



HAL
open science

Méthodes de détermination de l'âge chez le Chat haret des îles kerguelen

Michel Pascal, Jacques Castanet

► **To cite this version:**

Michel Pascal, Jacques Castanet. Méthodes de détermination de l'âge chez le Chat haret des îles kerguelen. *Revue d'Écologie*, 1978, 4, pp.529-555. hal-03530390

HAL Id: hal-03530390

<https://hal.science/hal-03530390>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

METHODES DE DETERMINATION DE L'AGE CHEZ LE CHAT HARET DES ILES KERGUELEN *

par Michel PASCAL et Jacques CASTANET

*Laboratoire d'Anatomie comparée,
Equipe « Formations squelettiques »,
Université Paris VII, 75005 Paris*

Introduit aux îles Kerguelen en 1951, le Chat domestique (*Felis catus* L.) y est retourné à la vie sauvage, exerçant une prédation intense sur les populations aviennes. Dans l'espoir de limiter le déséquilibre ainsi amorcé, des campagnes d'éradication ont débuté en 1973 (Derenne, 1972-1976), et il importe d'en déterminer les résultats pour envisager la stratégie à venir. Cette nécessité se double d'un intérêt purement scientifique, car cette introduction constitue *ipso facto* une expérience biologique dont il serait dommage de ne pas tirer un maximum d'enseignements, d'ordre écologique, génétique et évolutif.

Pour aborder l'étude de la structure et de la dynamique de cette population de chats, la connaissance de l'âge individuel des individus est indispensable. Chez les animaux sauvages, cette donnée est en général difficile à obtenir. Aussi avons-nous cherché à utiliser toutes les méthodes disponibles à cet égard. Nous avons notamment utilisé les critères morphologiques et pondéraux, l'ordre d'apparition des dents et leur aspect et le poids des cristallins. Nous avons cependant accordé un intérêt tout particulier aux structures de croissance cyclique (" growth lines " des auteurs de langue anglaise) présentes dans les tissus squelettiques. Leur étude histologique conduit, en effet, à une méthode d'évaluation de l'âge que nous appellerons squelettochronologie (1). Celle-ci a déjà fourni des résultats intéressants chez les mammifères, comme chez les Vertébrés inférieurs. Nous comparerons entre eux

(*) Première partie d'une étude portant sur la structure et la dynamique de la population de chats harets des îles Kerguelen.

(1) Terme introduit par Castanet et coll. (1977) pour parler des méthodes de détermination de l'âge individuel à partir de la structure histologique des os ou des dents (éventuellement des formations cornées épidermiques).

les résultats fournis pas les différentes méthodes, et nous utiliserons l'ensemble de ces résultats pour l'étude démographique proprement dite qui constituera la deuxième partie de ce travail.

I. — MARQUES DE CROISSANCE SQUELETTIQUES

INTRODUCTION.

Analogue dans son principe à la dendrochronologie des botanistes, la squelettochronologie a sans doute été utilisée pour la première fois chez les Mammifères par Scheffer en 1950. Depuis, cette méthode a fourni des résultats satisfaisants dans de nombreux ordres de Mammifères. Pour une bibliographie exhaustive des travaux publiés, on consultera les mises au point de : Klevezal et Kleinenberg (1967), Sergeant (1967), Jonsgard (1969), Morris (1972) et Bourlière et Spitz (1975).

Chez les Pinnipèdes et les Odontocètes, les travaux de Laws (1953), Carrick et Ingham (1962), Nielsen (1972), Gaskin et Blair (1977) indiquent clairement que les cernes de la dentine sont déposés annuellement. En revanche, chez les Cervidés, Law et Cowan (1963), Mitchell (1969), Sergeant et Pimlott (1959), Kay (1973), Miller (1974), Aitken (1975) et Haas (1977) ont montré que le ciment dentaire semble être le tissu le plus favorable à la détermination de l'âge. C'est également le ciment qui est utilisé chez les Ursidés (Stonberg et Jonkel, 1966 ; Marks et Erickson, 1966 ; Craighead, 1970). Récemment, Stephenson, (1977), à l'aide d'animaux sauvages d'âge connu, a montré que chez la Loutre, le ciment des canines présente des couches à périodicité indiscutablement annuelle. Chez d'autres Carnivores terrestres, tel le Renard (Jensen et coll. 1968), ce sont aussi les marques de croissance du ciment qui servent pour déterminer l'âge. Ahnlund, (1976), signale pourtant que la dentine et le ciment offrent le même nombre de couches chez le Blaireau.

D'autres auteurs enfin préfèrent utiliser l'os plutôt que les tissus dentaires et périodontaires. C'est le cas de Morris (1970) qui a travaillé sur le Hérisson, de Klevezal (1975), sur deux Rongeurs (le Hamster et le Léroton) et de Ohtaishi et coll. (1976), sur le Lièvre.

A notre connaissance, la squelettochronologie n'a jamais été utilisée chez les Félidés.

En principe, la squelettochronologie consiste simplement à dénombrer les couches d'apposition successives qui apparaissent soit au niveau des tissus dentaires et périodontaires, soit au niveau des corticales périostiques primaires. Si ces couches se déposent selon un rythme de périodicité connue, leur simple dénombrement conduit directement à la détermination d'un âge absolu.

Nous devons donc, en toute rigueur, déterminer l'intervalle de temps qui sépare la mise en place de deux cernes de même nature. Ces conditions « théoriques » idéales, conduisant à la connaissance directe de l'âge individuel, sont rarement réalisées en pratique. En effet, dans le cadre de ce travail, nous ne disposons malheureusement pas de chats harets d'âge connu (1), et une expérimentation à l'aide de marquage vital était difficilement envisageable. Pour tenter cependant d'obtenir des résultats utilisables et dignes de confiance, nous avons dénombré systématiquement et comparé entre elles les marques de croissance présentes dans la dentine, le ciment et l'os. La structure histologique de ces différents tissus sera décrite ci-dessous avec précision. Nous avons ensuite vérifié si l'âge obtenu par la squelettochronologie est compatible avec les résultats fournis par d'autres méthodes, ainsi qu'avec la biologie du Chat haret des Kerguelen. Sur notre matériel, c'est la convergence d'un faisceau d'informations et leur cohérence réciproque qui nous permet de considérer comme valides les résultats de la squelettochronologie. On retrouve là l'idée de « preuves circonstanciées » de Peabody (1961). En pareil cas, elle peut se substituer à des preuves directes.

MATERIEL ET METHODES.

Choix des pièces osseuses.

Notre première préoccupation a été de choisir les pièces osseuses qui se prêtaient le mieux à notre projet, c'est-à-dire celles qui nous permettaient d'obtenir de la façon la plus simple les résultats les plus fiables.

Les os plats (en diploé par exemple) possèdent la plupart du temps une corticale primaire extrêmement mince. Les différentes couches osseuses, étroites, sont difficiles à distinguer. C'est pour cette raison que nous avons écarté ces os *a priori*.

Les os longs (fémur, tibia...) présentent souvent au niveau de la diaphyse des lignes d'arrêt de croissance nettes. Ils sont cependant le siège d'un remaniement intense et d'un remodelage actif qui peuvent entraîner la destruction de la quasi-totalité des marques. Pour cette raison, les os longs chez les mammifères sont rarement favorables pour l'évaluation de l'âge (Klevezal et Kleinenberg, 1967).

Sur le terrain, nous avons prélevé un fémur à chacun de nos chats. Pour quelques spécimens nous avons vu que le nombre de

(1) Nous avons observé un chat domestique d'âge connu. Il constitue cependant un cas très particulier par rapport aux animaux de la population étudiée, aussi ne l'évoquerons-nous qu'en discussion.

LAC (1) sur des coupes transversales de diaphyses fémorales était inférieur de un au moins au nombre trouvé sur l'os mandibulaire. Ceci confirme que les os longs ne peuvent être utilisés pour évaluer l'âge de nos animaux.

Enfin, les tissus dentaires, péridentaires et l'os mandibulaire sont considérés comme les plus favorables pour déterminer l'âge (Klevezal et Kleinenberg, 1967) et cela pour plusieurs raisons.

