 119-126.
- Fiske P., Lund R.A., Hansen L.P., 2005. Identifying fish farm escapees, in Cadrin S.X., Friedland K.D., Waldman J.R. (éd.), *Stock Identification Method – Applications in Fishery Science*, Amsterdam, Elsevier Academic Press, 659-680.

- Flem B., Moen V., Finne T.E., Viljugrein H., Kristoffersen A.B., 2017. Trace element composition of smolt scales from Atlantic salmon (*Salmo salar* L.), geographic variation between hatcheries. *Fisheries Research*, 190, 183-196, doi:10.1016/j.fishres.2017.02.010.
- Folkvord A., Mosegaard H., 2002. Quelques exemples d'utilisation des données d'âge individuel – A. Croissance et analyse de la croissance, in Panfilj J., Pontual H. (de), Troadec H., Wright P.J. (éd.), *Manuel de sclérochronologie des poissons*, coédition Ifremer-IRD, 146-166.
- Fontaine A., 2024. *Variabilité de la dispersion, des pratiques de repeuplement et des stratégies de vie de populations mixtes de saumons Atlantique via la chimie des otolithes*, thèse de doctorat, spécialité Physiobiologie, Université de Pau et des Pays de l'Adour.
- Francillon-Viellot H., Buffrenil V. (de), Castanet J., Géraudie J., Meunier F.J. et al., 1990. Microstructure and mineralization of vertebrateskeletal tissues, in Carter J.G. (éd.), *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*, Van Nostrand Reinhold, 471-530, doi:10.1029/SC005p0175.
- Francis, R.I.C.C. 1990. Back-calculation of fish length: A critical review. *Journal of Fish Biology*, 36(6), 883-902, doi:10.1111/j.1095-8649.1990.tb05636.x.
- Gallardo B., Clavero M., Sánchez M.I., Vilà M., 2016. Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biology*, 22(1), 151-163, doi:10.1111/gcb.13004.
- Grégoire F., Côté Y., Caron A., Cloutier R., 2020. Le saumon atlantique de la rivière Matane : croissance marine, abondance des retours en rivière et indice de l'oscillation nord-atlantique. *Le Naturaliste canadien*, 144(2), 31-45, doi:10.7202/1071607ar.
- Gross M.R., 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: Diversity within sexes. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(2), 92-98, doi:10.1016/0169-5347(96)81050-0.
- Guiry E.J., Hunt B.P.V., 2020. Integrating fish scale and bone isotopic compositions for 'deep time' retrospective studies. *Marine Environmental Research*, 160, 104982, doi:10.1016/j.marenvres.2020.104982.
- Haraldstad T., Haugen T.O., Borgstrøm R., Jonsson B., 2016. Increased precision of growth data gained by reading multiple scales from each individual of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Fauna norvegica*, 36(1), 1-7, doi:10.5324/fn.v36i0.1954.
- Harder W., 1975. *Anatomy of fishes*, Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele U. Obermiller), 744 p.
- Heggenes J., Baglinière J.L., Cunjak R., 1999. Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in heterogeneous streams. *Ecology of Freshwater Fish*, 8(1), 1-21, doi:10.1111/j.1600-0633.1999.tb00048.x.
- Heidarsson T., Antonsson T., Snorasson S.S., 2006. The relationships between body and scale growth proportions and validation of two back-calculation methods using individually tagged and recaptured wild Atlantic salmon. *Transactions of the American Fisheries Society*, 135(5), 1156-1164, doi:10.1577/T05-286.1.
- Hiilivirta P., Ikonen E., Lappalainen J., 1998. Comparison of two methods for distinguishing wild from hatchery-reared salmon (*Salmo salar* Linnaeus, 1758) in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 55(6), 981-986, doi:10.1006/jmsc.1998.0370.
- Hoffbauer C., 1898. Die Altersbestimmung des Karpfens an seiner Schuppe. *Allgemeine Fischerei Zeitung*, 23(19), 341-343.
- Horreo J.L., Ayllon F., Perez J., Beall E., Garcia-Vazquez E., 2011. Interspecific Hybridization, a Matter of Pioneering? Insights from Atlantic Salmon and Brown Trout. *Journal of Heredity*, 102(2), 237-242, doi:10.1093/jhered/esq130.
- Hotos G.N., 2003. A study on the scales and age estimation of the grey golden mullet, *Liza aurata* (Risso, 1810), in the lagoon of Messolonghi (W. Greece). *Journal of Applied Ichthyology*, 19(4), 220-228, doi:10.1046/j.1439-0426.2003.00481.x.
- Hutchinson P., 1983. *The ecology of smelt, Osmerus eperlanus (Linnaeus), from the River Thames and the River Cree*, thèse de doctorat, spécialité Ressources forestières et naturelles, Université d'Édimbourg, 299 p.