— Certains de ces éléments jouissent probablement d'une croissance continue et cyclique tout au long de la vie de l'animal. Cela peut paraître paradoxal chez les homéothermes à croissance finie et qui généralement n'hibernent pas. Cependant, de nombreux travaux (par exemple Enlow, 1962, 1963, 1968 ; Klevezal et Kleinenberg, 1967 ; Israël, 1973 ; McNamara et coll., 1975 ; de Ricqlès, 1976) montrent que, compte tenu du remodelage squelettique, la croissance osseuse n'est jamais complètement achevée même chez les Mammifères, au moins localement. De plus, même chez un homéotherme, l'alternance des saisons n'est probablement pas sans effet sur le métabolisme général et (ou) sur la croissance, ce qui justifie la présence de marques squelettiques saisonnières dans certaines parties du squelette.

— La vitesse de croissance de ces pièces squelettiques n'est ni trop lente ni trop rapide. Les marques naturelles sont ainsi suffisamment distinctes et ne subissent que peu de complications (dédoublément, marques surnuméraires etc.).

— Les phénomènes de remaniements et de résorption qui aboutissent à l'élimination de couches sont quasiment nuls au niveau du ciment dentaire et modérés dans l'os de la mandibule (beaucoup moins actifs en tous cas qu'au niveau des corticales périostiques des os longs).

— Chez les grands Mammifères, ces éléments squelettiques sont de bonnes dimensions et le dénombrement des marques de croissance peut donc se faire directement à la loupe binoculaire en lumière réfléchie sur simples surfaces polies de coupes transversales ou longitudinales.

Niveau et orientation des plans de coupe.

Pour percevoir le plus commodément possible l'ensemble des couches de croissance et les dénombrer avec facilité, il importe de choisir, dans les os considérés, l'emplacement et l'orientation optimale des plans de coupe.

Sur la mandibule, pièce *a priori* favorable (Klevezal, 1975), nous avons observé des coupes à 5 niveaux différents (Fig. 1 A).

(1) L.A.C. = Lignes d'arrêt de croissance. Cette abréviation sera désormais employée dans la suite de cet article.

Le quatrième niveau s'est avéré le mieux adapté car les marques de croissance y sont particulièrement visibles dans l'os compact de la base interne de la mandibule. Aux trois premiers niveaux, l'os cortical est très affecté par la proximité des racines dentaires (os alvéolaire très remanié). La présence des marques de croissance n'y est pas constante. On ne peut donc l'utiliser. Il en va de même pour le cinquième niveau qui offre une épaisseur d'os cortical inférieure à celle du quatrième. C'est donc sur celui-ci que nous avons effectué la lecture de l'âge de tous nos animaux.

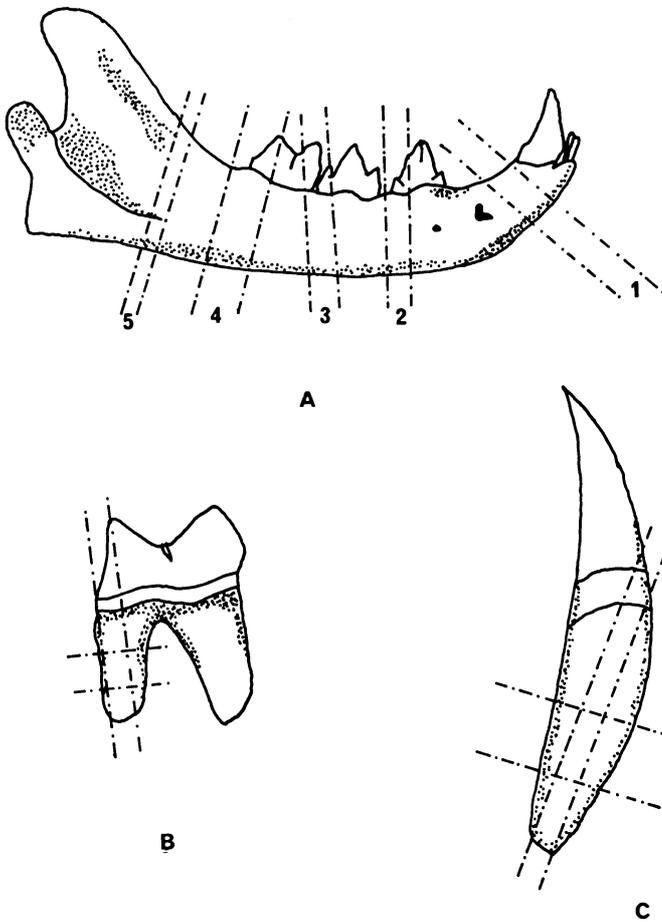


Figure 1. — Emplacements des différents plans de coupe expérimentés au cours de la phase exploratoire de l'étude : A, sur la mandibule ; B, sur la carnassière ; C, sur la canine.

Sur coupes colorées de la dentine, examinée soit avant, soit après déminéralisation, nous n'avons obtenu aucun résultat cohérent. Le nombre de « lignes » concentriques y est très élevé et ne correspond manifestement pas à un rythme annuel.

En revanche, sur le ciment dentaire, les marques de croissance sont relativement nettes. Nous avons tout d'abord espéré utiliser le niveau 4 de la mandibule pour réaliser sur une seule préparation les coupes longitudinales de la racine de la carnassière et les coupes transversales de mandibule (Fig. 1 b). Nous avons obtenu de bons résultats (Fig. 3 d). Cependant la faible marge d'épaisseur qui nous était laissée de part et d'autre du plan de section optimum rendait très difficile la réalisation pratique de ces coupes. Nous avons donc renoncé à ce type de préparation qui ne donnait pas, en exploitation de routine, des résultats constants donc fiables.

C'est finalement sur des coupes transversales pratiquées sur le deuxième tiers de la racine de la canine que le ciment, relativement épais, présente les marques de croissance les plus distinctes. Ce sont ces coupes que nous avons utilisé (Fig. 1 c). Les critères du choix des plans de coupe explicités ici sont d'ordre opérationnel. Dans la discussion nous justifierons ces choix au plan théorique.

Prélèvement et technique.

La tête et une patte ont été prélevées sur chacun des 292 chats (*Felis catus* L.) abattus au cours des mois d'octobre, novembre et décembre 1976 — soit pendant l'été austral. Comme nous l'avons vu, la mandibule (avec ses dents) et le fémur ont été retenus *a priori* pour servir à la lecture de l'âge. Ces pièces ont été décharnées sur place puis conservées à sec. Pour quelques animaux, ces éléments squelettiques ont été inclus en résines polyesters. Cela nous a permis d'observer, comme cela se fait chez les grands mammifères, des plans de sections polies. Nous avons pu aussi réaliser des tranches minces (50 à 100 μ), les observer au microscope polarisant et les microradiographier. Ces tranches minces ont servi à l'interprétation histologique précise des structures.

Pour l'étude de routine, la technique préconisée par Klevezal et Kleinenberg (1967) s'est révélée la plus pratique. Nous l'avons rendue encore plus rapide.

Des morceaux de 1 cm³ environ sont décalcifiés par l'acide nitrique à 5 % pendant une durée de 24 à 72 heures, suivant le degré de minéralisation. Des coupes de 30 μ environ sont réalisées au microtome à congélation. On les colore de 10 à 20 minutes à l'hématoxyline d'Ehrlich. Après quelques minutes de lavage à l'eau, ces coupes sont montées directement en milieu aqueux (Univers mountant aqueous de Gurr). La coloration reste inaltérée au bout de 6 mois. Les observations sont faites à la loupe et au faible grossissement du microscope.

Lecture de l'âge.

Dans un premier temps, c'est indépendamment l'un de l'autre que nous avons observé les préparations histologiques. La comparaison de nos résultats respectifs a abouti à une identité de vue (même aspect de l'os et même nombre de marques de croissance) dans 80 % des cas. Pour les 20 % restants, nous avons réalisé ensuite une observation en commun et nous sommes arrivés à un accord sur l'âge dans 95 % des cas. Dans les 5 % restants, les difficultés sont liées à une mauvaise coloration et à des aspects structuraux individuels difficiles à interpréter. Pour ces animaux, les résultats comportent une incertitude de plus d'une marque de croissance. Nous ne les avons pas intégrés dans nos résultats globaux.

Résultats.