- Ibanez A.L., O' Higgins P., 2011. Identifying fish scales: The influence of allometry on scale shape and classification. *Fisheries Research*, 109(1), 54-60, doi:10.1016/j.fishres.2011.01.016.
- ICES, 1984. *Atlantic salmon scale reading. Report of the Atlantic Salmon scale reading workshop*, 23-28 avril 1984, Aberdeen, Écosse, ICES, 17 p.
- ICES, 1988. *Atlantic Salmon scale reading. Report of the second Atlantic Salmon scale reading workshop*, 12-14 octobre 1988, Aberdeen, Écosse, ICES, 16 p.
- ICES, 2000. *Report of the Study group on Salmon scale reading problems*, Baltic Committee, ICES CM 2000/H:06, 5 p.
- ICES, 2003. *Report of the Study Group on Salmon Scale Reading*, Baltic Committee, ICES CM 2003/H:01, 6 p.
- ICES, 2011a. *Report of the Workshop on Age Reading of European and American Eel (WKAREA2)*, 22-24 mars 2011, Bordeaux, France, ICES CM 2011/ACOM:43, 35 p., doi:10.17895/ices.pub.19280858.
- ICES, 2011b. *Report of the Workshop on Age Determination of Salmon (WKADS)*, Advisory Committee, ICES CM 2011/ACOM:44, 66 p.
- ICES, 2013. *Report of the Second Workshop on Age Determination of Salmon (WKADS2)*, Derry, Irlande du Nord, ICES CM 2012/ACOM:61, 28 p.
- Jackson J.R., 2007. Earliest References to Age Determination of Fishes and Their Early Application to the Study of Fisheries. *Fisheries*, 32(7), 321-328, doi:10.1577/1548-8446(2007)32[321:ERTADO]2.0.CO;2.
- Jearld D.A., 1983. Age determination, in Nielsen L., *Fisheries techniques*, Blacksbury, 301-324.
- Josset Q., Beaulaton L., Romakkaniemi A., Nevoux M., 2024. Changes in length-at-first return of a sea trout (*Salmo trutta*) population in northern France. *Peer Community Journal*, 4, e44, doi:10.24072/pcjournal.411.
- Kacem A., Baglinière J.L., Meunier F.J., 2013. Resorption of scales in Atlantic Salmon (*Salmo salar*) during its anadromous migration: a quantitative study. *Cybium*, 37(3), 199-206.
- Kacem A., Meunier F.J., Baglinière J.L., 1998. A quantitative study of morphological and histological changes in the skeleton of *Salmo salar* L. (*Teleostei: Salmonidae*) during its nadromous migration. *Journal of Fish Biology*, 53(5), 1096-1109, doi:10.1111/j.1095-8649.1998.tb00466.x.
- King R.A., Steven J.R., 2020. An improved genetic sex test for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Conservation Genetics Resources*, 12, 191-193, doi:10.1007/s12686-019-01094-y.
- Koksvik J.I., Steinnes E., 2005. Strontium content of scales as a marker for distinguishing between sea trout and brown trout. *Hydrobiologia*, 544, 51-54, doi:10.1007/s10750-004-8300-7.
- Kraljevic M., Dulcic J., Pallaoro A., Matic-koko S., 2011. Age and growth determination of the golden grey mullet, *Liza aurata* (Risso, 1810) from the Adriatic Sea by using scale readings and length frequency analysis. *Acta Adriatica*, 52(2), 223-234.
- Lafaille P., Feunteun E., 2020. Le mulet porc *Chelon ramada* (Risso, 1826), in Museum d'histoire naturel, Keith P., Poulet N., Denys G., Changeux T. et al. (coord.), *Les poissons d'eau douce de France*, Mèze, Biotope Éditions, Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle, 569-570 (coll. Inventaire et biodiversité).
- Lam Hoai Thong, 1969. *Contribution à l'étude de la biologie des mugilidés (poissons téléostéens) des côtes du Massif armoricain*, travaux de la Faculté des Sciences de Rennes, Série Océanographie biologique, 2, 55-182.
- Lardeux F., 1986. *Biologie, écologie et dynamique de population de l'éperlan (Osmerus eperlanus L.) (Poisson, Clupéiforme, Osméridé) dans l'estuaire de la Loire*, thèse de doctorat, spécialité Biologie marine, Université de Bretagne occidentale, 591 p.
- Lasne E., Rigaud C., Acou A., Réveillac E., Carpentier A. et al., 2011. Compte-rendu du premier séminaire GRISAM sur la thématique « Poissons migrateurs amphihalins et milieux marins », 22-23 février 2011, Dinard, Cresco, 33 p. + annexes.