Sur coupes minéralisées et colorées du ciment circumradiculaire de la canine (Figs. 2 a et 2 c), les couches annuelles se présentent sensiblement comme celles de l'os. On reconnaît des lignes concentriques, très chromophiles, parfois un peu épaissies, mais très rarement dédoublées ; nous les appellerons « lignes d'arrêt de croissance » ou « LAC ». Ces lignes limitent des couches plus larges, prenant faiblement la coloration et d'aspect homogène ; nous les appelons « zones ». Sur nos préparations, contrairement à ce qu'observent Klevezal et Kleinenberg (1967) et Haas (1977) chez les Cervidés, la différence de densité cellulaire (cémentocytes) entre les zones et les LAC n'est pas évidente ; cependant, puisque le ciment est peu épais chez notre petit Félinidé, il est difficile d'apprécier sérieusement la répartition cellulaire. Nous pensons toutefois que les cémentocytes doivent se raréfier au niveau des LAC.

En microradiographie, les LAC du ciment apparaissent légèrement hyperminéralisées (Fig. 3 e). Ceci confirme les observations de Klevezal (1975) qui, sur plusieurs espèces, arrivait à la même conclusion après imprégnation argentique. La signification de cette différence de minéralisation n'est pas aisée à comprendre, d'autant plus qu'elle semble variable selon l'espèce (1). Nous n'en discuterons pas ici.

Le dénombrement des LAC du ciment dentaire est facilité par l'absence de vascularisation et par la très faible érosion intéressant ce tissu (exception faite des vieux individus). En revanche, ce tissu est peu épais chez le chat et les LAC sont donc toujours très serrées. De plus, à cause de l'obliquité fréquente des coupes, les LAC sont

(1) Récemment Haas (1977), par microradiographie, n'observe pas de minéralisation différente entre les LAC et les zones dans le ciment inter radiculaire des molaires du cerf.

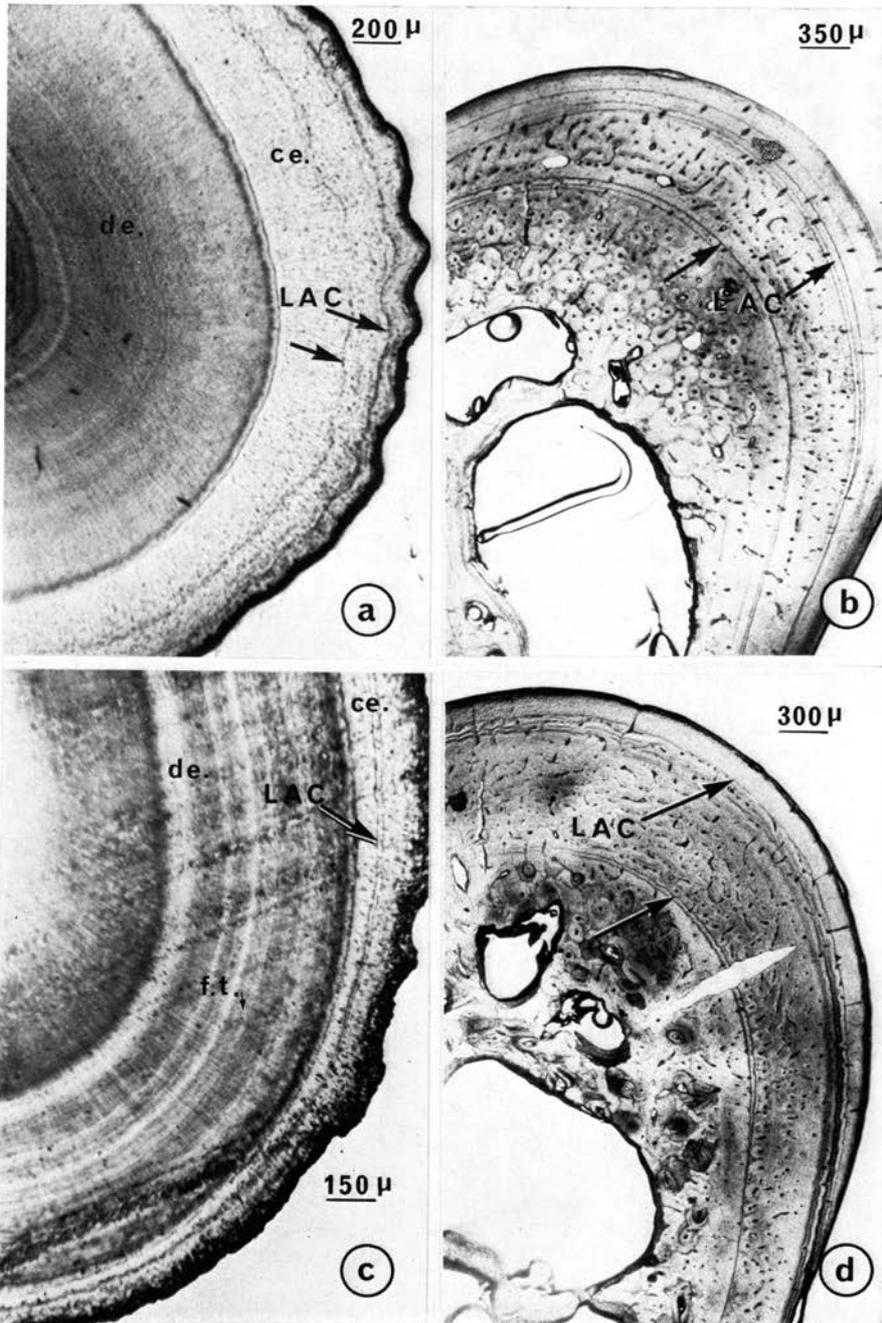


Figure 2. — Figures 2 a et 2 b : coupe transversale d'une canine (2 a) et du dentaire au niveau 4 (2 b) d'un individu de 2 ans, né au printemps.

Figures 2 c et 2 d : coupe transversale d'une canine (2 c) et du dentaire au niveau 4 (2 d) d'un individu né en été.

Abréviations. — ce : cément ; de : dentine ; f.t. : fibre de Tomes ; LAC : ligne d'arrêt de croissance.