- Launey S., Quéméré E., Fagard J.L., Baglinière J.L., 2017. Sea does matter: seascape heterogeneity influences coastal migration tactics and population connectivity in brown trout (*Salmo trutta* L.), in Harris G. (éd.), *Sea Trout: Science & Management*, Proceedings of the 2nd International Sea Trout Symposium, octobre 2015, Dundalk, Irlande, 53-68.
- Lejk A.M., Smoliński S., Radtke G., Martyniak A., 2021. Higher growth variability and stronger responses to temperature changes in wild than hatchery-reared sea trout (*Salmo trutta* L.). *Ecology and Evolution*, 11, 10207-10224, doi:10.1002/ece3.7827.
- Le Mao P., 1985. *Peuplements piscicole et teuthologiques du bassin maritime de la Rance. Impact de l'aménagement marémoteur*, thèse de Docteur Ingénieur, École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, 178 p.
- Lemonier A., 2019. *Dynamique de la population de Mulet porc Chelon ramada (Risso, 1827) dans le bassin de la Vilaine (Bretagne, France). Premiers essais d'estimation des paramètres démographiques et biologiques du stock*, mémoire de Master 2, spécialité Patrimoine Naturel et Biodiversité, Université de Rennes 1, 38 p.
- Libovarsky J., 1976. Lepidological note on grey mullet (*Mugil capito*) from Egypt. *Zoologické Listy*, 25, 73-79.
- Limburg K.E., Waldman J.R., 2009. Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes. *Bioscience*, 59(11), 955-965, doi:10.1525/bio.2009.59.11.7.
- MacCrimmon H.R., Gots B.L., 1979. World distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 36(4), 422-457, doi:10.1139/f79-062.
- Mahé K., Ernande B., Herbin M., 2021. New scale analyses reveal centenarian African coelacanth. *Current Biology*, 31(16), 3621-3628, doi:10.1016/j.cub.2021.05.054.
- Maisse G., Baglinière J.-L., 1983. Mise en évidence d'une marque de fraie dans la phase eau douce des écailles de saumon atlantique du Massif armoricain, ICES CM 1983/M:28:17.
- Maisse G., Baglinière J.L., 1990. Limites de la méthode de reconnaissance de l'origine (marine ou dulcicole) de la truite (*Salmo trutta* L.) au moyen de l'analyse de la teneur en strontium des écailles. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* (anciennement *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*), 316, 14-27, doi:10.1051/kmae:1990023.
- Maitland P.S., Hatton-Ellis T.W., 2003. Ecology of the Allis and Twaite Shad, *Alosa alosa* and *Alosa fallax*. *Conserving Natura 2000, Rivers Ecology Series* 3, English Nature, Peterborough, 32 p.
- Marchand F., Starck A., Lange F., 2022. Collecte d'échantillons au Centre de Ressources Biologiques Colisa. *Nov'ae*, numéro spécial 02, RARE, 16-20, doi:10.17180/novae-2022-NS02-art02.
- Martin J., Bareille G., Berail S., Pécheyra C., Guéraud F. et al., 2013. Persistence of a southern Atlantic salmon population: Diversity of natal origins from otolith elemental and Sr isotopic signatures. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70(2), 182-197, doi:10.1139/cjfas-2012-0284.
- Masterman A.T., 1913. Report on investigations upon the smelt *Osmerus* with special reference to age determination by scales and its bearing upon sexual maturity. *Fisheries Investigations Series*, 1, 113-126.
- Matetski L., Rohtla M., Svirgdsen R., Kesler M., Saks L. et al., 2021. Variability in stream water chemistry and brown trout (*Salmo trutta* L.) parr otolith microchemistry on different spatial scales. *Ecology of freshwater fish*, 31(2), 438-453, doi:10.1111/eff.12642.
- McCarthy I.D., Jones N., Moore D.M., Berlinsky D.L., 2019. Determining the optimum temperature and salinity for larval culture, and describing a culture protocol for the conservation aquaculture for European smelt *Osmerus eperlanus* (L.). *Journal of Applied Ichthyology*, 36(1), 113-120, doi:10.1111/jai.13992.
- McDowall R.M., 2003. Shads and Diadromy: implications for ecology, evolution and biogeography, in Limburg K.E., Waldman J.R. (éd.), *Biodiversity, Status and Conservation of the World's Shad*, American Fisheries Society, Symposium 35, 11-23.
- McKenzie R.A., 1958. Age and growth of smelt, *Osmerus mordax* (Mitchill) of the Miramichi River, New Brunswick. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 15(6), 1313-1327, doi: 10.1139/f58-071.

Mennesson-Boisneau C., Baglinière J.L., 1992. Mise au point d'une méthode de détermination de l'âge de la grande Alose (*Alosa alosa*) à partir des écailles, in Baglinière J.L., Castanet J., Conand F., Meunier F.J. (éd.), *Tissus durs et âge individuel des vertébrés*, Paris, Orstom-INRA, 221-231.