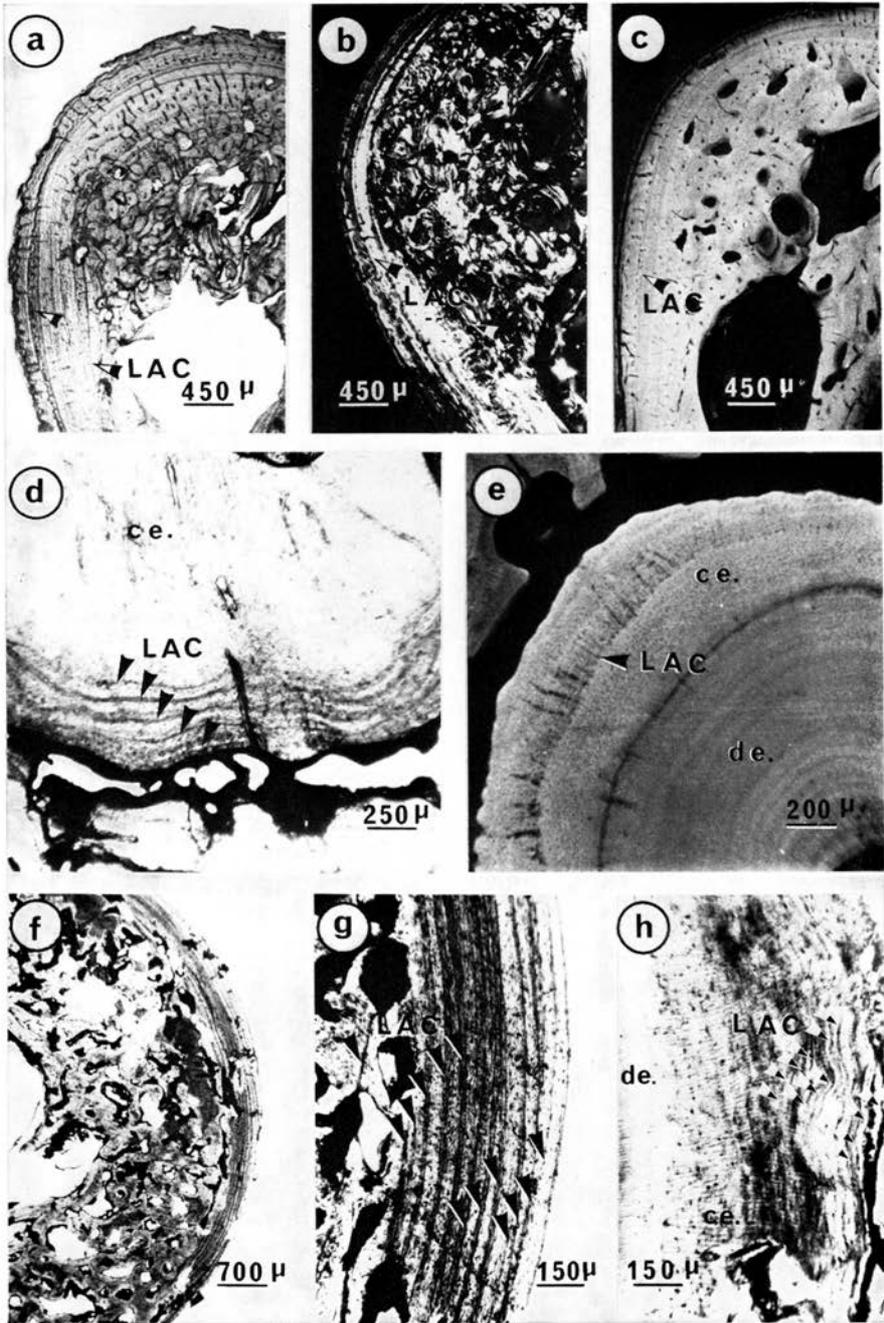


Figure 3. — Figures 3 a, 3 b, 3 c : coupe transversale de la mandibule au niveau 4 chez un même animal ; a : coloration à l'hématoxyline d'une coupe réalisée au microtome à congélation ; b : plaque mince observée en lumière polarisée ; c : micro-radiographie d'une plaque mince. — Figure 3 d : coupe sagittale d'une racine de carnassière d'un animal de 6 ans. — Figure 3 e : micro-radiographie d'une coupe transversale de canine. — Figures 3 f, 3 g, 3 h : coupe transversale d'une mandibule (f, g) et d'une canine (h) d'un animal d'âge connu (15 ans).

Abréviations. — ce : cément ; de : dentine ; ft. : fibre de Tomes ; LAC : ligne d'arrêt de croissance.

souvent diffuses. Finalement, en pratique, leur dénombrement est moins facile que sur l'os. Nous l'avons cependant effectué pour chaque animal, de façon à pouvoir comparer les valeurs trouvées ici avec celles obtenues sur l'os.

Sur des coupes colorées de la mandibule (niveau 4) (Fig. 2 b, 2 d, 3 a), les couches de croissance cyclique apparaissent, ainsi que sur le ciment, comme une succession de bandes larges, les zones, alternant avec des lignes très chromophiles, les LAC. Nous allons voir que la structure des zones est plus complexe dans l'os que dans le ciment. Dans le tissu osseux, les lignes d'arrêt de croissance correspondent tout à fait aux « resting lines » de Pritchard (1956) ou aux « adhesion lines » de Klevezal et Kleinenberg (1967). On admet très généralement que ces formations, si elles sont présentes sur une grande distance de coupe (c'est-à-dire sur une grande surface de l'os), correspondent à un arrêt momentané de l'ostéogenèse sur cette surface.

Pour l'ensemble des chats de notre population, le nombre maximum de LAC (ou de groupes de LAC) compté sur un même individu, dans l'os ou le ciment, est de 7. Autrement dit, nous avons pu reconnaître 7 classes histologiques (nous ne parlerons pas, pour l'instant, de classes d'âge).

Souvent, une LAC apparaît unique dans une région osseuse et, un peu plus loin, devient double ou triple (Fig. 2 b). Chacune de ces lignes hématoxylinophiles est alors séparée par un peu d'os. On a ainsi un « groupe de LAC » présentant une certaine épaisseur et qui est comparable par son aspect à un *annulus* d'os plat (Warren, 1963 ; Castanet, 1974). Nous en discuterons.

En lumière polarisée (Fig. 3 b) les LAC, bien repérables, sont plus anisotropes que le tissu des zones adjacentes, surtout dans les parties profondes de la mandibule.

En microradiographie (Fig. 3 c) les LAC osseuses ont une radiopacité sensiblement équivalente, parfois inférieure à celle des zones. Ce degré de minéralisation ne permet donc pas de distinguer ici les LAC des zones. Ce fait confirme les observations réalisées par ailleurs sur les os des Amphibiens, des serpents et des lézards (Castanet, 1974, 1975, 1978).

Au niveau 4 de la mandibule, partant de la cavité médullaire jusqu'à la périphérie, les zones ont une structure histologique qui se transforme progressivement. La plus interne est large et bien vascularisée. Elle n'est que très peu remaniée chez les animaux qui se révéleront, nous le verrons, être les plus jeunes (peu ou pas encore de résorption péri-médullaire et peu d'ostéones secondaires) ; cette couche est constituée d'os à fibres entrecroisées (encore appelé « os fibreux »). Elle comporte en outre des ostéocytes globuleux répartis au hasard. Les canaux vasculaires (ostéones primaires), toujours nombreux, ont une disposition également irrégulière.

gulière. Ce tissu témoigne d'un dépôt rapide de l'os (*int. al.* Amprino, 1947 ; Enlow, 1966 ; Enlow, 1969 ; de Ricqlès, 1968 et 1976). En lumière polarisée cet os, en dehors de l'emplacement des ostéones primaires, est globalement isotrope. Chez les animaux qui ne présentent pas de LAC (donc probablement âgés de moins d'un an), toute la corticale mandibulaire, c'est-à-dire la première zone, est formée par ce type de tissu osseux. On note que la cavité médullaire est relativement réduite chez ces jeunes.

Chez les animaux qui s'avèreront être les plus âgés, les zones périphériques deviennent progressivement plus étroites. Globalement, elles sont formées d'os plus régulier, caractéristique d'une vitesse de croissance de plus en plus lente.

La deuxième zone, encore assez épaisse, est formée le plus souvent par un « complexe fibro-lamellaire » (de Ricqlès, 1976) représenté ici par de l'os sub-plexiforme (de Ricqlès, 1968 b). Dans d'autres cas, cette seconde zone, plus faiblement vascularisée, montre aussi de l'os à fibres parallèles. De part et d'autre des premières LAC (les plus internes) ou sur toute la largeur d'un groupe de LAC, on remarque que l'os est toujours plus ou moins lamellaire (Fig. 3 a) ; ceci témoigne que localement la vitesse de croissance s'est ralentie. Nous retrouvons ici des images identiques à celles décrites chez les lézards par exemple (Castanet, 1978).

La troisième zone conserve parfois mais pas toujours une épaisseur notable. Elle est alors constituée d'os à fibres parallèles ou d'os lamellaire peu vascularisé, ce qui parle en faveur d'une croissance osseuse lente.

Les zones suivantes, quand elles existent, sont étroites et constituées de quelques lamelles osseuses. Chez les vieux individus, on constate que la reconstruction secondaire (ostéones secondaires ou système de Havers) ainsi que la résorption endostéale ne sont jamais très importantes au niveau mandibulaire considéré (c'est d'ailleurs une des raisons principales de son choix). Dans les cas les plus défavorables, ces deux phénomènes ne détruisent que partiellement la première LAC.

La brusque diminution de largeur des zones à partir de la deuxième LAC est à mettre en relation avec l'apparition de la maturité sexuelle et avec le ralentissement brusque et durable de la croissance globale de l'organisme, qui s'ensuit. Les LAC apparaissent alors plus serrées et peu distinctes des lamelles osseuses adjacentes. Leur dénombrement en est rendu plus délicat. En pratique deux ou trois lectures — et si possible par des personnes différentes — permettront d'éviter des confusions. Des variations importantes de la largeur de la première zone nous ont conduits à distinguer deux groupes d'animaux. Dans le premier, numériquement le plus important, la mandibule (niveau 4) est dotée d'une première zone épaisse, constituée d'os primaire peu remanié (Fig.

2 a, 2 b). Dans le second (Fig. 2 c, 2 d), et indépendamment de l'intensité de la résorption pérимédullaire, la première zone est au contraire peu épaisse. Dans le premier groupe on constate en outre qu'il y a un nombre identique de LAC dans le ciment et dans l'os mandibulaire, tandis que dans le second, le ciment possède toujours une LAC de moins que l'os. Nous verrons, en discussion, l'intérêt pratique de ces particularités.

Discussion.

L'alternance de couches osseuses (caractérisant une croissance rapide) avec de simples lignes d'arrêt de croissance, constitue sans doute le meilleur argument indirect en faveur du caractère annuel de l'une ou l'autre de ces formations. Il ne fait guère de doute en effet que les LAC, telles que nous les avons définies sur notre matériel, représentent un ralentissement ou un arrêt de l'ostéogenèse locale, sans doute lié à la saison hivernale. Les zones correspondent au contraire à la période annuelle de croissance active (printemps, été, automne). Nous n'envisagerons pas ici le déterminisme (endogène ou exogène) du rythme d'activité ainsi observé et déjà discuté par ailleurs à propos des poïkilothermes (Castanet, 1975, 1978) (1). Cependant l'été et l'hiver sont deux saisons tranchées aux îles Kerguelen et représentent sans doute le principal synchroniseur du rythme biologique du dépôt osseux périostique.

Ces considérations suggèrent — et la plupart des travaux antérieurs chez les mammifères allaient déjà dans ce sens — qu'une LAC plus une zone représentent l'ensemble d'un dépôt annuel. On peut donc les utiliser pour évaluer l'âge individuel à une année près.

L'analyse précise de l'aspect d'ensemble (épaisseurs relatives, rythmicité...) des LAC et des zones, ajoutée à celle de leur structure histologique, plaide également en faveur du caractère annuel de ces marques de croissance. En effet, outre les variations individuelles, le ralentissement global de la croissance de l'organisme au cours de la vie s'inscrit aussi dans le squelette. Ce ralentissement est particulièrement net après l'acquisition de la maturité sexuelle. Sur nos animaux, on a pu reconnaître sa place au niveau de la deuxième zone (soit vers un an ou un an 1/2). Or on sait que la maturité sexuelle de *Felis catus* est atteinte, en Europe, à 7 ou 8 mois pour les femelles et à 1 an pour les mâles (Lebeau, 1970). Selon Derenne (1976), utilisant les seules observations biologiques, il en serait de même aux îles Kerguelen. Les données de l'histologie concordent donc assez bien avec celles de la biologie.

(1) Pour une discussion plus critique sur la signification des LAC (*annuli*) et des zones sur les os longs des tétrapodes, on consultera avec intérêt le travail de Ricqlès, 1975 et 1977.

Le Chat haret des îles Kerguelen est doté de deux périodes de reproduction par an (Pascal, 1977). La plus importante se situe entre la mi-septembre et la fin d'octobre (début du printemps austral), la deuxième a lieu en janvier-février (milieu de l'été austral). Les chats qui possèdent une première zone épaisse et le même nombre de LAC sur l'os et le ciment seraient nés au printemps. La dentition définitive apparaissant vers le 7^e mois (Lebeau, 1970) (les canines sont les dernières mises en place), il y aura un peu de ciment déposé avant le premier hiver, et l'enregistrement d'un premier arrêt de croissance pourra se faire. Chez les chats nés au milieu de l'été au contraire, le ciment dentaire ne sera pas encore déposé à l'entrée de l'hiver ; il ne pourra donc pas enregistrer la première période hivernale. Ainsi s'explique la différence d'une LAC entre l'os et le ciment. De plus, chez les chats nés en été, l'épaisseur de la couche osseuse déposée et représentant la première zone sera plus faible que chez ceux nés 4 ou 5 mois avant. Ce phénomène a un double intérêt : d'une part il fournit un bon argument en faveur du dépôt hivernal — donc annuel — des LAC, d'autre part il permet de distinguer *a posteriori* les individus de la génération de printemps et ceux de la génération d'été, par conséquent de préciser, à 6 mois près, l'âge individuel.

Nous voyons ainsi l'avantage qu'il y a à étudier plusieurs tissus (dans notre cas, ciment et os). Une telle étude aide en effet à réduire l'arbitraire des résultats. On peut regretter que de nombreux auteurs utilisent le ciment, la dentine ou bien l'os sans donner les raisons de leur choix. Cela amène parfois à des révisions, telles celles de Kasuya qui, après avoir choisi la dentine chez les dauphins en 1972, lui préfère le ciment en 1976.

Le simple décompte des LAC sans aucune précaution ne saurait toutefois suffire. Outre le problème de couches érodées et disparues, il convient d'interpréter fonctionnellement les modifications morphologiques des éléments squelettiques en croissance et leur retentissement sur les structures histologiques des tissus examinés.

Ainsi, la présence de LAC doubles ou triples (groupes de LAC) correspond certainement à un état d'équilibre entre l'arrêt total du dépôt osseux et sa reprise momentanée pendant la période d'activité ralentie. Cependant, ce phénomène ne se traduira pas au plan histologique de la même façon, selon qu'il s'agira de jeunes en pleine croissance ou d'adultes. Chez les adultes ces lignes sont en général assez serrées, ce qui n'est pas le cas chez les jeunes où, plus écartées, elles peuvent offrir l'aspect d'un ménisque. On notera d'ailleurs que, chez les Amphibiens et chez les Reptiles, les LAC dédoublés sont également assez fréquentes (Smirina, 1974 ; Castanet, 1978).

La morphologie osseuse locale est, elle aussi, intimement liée à la structure histologique. Nous avons expliqué (Castanet et coll.,

1977) comment, en passant d'un os cylindrique (croissance isodimensionnelle) à un os aplati (croissance anisodimensionnelle), une LAC se transforme peu à peu en un *annulus*.

TABLEAU I

Résumé des caractères ostéologiques permettant, selon le sexe, de distinguer les individus nés au printemps de ceux nés en été.

Sexe / Naissance	Mâle	Femelle
	Maturité sexuelle à 12 mois.	Maturité sexuelle à 7 mois.
Printemps	<ul style="list-style-type: none"> * 1^{re} zone osseuse épaisse. * 2^e zone osseuse : Os à fibres parallèles ou os lamellaire. * Nombre de lignes d'arrêt de croissance identique dans le ciment et dans l'os. 	<ul style="list-style-type: none"> * 1^{re} zone osseuse épaisse. * 2^e zone osseuse : Os en général de type lamellaire. * Nombre de lignes d'arrêt de croissance identique dans le ciment et dans l'os.
Eté	<ul style="list-style-type: none"> * 1^{re} zone dans l'os peu épaisse. * 2^e zone osseuse : Os à fibres entrecroisées, parfois laminaire ou subplexiforme. * Le ciment présente une ligne d'arrêt de croissance de moins que l'os. 	<ul style="list-style-type: none"> * 1^{re} zone osseuse peu épaisse. * 2^e zone osseuse : Os à fibres parallèles ou os lamellaire. * Le ciment présente une ligne d'arrêt de croissance de moins que l'os.

Ces variations structurales locales, malgré leur diversité, ne remettent pas fondamentalement en cause la périodicité annuelle du dépôt des LAC et donc leur aptitude à servir de critère d'âge. Ces transformations compliquent cependant en pratique le travail d'évaluation de l'âge. C'est pourquoi nous insisterons sur le fait qu'il est indispensable de procéder, sur chaque espèce, à l'interprétation fonctionnelle des différents types de tissus rencontrés, car le simple dénombrement direct des marques de croissance, effectué sans une sérieuse analyse critique, peut conduire à bien des déconvenues. De même, l'exploration des pièces squelettiques selon différents plans de coupe est un préalable indispensable, dans la mesure où elle permet une interprétation des remodelages séquentiels de croissance (Enlow, 1963) et elle justifie donc le choix « opérationnel » de certaines régions.

Les résultats précédents et ces quelques éléments de discussion montrent que, du seul point de vue de l'histologie osseuse, les LAC (ou les zones) ont un rythme annuel. Nos sept classes histologiques correspondraient bien à sept classes d'âge mises en évidence dans la population de chats des îles Kerguelen.