Mennesson-Boisneau C., Boisneau P., Baglinière J.L., 1986. Premières observations sur les caractéristiques biologiques des adultes de grande Alose (*Alosa alosa* L.) dans le cours moyen de la Loire. *Acta Oecologica Oecologia Applicata*, 7(4), 337-353.

Mili S., Ennouri R., Laouar H., Missaoui H., 2015. Étude de l'âge et de la croissance chez deux espèces de *Mugilidae* (*Mugil cephalus* et *Liza ramada*) dans trois retenues de barrages en Tunisie. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 140(3), 181-197.

Nevoux M., Rivot E., Gregory S., Marchand F., Besnard A.L. et al., 2020. *Changes in sex ratio and fecundity of salmonids*, Samarch project, Deliverable D3.3.1.

Nguyen Hai Nam T., Nakaya M., Takatsu T., 2021. Age and growth of Pacific rainbow smelt *Osmerus dentex* estimated from scales and otoliths in Funka Bay and the Yamazaki River, Japan. *Aquaculture Science*, 69, 153-161.

Niemelä E., Lajunen M., Kuusela J., Haantie J., Aro P. et al., 2016. *Scale reading atlas for Atlantic salmon in the Barents Sea area*, rapport n°2, Office of the Finnmark County Governor, 172 p.

Ombredane D., Baglinière J.L., 1992. Les écailles et leurs utilisations en écologie halieutique, in Baglinière J.L., Castanet J., Conand F., Meunier F.J. (éd.), *Tissus durs et âge individuel des vertébrés*, Paris, Orstom-INRA, 151-192.

Ottaway E.M., 1978. Rhythmic growth activity in fish scales, *Journal of Fish Biology*, 12(6), 615-623, doi:10.1111/j.1095-8649.1978.tb04209.x.

Panfili J., Pontual H. (de), Troadec H., Wright P.J. (éd.), 2002. *Manual of fish sclerochronology*, Brest, Ifremer-IRD coédition, 464 p.

Perrier C., Daverat F., Evanno G., Pécheyran C., Baglinière J.L. et al., 2011c. Coupling genetic and otolith microchemistry analyses to identify river-born fish with hatchery pedigrees in stocked Atlantic salmon populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68(6), 977-987, doi:10.1139/f2011-040.

Perrier C., Evanno G., Belliard J., Guyomard R., Baglinière J.L., 2010. Natural recolonization of the Seine River by Atlantic salmon (*Salmo salar*) of multiple origins. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(1), 1-4, doi:10.1139/F09-190.

Perrier C., Grandjean F., Le Gentil J., Cherbonnel C., Evanno G., 2011a. A species-specific microsatellite marker to discriminate European Atlantic salmon, brown trout, and their hybrids. *Conservation Genetic Resources*, 3(1), 131-133, doi:10.1007/s12686-010-9307-1.

Perrier C., Guyomard R., Baglinière J.L., Evanno G., 2011b. Determinants of hierarchical genetic structure in Atlantic salmon populations: environmental factors versus anthropogenic influences. *Molecular Ecology*, 20(20), 4231-4245, doi:10.1111/j.1365-294X.2011.05266.x.

Perrier C., Guyomard R., Nikolic N., Baglinière J.L., Evanno G., 2013. Changes in the genetic structure of Atlantic salmon populations over four decades reveal substantial impacts of stocking and potential resiliency. *Ecology and Evolution*, 3(7), 2334-2349, doi:10.1002/ece3.629.

Peyronnet A., Friedland K.D., Ó Maoileidigh N., Manning M., Poole W.R., 2007. Links between patterns of marine growth and survival of Atlantic salmon *Salmo salar*, L. *Journal of Fish biology*, 71, 684-700, doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01538.x.

Pontual H. (de), Prouzet P., 1988. Numerical analysis of scale morphology to discriminate between atlantic salmon stocks. *Aquatic Living Resources*, 1(1), 17-27.

Prévost E., 1987. *Les populations de Saumon atlantique (Salmo salar L.) en France : description ; relation avec les caractéristiques des rivières ; essai de Discrimination*, thèse de Docteur Ingénieur, spécialité Sciences Agronomiques, Ensa, Rennes, 103 p.

Pronier O., Rochard E., 1998. Fonctionnement d'une population d'éperlan (*Osmerus Eperlanus*, Osmériformes, Osmeridae) située en limite méridionale de son aire de répartition, influence de la température. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 71, 350-351, doi:10.1051/kmae:1998018.