Sans doute ces preuves histologiques sont-elles indirectes ; elles constituent plutôt un faisceau de présomptions, ce qui ne remplace pas entièrement la comparaison directe, quand cela est possible, avec des témoins d'âge connu. Nous avons eu l'occasion d'étudier un individu domestique mâle, castré, ayant vécu à Paris et mort à l'âge de 15 ans. Sur des coupes de mandibule de cet animal, nous avons repéré treize LAC et il semble que les deux premières aient été résorbées (Fig. 3 f, 3 g). Le ciment dentaire fournit un résultat comparable à celui de l'os (Fig. 3 h). Etant donné les caractéristiques de l'animal considéré, ces observations posent divers problèmes, en particulier quant au déterminisme des marques de croissance. Malgré cela nous avons jugé utile de rapporter ici ces observations car force est de constater que les LAC sont bien présentes et que leur nombre correspond sensiblement à l'âge réel de l'animal. Nous espérons pouvoir multiplier de telles investigations.

II - LE POIDS DES CRISTALLINS

Cette méthode a surtout été employée pour évaluer l'âge des Lagomorphes et des petits Rongeurs. Nous avons utilisé la technique préconisée par Lord (1959).

Les yeux, prélevés immédiatement après l'abattage, sont fixés dans du formol à 10 % et conservés ainsi pendant cinq à huit mois selon les cas. Soigneusement disséqués et nettoyés, les cristallins ont été desséchés pendant 56 heures dans une étuve à 110°C. Cette durée est nécessaire pour obtenir un poids sec constant. La pesée est effectuée sur une balance monoplateau précise au 1/1 000^e de gramme. Pendant toute l'opération les échantillons ont été maintenus dans une enceinte close munie de silicagel afin d'éviter toute réhydratation. Dans de nombreux cas, nous n'avons pu disposer que d'un seul cristallin par sujet pour opérer la mesure.

Dans le Tableau II sont réunis les résultats qui nous ont permis d'élaborer la Fig. 4. Le poids du cristallin des animaux qui ont un os sans LAC (moins de un an) varie énormément d'un individu à l'autre. Cet étalement des valeurs est lié à une croissance très importante du chat à cette époque de sa vie. Pour ces animaux jeunes une étude approfondie révélerait très certainement (au mois près) que le poids du cristallin constitue un excellent critère d'âge. Pour les adultes, il semble que passé quatre-cinq ans cette méthode ne nous permette plus d'attribuer un âge sans une erreur importante et certainement supérieure à celle commise par l'utilisation des LAC.

Le modèle linéaire rendant compte de la croissance pondérale du cristallin en fonction de l'âge de l'animal est de type semi-logarithmique (Lord, 1959 ; Martinet, 1966 ; Le Louarn, 1971 ;

TABLEAU II

*Evolution, selon le sexe, du poids du cristallin
(en 10⁻⁴ grammes ; moyennes et valeurs extrêmes
pour chaque classe) en fonction de l'âge.*

LAC : nombre de LAC observées dans le tissu osseux.

N : taille de l'échantillon.

M : moyenne et intervalle de confiance des poids des cristallins.

Mâles			Femelles		
LAC	N	M	LAC	N	M
0	6	908 (591-1225)	0	5	700 (984-416)
1	22	2350 (2122-2578)	1	23	2332 (2145-2519)
2	18	2791 (2589-3037)	2	21	2553 (2376-2816)
3	19	3071 (2848-3294)	3	8	2818 (2640-2996)
4	3	3128 (3036-3220)	4	5	3198 (3022-3374)
5	3	3416 (3238-3594)	5	1	3104 »
6	3	3442 (3340-3544)	6	2	3455 »
7	»	» »	7	2	3455 »
8	1	3266 »	8	»	» »

Pépin, 1973). Nous avons donc appliqué cette transformation à l'âge déterminé par les LAC et recherché la droite de régression :

$$\text{Log (T)} = a (P) + b$$

où T est l'âge exprimé en LAC, P est la moyenne des poids des cristallins des individus appartenant à la même classe d'âge (poids exprimé en grammes). Nous obtenons les droites de régression suivantes (Fig. 4) :

$$\begin{aligned} \text{— Pour les mâles : } & \text{Log (T)} = 15,95 (P) - 3,77 \\ & r = 0,99 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{— Pour les femelles : } & \text{Log (T)} = 15,20 (P) - 3,32 \\ & r = 0,98 \end{aligned}$$

Nous obtenons donc pour les mâles comme pour les femelles un coefficient de corrélation élevé entre l'âge déterminé par l'histologie osseuse et le poids des cristallins. Autrement dit, ces deux méthodes indépendantes se confirment réciproquement.

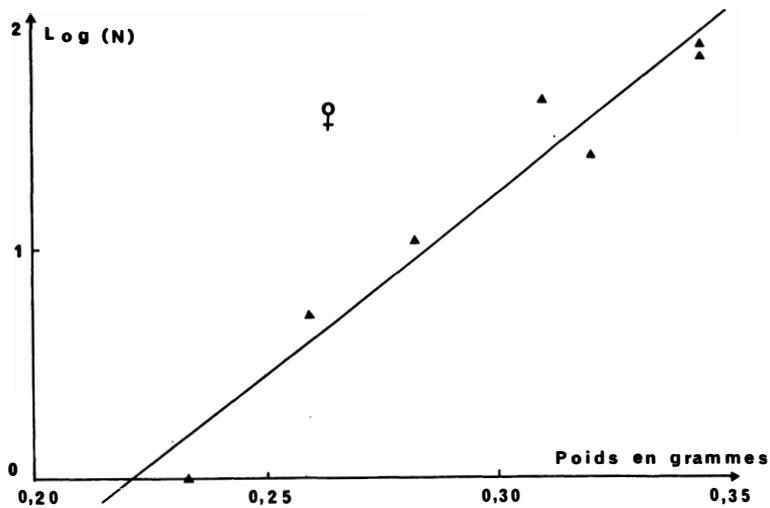
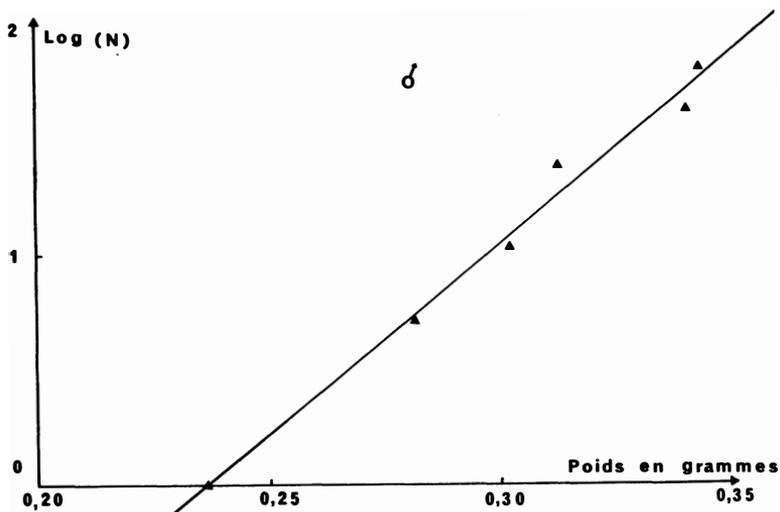
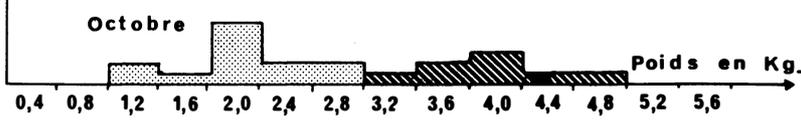
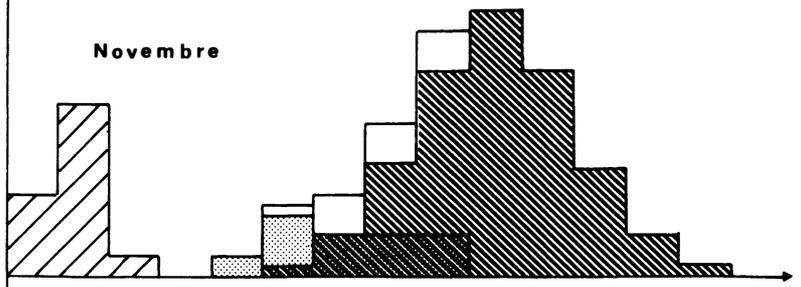
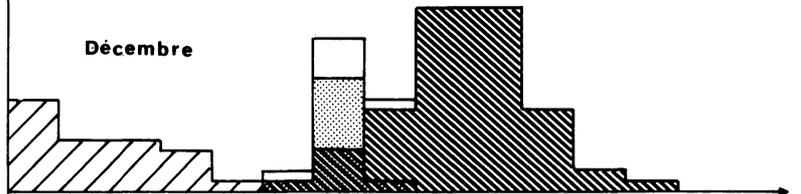
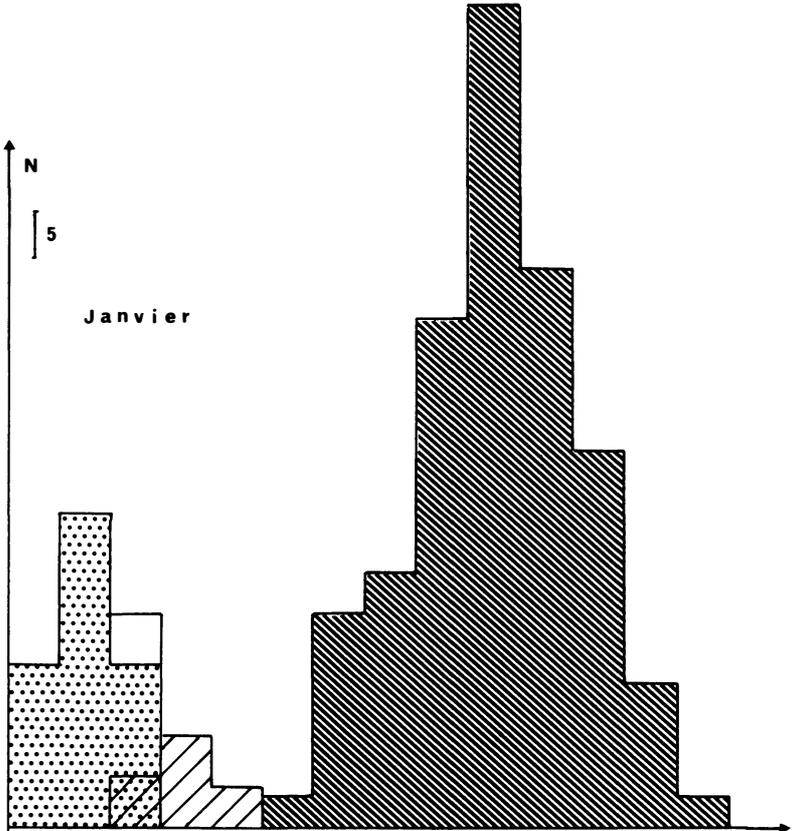


Figure 4. — Evolution de l'âge (exprimé par le logarithme du nombre de lignes d'arrêt de croissance observé dans le tissu osseux) en fonction du poids du cristallin exprimé en grammes. Sont figurées la moyenne du poids pour chaque classe d'âge et les valeurs extrêmes (cf. Tableau II).



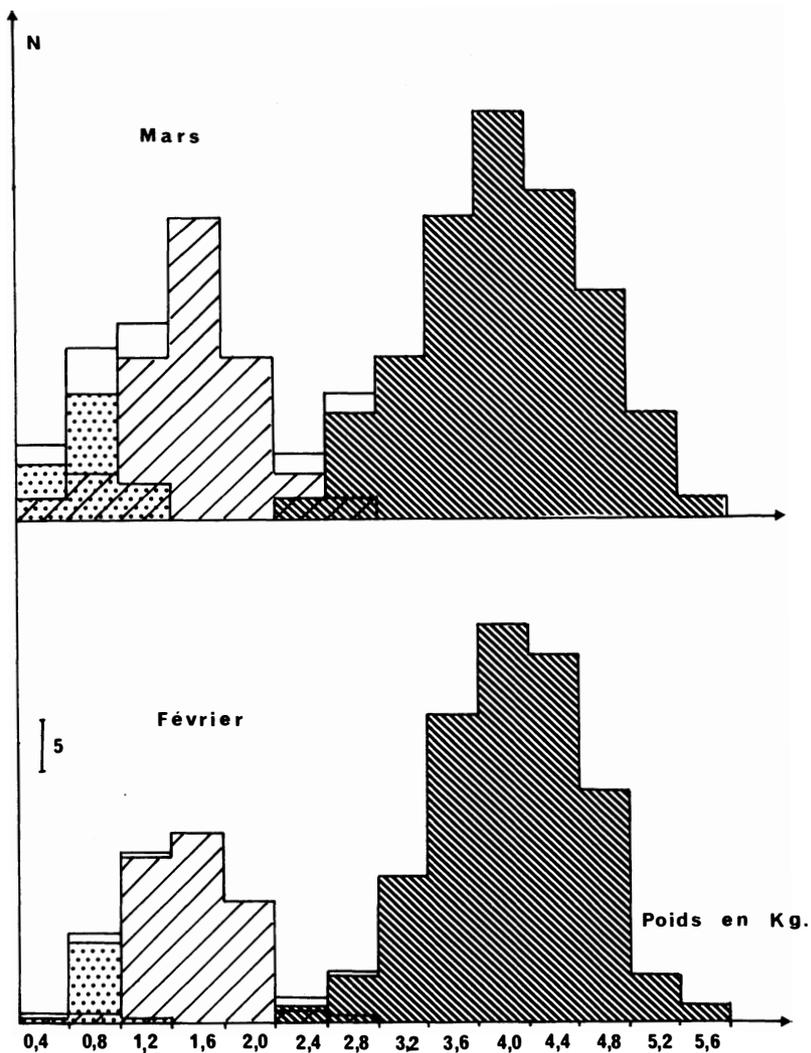


Figure 5. — Evolution mois par mois de l'histogramme des poids des chats mâles abattus au cours de la campagne 1976-1977. Ces histogrammes ont été traités par la méthode des maximums successifs qui permet de visualiser l'intégration au fil des mois des cohortes successives (différents figurés) au groupe des adultes.

III - POIDS DU CORPS

Les poids ont été évalués au moyen d'un peson 0-5 kg. Ce peson, fréquemment vérifié, donne une précision de 100 grammes. Compte tenu des difficultés rencontrées sur le terrain, une erreur de l'ordre de 200 grammes sur chaque mesure est probable. C'est la raison pour laquelle nous avons choisi des classes de poids de 400 grammes pour élaborer nos histogrammes. Il faut préciser qu'un Chat, au cours d'un repas, peut ingérer 500 à 600 grammes de viande et que les femelles pleines ont été pesées avec leurs fœtus.

Les histogrammes de poids, chez les mâles comme chez les femelles, montrent l'apparition de la cohorte de printemps et l'existence, au début du printemps, de mâles juvéniles dont le poids rattrape celui des adultes en janvier. En appliquant la méthode des maximums successifs de Ghenot et Le Guen (1968) aux effectifs de la population mâle, le phénomène est particulièrement visible (Fig. 5). Nous ne pouvons cependant, à un instant donné et dans le meilleur des cas, séparer plus de trois groupes d'individus.

Sur le Tableau III et la figure 6, sont présentés les résultats obtenus chez les animaux qui ont fait l'objet d'une détermination de l'âge par la méthode des LAC. L'importance des marges d'erreur témoigne de fluctuations individuelles importantes. Cependant, contrairement à ce qui se passe chez les femelles, les

TABLEAU III

Evolution, suivant le sexe, du poids total du corps (en kilogramme ; moyenne et valeurs extrêmes pour chaque classe) en fonction de l'âge.

LAC : nombre de LAC observées dans le tissu osseux.

N : taille de l'échantillon.

M : moyenne et intervalle de confiance des poids des animaux.