- Quéméré E., Bagliniere J.L., Roussel J.M., Evanno G., MacGinnity P. *et al.*, 2015. Seascape and its effect on migratory life-history influences gene flow among coastal brown trout (*Salmo trutta*) populations in the English Channel. *Journal of Biogeography*, 43(3), 498-509, doi:10.1111/jbi.12632.
- Quéméré E., Perrier C., Besnard A.L., Evanno G., Baglinière J.L. *et al.*, 2014. An improved PCR-based method for faster sex determination in brown trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Conservation Genetic Resources*, 6, 825-827, doi:10.1007/s12686-014-0259-8.
- Quignard J.P., Authem M., 1981. Structure de population de *Liza Ramada* (Poisson, Mugilidés) des côtes languedociennes de Carnon au Rhône – Âge et croissance de ce poisson. *Cybum*, 3e série, 5(4), 49-63.
- Quinn P.T., Seamons T.R., Johnson S.P., 2012. Stable Isotopes of Carbon and Nitrogen Indicate Differences in Marine Ecology between Wild and Hatchery-Produced Steelhead. *Transactions of the American Fisheries Society*, 141(2), 526-532, doi:10.1080/00028487.2012.670188.
- Randon M., Daverat F., Bareille G., Jatteau P., Martin J. *et al.*, 2018. Quantifying exchanges of Allis shads between river catchments by combining otolith microchemistry and abundance indices in a Bayesian model. *ICES Journal of Marine Science*, 75(1), 9-21, doi:10.1093/icesjms/fsx148.
- Reddin D.G., 1986. Discrimination between Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) of North American and European origin. *ICES Journal of marine Science*, 43(1), 50-58, doi:10.1093/icesjms/43.1.50.
- Reddin D., Pontual H. (de), Prouzet P., 1992. A comparison of two techniques to discriminate continental origin of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) off West Greenland. *Aquatic Living Resources*, 5, 81-88, doi:10.1051/alr:1992008.
- Réveillac E., 2020. Les apports de l'analyse des otolithes, in Museum national d'Histoire naturelle, Keith P., Poulet N., Denys G., Changeux T. *et al.* (coord.), *Les poissons d'eau douce de France*, Mèze, Biotope Éditions, Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle, 115 (coll. Inventaire et biodiversité).
- Richard A., Baglinière J.L., 1990. Description et interprétation des écailles de truites de mer (*Salmo trutta* L.) des deux rivières de Basse-Normandie : l'Orne et la Touques. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* (anciennement *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*), 319, 239-257, doi:10.1051/kmae:1990008.
- Riffart R., Marchand F., Rivot E., Baglinière J.L., 2006. Scale reading validation for estimating age from tagged fish recapture in a brown trout (*Salmo trutta*) population. *Fisheries Research*, 78(2-3), 380-384, doi:10.1016/j.fishres.2005.11.018.
- Rivot E., Perrier C., Jouanin C., Roussel J.M., Riera P. *et al.*, 2009. *Climate Change may have Affected Growth and Life History in Atlantic Salmon Juveniles over the Past 30 Years*, American Fisheries Society Symposium, 69, 855-857.
- Rochard E., Lassalle G., 2010. Conservation de la biodiversité et changement climatique, un nécessaire changement de paradigme. Le cas des poissons migrateurs amphihalins. *Sciences Eaux et Territoires*, 3, 104-109, doi:10.14758/SET-REVUE.2010.3.20.
- Rougemont Q., Dolo V., Oger A., Besnard A.L., Huteau D. *et al.*, 2021. Riverscape genetics in brook lamprey: genetic diversity is less influenced by river fragmentation than by gene flow with the anadromous ecotype. *Heredity*, 126, 235-250, doi:10.1038/s41437-020-00367-9.
- Rougemont Q., Gaigher A., Lasne E., Côté J., Coke M. *et al.*, 2015. Low reproductive isolation and highly variable levels of gene flow reveal limited progress towards speciation between European river and brook lampreys. *Journal of Evolutionary Biology*, 28(12), 2248-2263, doi:10.1111/jeb.12750.
- Roussel J.M., 2020. Les apports de l'analyse des isotopes stables, in Museum d'histoire naturel, Keith P., Poulet N., Denys G., Changeux T. *et al.* (coord.), *Les poissons d'eau douce de France*, Mèze, Biotope Éditions, Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle, 117 (coll. Inventaire et biodiversité).

- Ryan D., Shephard S., Gargan P., Roche W., 2019. Estimating sea trout (*Salmo trutta* L.) growth from scale chemistry profiles: an objective approach using LA-ICPMS. *Fisheries Research*, 211, 69-80, doi:10.1016/j.fishres.2018.10.029.
- Sabatié M.R., 1993. *Recherches sur l'écologie et la biologie des aloses au Maroc (Alosa alosa Linné, 1758 et Alosa fallax Lacépède, 1803) : exploitation et taxonomie des populations atlantiques, bioécologie des aloses de l'Oued Sebou*, thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 326 p.
- Sabatié M.R., Boisseau P., Alexandrino P., 2000. Variabilité morphologique, in Baglinière J.L., Elie P. (éd.), *Les aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.) – Écobiologie et variabilité des populations*, Paris, INRA-Cemagref, 135-178.
- Salman S., Zakaria S., Mosaad Hegazi M., Ahmad M.S., 2022. Population Dynamics of the Thinlip Grey Mullet (*Liza ramada*, Risso, 1827) in Bardawil Lagoon, North Sinai. *Egypt. Journal of Animal Poultry & Fish Production*, 11(1), 75-82, doi:10.21608/japfp.2022.290543.
- Scott W.B., Crossman E.J., 1974. Poissons d'eau douce du Canada. *Bulletin de l'Office des Recherches sur les Pêcheries du Canada*, Ottawa, 184.
- Sendek D.S., Bogdanov D.V., 2019. European smelt *Osmerus eperlanus* in the eastern Gulf of Finland, Baltic Sea: Stock status and fishery. *Journal of Fish Biology*, 94(6), 1001-1010, doi:10.1111/jfb.14009.
- Shearer W.M., 1992. *Atlantic Salmon scale reading guidelines*, ICES Cooperative Research Report, 188, Copenhagen, ICES, 46 p.
- Simberloff D., Martin J.L., Genovesi P., Maris V., Wardle D.A. et al., 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(1), 58-66, doi:10.1016/j.tree.2012.07.013.
- Sire J.Y., 1985. Fibres d'ancrage et couche limitante externe à la surface des écailles du *Cichlidae Hemichromis bimaculatus* (Téléostéen, Perciforme) : données ultrastructurales. *Annales des Sciences Naturelles : Zoologie*, 7, 163-180.
- Soto D.X., Dadswell M.J., Samways K.M., Cunjak R.A., McDermott T., 2023. Climate-driven Oceanic Range Shift of Saint John River Atlantic Salmon Revealed by Multidecadal Stable Isotope Trends. *Northern Naturalist*, 30(4), 521-539, doi:10.1656/045.030.0414.
- Tanaka S., Shepard M.P., Bilton H.T., 1969. Origin of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in offshore waters of the North Pacific in 1956-1958 as determined from scale studies. *International North Pacific Fisheries Commission*, 26, 7-118.
- Taverny C., 1991. *Contribution à la connaissance de la dynamique des populations d'aloses (Alosa alosa et Alosa fallax) dans le système fluvio-estuarien de la Gironde : pêche, biologie et écologie. Étude particulière de la dévalaison et de l'impact des activités humaines*, thèse de doctorat, Université de Bordeaux, 568 p.
- Taverny C., Cassou-Leins J.J., Cassou-Leins F., Elie EP., 2000. De l'œuf à l'adulte en mer, in Baglinière J.L., Elie P. (éd.), *Les aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.) – Écobiologie et variabilité des populations*, Paris, INRA-Cemagref, 93-124.
- Taverny C., Urdaci M., Elie A.M., Beaulaton L., Ortusi I. et al., 2005. *Biologie, écologie et pêche des lamproies migratrices (agnathes amphihalins)*, rapport final - Troisième tranche fonctionnelle, Irstea, 92 p.
- Teichert N., Rochard E., 2020. L'éperlan *Eperlanus eperlanus* Linnaeus 1758, in Museum d'histoire naturel, Keith P., Poulet N., Denys G., Changeux T. et al. (coord.), *Les poissons d'eau douce de France*, Mèze, Biotopie Éditions, Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle, 487-488 (coll. Inventaire et biodiversité).
- Thomas K., Hansen T., Brophy D., Ó Maoiléidigh N., Fjellidal P.G., 2019. Experimental investigation of the effects of temperature and feeding regime on scale growth in Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts. *Journal of Fish Biology*, 94(6), 896-908, doi:10.1111/jfb.13971.
- Todd C.D., Hanson N.N., Boehme L., Revie C.W., Marques A.R., 2020. Variation in the post-smolt growth pattern of wild one sea-winter salmon (*Salmo salar* L.), and its linkage to surface warming in the eastern North Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology*, 98(1), 6-16, doi:10.1111/jfb.14552.

Tomas J., Augagneur S., Rochard E., 2005. Discrimination of the natal origin of young-of-the-year Allis shad (*Alosa alosa*) in the Garonne-Dordogne basin (south-west France) using otolith chemistry. *Ecology of Freshwater Fish*, 14(2), 185-190, doi:10.1111/j.1600-0633.2005.00090.x.

Torniainen J., Vuorinen P.J., Jones R.I., Keinänen M., Palm S. et al., 2013. Migratory connectivity of two Baltic Sea salmon populations: retrospective analysis using stable isotopes of scales. *ICES Journal of Marine Science*, 71(2), 336-344, doi:10.1093/icesjms/fst153.

Tréhin C., 2022. *Réponse des populations de salmonidés migrants aux changements globaux : rôle de la croissance dans les stratégies d'histoire de vie et la dynamique de population chez le saumon atlantique (Salmo salar)*, thèse de doctorat, Institut Agro, 308 p.

Tréhin C., Rivot E., Lamireau L., Meslier L., Besnard A.L. et al., 2021. Growth during the first summer at sea modulates sex-specific maturation schedule in Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 78(6), 659-669, doi:10.1139/cjfas-2020-0236.

Tulp I., Keller M., Navez J., Winter H.V., Graaf M. (de) et al., 2013. Connectivity between Migrating and Landlocked Populations of a Diadromous Fish Species Investigated Using Otolith Microchemistry. *Plos One*, 8(7), e69796, doi:10.1371/journal.pone.0069796.

UICN Comité Français, MNHN, SFI, AFB, 2019. *Liste rouge des espèces menacées en France. Poissons d'eau douce de France métropolitaine*, Paris, 16 p.

Vignon M., Bareille G., Peycheran C., Tabouret H., 2025. Microchimie comparative des otolithes et des écailles de saumon Atlantique (*Salmo salar*). *Sciences Eaux et Territoires*, INRAE, 47, doi:10.20870/Revue-SET.2025.47.8148.

Virag L., Feunteun E., Trancart T., Acou A., 2018. Estimation de l'âge des anguilles par une méthode non létale : l'apport des écailles. Poster, VII^e Rencontres de l'Ichtyologie Française, 27-30 mars 2018, Paris, Société Française d'Ichtyologie.

Virag L., Teichert N., Faivre L., Baglinière J.L., Trancart T. et al., 2025. L'écaille : un outil de raffinement pour une recherche non létale en biologie des populations de poissons. Poster, IX^e Rencontres de l'Ichtyologie en France, 24-28 mars 2025, Paris, Société Française d'Ichtyologie.

Vitale F., Worsøe Clausen L., Ní Chonchúir G. (éd.), 2019. *Handbook of fish age estimation protocols and validation methods*, ICES Cooperative Research Report, 346, 180 p., doi:10.17895/ices.pub.5221.

Wright P., Panfili J., Morales-Nin B., Geffen A.J., 2002. Différents types de pièce calcaifiée – A. Otolithes, in Panfili J., Pontual H. (de), Troadec H., Wright P.J. (éd.), *Manuel de sclérochronologie des poissons*, Ifremer-IRD, 31-57.

Glossaire

Amphihalín : dont le cycle biologique se déroule à la fois en mer et en eau douce.

Anadrome : dont la reproduction a lieu en eau douce et la croissance en mer.

Castillon : nom donné au saumon atlantique qui séjourne un an et demi en mer avant de revenir en eau douce se reproduire (aussi raccourci ici par 1HM, « 1 hiver en mer »).

Catadrome : dont la reproduction a lieu en mer, et la croissance en eau douce, voire en estuaire.

Diadrome : qui effectue son cycle de vie entre les milieux eau douce et marin. Terme provenant de l'anglais qui a le même sens qu'amphihalín.

Dulçaquicole : vivant en eau douce.

Élasmoïde : écaille mince en forme de lamelle chez la majorité des poissons actuels.

Euryhalín : qui supporte de fortes variations de salinité du milieu aquatique.

Itéroparité : fait de se reproduire plusieurs fois au cours d'un cycle biologique.

Méristique : relatif à un caractère morphologique dénombrable.

Nectonique : relatif aux organismes aquatiques pouvant se déplacer activement et librement.

Ostéoblaste : cellule osseuse qui synthétise et minéralise la matrice organique des os.

Otolithe : structure calcifiée minéralisée et localisée dans l'oreille interne du poisson.

Otolithométrique : qui examine les otolithes pour l'estimation de l'âge et de la croissance d'un poisson.

Phanère : structure kératinisée qui se trouve à la surface de la peau des animaux et qui se forme à partir du derme.

Pisciaire : relatif au poisson.

Plasticité phénotypique : capacité d'un individu (ou d'un génotype) à se développer selon différents phénotypes en fonction de conditions environnementales, qu'elles soient biotiques ou abiotiques.

Poïkilotherme : dont la température corporelle varie avec celle du milieu.

Reproduction sur réserve : phénomène consistant pour un organisme à utiliser ses réserves énergétiques et corporelles accumulées pour se reproduire et maintenir tous les changements phénotypiques et comportementaux liés à la reproduction.

Scalimétrique : qui examine les écailles pour l'estimation de l'âge et de la croissance.

Sclérochronologique : qui examine les structures calcifiées pour l'estimation de l'âge et de la croissance.

Scutelle : écaille typique des Clupéidés.

Sémelparité : fait de se reproduire une seule fois au cours d'un cycle biologique.

Smolt (terme anglais) : stade du juvénile migrant du saumon atlantique et de la truite de mer lors du passage en mer.

Sympatrie : deux espèces ou populations vivant dans la même zone géographique ou le même habitat.

Les auteurs

Jean-Luc Baglinière

INRAE, Decod, 35042, Rennes, France

Pôle Gestion des migrateurs amphihalins dans leurs environnements (Miame), OFB, INRAE, Institut Agro, Université Pau et Pays Adour/E2S UPPA, 35042, Rennes, France

Frédéric Marchand

INRAE, U3E, 35042, Rennes, France

Pôle Gestion des migrateurs amphihalins dans leurs environnements (Miame), OFB, INRAE, Institut Agro, Université Pau et Pays Adour/E2S UPPA, 35042, Rennes, France

Nicolas Jeannot

INRAE, U3E, 35042, Rennes, France

Pôle Gestion des migrateurs amphihalins dans leurs environnements (Miame), OFB, INRAE, Institut Agro, Université Pau et Pays Adour/E2S UPPA, 35042, Rennes, France

Frédéric Lange

INRAE, Ecobiop, 64310, Saint-Pée-Sur-Nivelle, France

Pôle Gestion des migrateurs amphihalins dans leurs environnements (Miame), OFB, INRAE, Institut Agro, Université Pau et Pays Adour/E2S UPPA, 35042, Rennes, France

Quentin Josset

Service conservation et gestion durable des espèces exploitées, Direction de la recherche et de l'appui scientifique, OFB, 76260, Eu, France

Pôle Gestion des migrateurs amphihalins dans leurs environnements (Miame), OFB, INRAE, Institut Agro, Université Pau et Pays Adour/E2S UPPA, 35042, Rennes, France

Visuel de couverture : illustrations © mnivresse.com/Office français de la biodiversité ;
photographies d'écailles présentées dans l'ouvrage

Coordination éditoriale : Aude Boufflet

Édition : Alice Durand

Mise en page : Hélène Bonnet

Couverture et infographie : Anaïs Naïmi

Dépôt légal : décembre 2025

Printed for you by Libri Plureos GmbH (Deutschland)

La majorité des douze espèces de poissons migrateurs amphihalins présente en France hexagonale est classée comme vulnérable ou en danger. Pour comprendre leur écologie, de nombreuses études permettent l'acquisition de données individuelles, notamment grâce à un mode d'analyse non-léthal pour les poissons : le prélèvement d'écaillés. Cet ouvrage met en avant les utilisations possibles des écaillés pour appréhender le suivi et l'observation de sept des douze espèces amphihalines françaises : le saumon atlantique, la truite de mer, les trois espèces d'aloise, le mulot et l'éperlan. Les auteurs élargissent l'analyse des écaillés à d'autres types d'interprétation des données, depuis la scalimétrie — méthode la plus courante pour estimer l'âge et certains aspects de la vie du poisson — jusqu'aux études isotopiques et microchimiques en passant par la caractérisation génétique, la reconnaissance d'espèces, de formes biologiques, de poissons d'origine domestique et la discrimination des stocks. Ces utilisations sont illustrées à l'aide d'exemples principalement pris dans les familles de salmonidés et d'alosinés.

Ce guide pratique s'adresse aux professionnels de bureaux d'étude et d'observatoires, aux chercheurs et étudiants impliqués dans la recherche sur les milieux aquatiques mais aussi aux associations poissons migrateurs, aux fédérations de pêche et de protection de ces milieux.

Jean-Luc Baglinière est directeur de recherches honoraire INRAE, spécialiste de l'écologie et des stratégies d'histoire de vie des poissons migrateurs amphihalins et auteur de plusieurs guides sur l'interprétation des écaillés chez les salmonidés et les aloses.

Ingénieur de recherche, **Frédéric Marchand** est le directeur de l'Unité expérimentale d'écologie et d'écotoxicologie aquatique (U3E) d'INRAE et responsable du centre Colisa (Collection of Ichthyological Samples). Il travaille sur la qualité des milieux aquatiques et l'impact des activités humaines sur les populations de poissons migrateurs amphihalins.

Nicolas Jeannot est assistant ingénieur, responsable du site du Scorff, dédié à l'étude des populations de poissons migrateurs, auprès de l'U3E d'INRAE.

Frédéric Lange est technicien INRAE des systèmes naturels à l'UMR Écologie comportementale et biologie des populations de poissons (Ecobiop), spécialisé en reproduction artificielle des poissons et en scalimétrie.

Ingénieur halieute de formation, **Quentin Josset** dirige l'Observatoire long terme de la Bresle (OLTb) de l'Office français de la biodiversité (OFB) et assure l'étude et le suivi des poissons migrateurs sur cette rivière.

19€

ISBN : 978-2-7592-4178-1

éditions
Quæ

INRAE



Éditions Cirad, Ifremer, INRAE
www.quae.com

ISSN : 1952-2770
Réf. : 03045