Mâles			Femelles		
LAC	N	M	LAC	N	M
1	30	2,78 (1,88-3,78)	1	30	2,61 (2,03-3,19)
2	41	4,02 (3,50-4,62)	2	29	2,75 (2,02-3,48)
3	36	4,04 (3,51-4,57)	3	18	3,02 (2,16-3,88)
4	15	4,00 (3,46-4,52)	4	7	3,18 (2,72-3,64)
5	15	4,19 (3,82-4,56)	5	1	3,40 »
6	5	3,82 (3,57-4,07)	6	3	3,53 (2,13-3,93)

mâles dotés d'une LAC sont facilement séparés des individus plus âgés. Ceci confirme le fait que le développement des mâles est plus lent que celui des femelles dont la maturité sexuelle est plus précoce. De plus il est possible chez les mâles de distinguer deux groupes d'individus dans la classe caractérisée par une seule LAC. Ceux qui possèdent une première zone osseuse importante constituent une classe de poids à moyenne nettement plus élevée que celle des autres (Tableau I) :

- animaux présentant une première zone mince : $P = 2,37$ kg (1,89 - 2,85) ; moyenne des poids effectuée sur 13 individus et valeurs extrêmes observées ;
- animaux présentant une première zone épaisse : $P = 3,48$ kg (3,09 - 3,87) ; moyenne des poids effectuée sur 17 individus et valeurs extrêmes observées.

Les femelles, nous l'avons dit plus haut, acquièrent leur maturité sexuelle plus tôt que les mâles. Nous voyons cependant qu'au fur et à mesure qu'elles vieillissent leur poids moyen s'accroît légèrement ; ce phénomène est à mettre en relation avec l'augmentation de réserves graisseuses. La fraction mâle de notre échantillon ne manifeste absolument pas cette évolution pondérale.

Tous les animaux qui possèdent deux LAC ou plus, qu'ils soient mâles ou femelles, ont un poids nettement supérieur à ceux qui n'en possèdent pas. En d'autres termes, nous n'avons pas trouvé de spécimen que la squelettochronologie aurait placé dans un groupe d'animaux de plus de deux ans et qui, d'après leur poids, seraient des jeunes de un an ou plus.

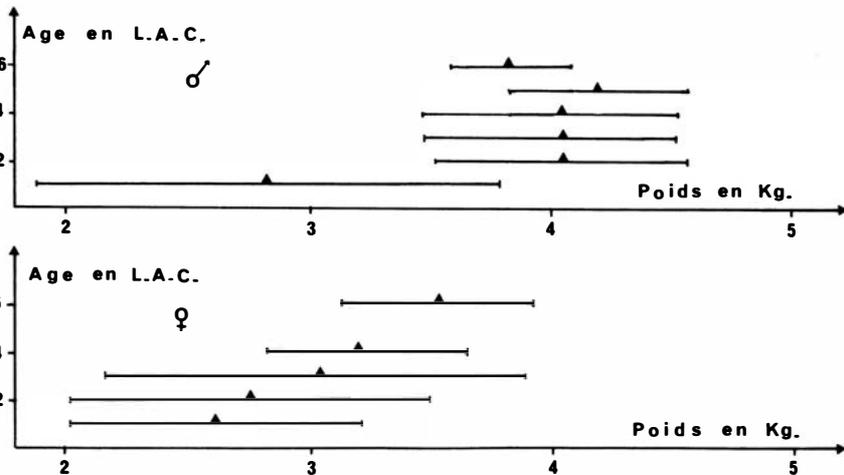


Figure 6. — Evolution de l'âge (exprimé par le nombre de lignes d'arrêt de croissance observées dans l'os) en fonction du poids total (en kg) des chats abattus au cours de la campagne 1976-1977. Sont figurées la moyenne des poids pour chaque classe histologique et les valeurs extrêmes observées (cf. Tableau III).

Nous pouvons conclure en affirmant que, chez un individu de plus d'un an, le critère pondéral n'est pas assez « fin » pour permettre, comme la squelettochronologie, une détermination de l'âge individuel à six mois près. Cependant ces informations pondérales ne contredisent jamais mais, bien au contraire, confirment sur certains points les résultats obtenus à l'aide de l'histologie osseuse. Précisons que, pour les individus de moins de douze mois, Lebeau (1960) donne une méthode de calcul de l'âge à partir du poids, qui semble tout à fait adaptée aux chats des îles Kuerguelen.

IV - DENTITION ET DENTURE

La chronologie de l'apparition des dents est suffisamment précise au cours de la première demi-année pour nous permettre d'apprécier l'âge d'un animal au mois près. Par ailleurs aucun sujet doté de lactéales n'a présenté de LAC, tant dans le ciment que dans l'os.

L'usure dentaire quelle que soit la catégorie de dent considérée semble se manifester à partir de quatre-cinq ans chez les individus constituant notre échantillon ; mais ce caractère reste très difficile à apprécier. Il permet pourtant de distinguer trois classes : les sujets juvéniles, les adultes et les séniles.

CONCLUSION

Pour conclure sur ce travail nous dirons que la squelettochronologie utilisée chez le Chat haret a donné des résultats satisfaisants, bien supérieurs dans leur précision à ceux de n'importe quelle autre méthode.

Nous tenons à souligner cependant, que, pour une espèce nouvellement étudiée, en l'absence d'animaux témoins d'âge connu, il est difficile de prouver la rigueur de cette méthode histologique. En ce sens, en plus du résultat pratique obtenu, à savoir l'obtention de classes d'âge d'une population de chats, ce travail se double d'un intérêt méthodologique.

En premier lieu, la valeur des résultats avancés est fondée sur une analyse des variations structurales que présentent les tissus squelettiques. Il est manifeste que la signification fonctionnelle de ces variations apporte déjà de fortes présomptions en faveur de la périodicité annuelle des marques de croissance.

En second lieu, les résultats de la détermination de l'âge obtenus par différentes méthodes, confrontés entre eux, s'harmonisent bien. Ainsi, la corrélation entre l'âge attribué par les LAC et le poids des cristallins est très bonne ; l'étude du poids du corps

n'infirme nullement l'évaluation de cet âge. Ces résultats viennent donc renforcer les conclusions autorisées par l'analyse histologique.

En troisième lieu, nous avons vu que la maturité sexuelle s'inscrit dans les tissus squelettiques. Cette marque particulière constitue un repère fixe que nous avons toujours situé vers un an (après une couche annuelle), âge auquel la maturité sexuelle survient effectivement dans la nature.

Enfin, loin de pouvoir soupçonner ce résultat *a priori*, nous avons retrouvé dans les tissus squelettiques, la trace de la double période annuelle de naissance des chats aux îles Kerguelen.

L'ensemble de ces observations constitue donc un net faisceau de présomptions qui, en l'absence d'arguments contraires, justifie l'utilisation de l'histologie squelettique pour la détermination de l'âge individuel de notre matériel.

Pourtant il convient de souligner que la squelettochronologie n'est pas exempte de difficultés. Elle est relativement longue à mettre en œuvre pour un échantillon numériquement important. Par ailleurs elle ne permet une estimation de l'âge qu'à une année près (six mois dans le cas de notre matériel). Pour les jeunes individus, si l'on désire connaître l'âge au mois près, on aura avantageusement recours au poids du cristallin.

Toutes les méthodes classiques de détermination de l'âge (poids des cristallins, longueur ou poids corporel...), faciles à mettre en œuvre, nécessitent pourtant pour chaque étude une échelle de valeurs références établie sur des animaux provenant de la population à étudier. Nous avons à faire à une méthode *relative*. L'énorme avantage de la squelettochronologie est que, une fois validée sur une espèce, elle constitue pour celle-ci comme l'ont bien montré Klevezal et Kleinenberg (1967) et Morris (1972) une méthode *absolue* de détermination de l'âge individuel.

RESUME

Le présent article traite des différentes méthodes que nous avons mises en pratique pour déterminer l'âge individuel de 292 sujets prélevés sur la population de chats harrets (*Felis catus* L.) des îles Kerguelen (49° L.S. ; 70° I.E.). Cet échantillon, jugé représentatif de la population de félins, a été prélevé du mois d'octobre 1976 au mois de janvier 1977 à l'occasion d'une campagne d'éradication ; il nous servira dans un article ultérieur à l'étude de la structure et de la dynamique de cette population.

Nous avons mis l'accent sur la squelettochronologie c'est-à-dire la détermination de l'âge par l'étude histologique des tissus squelettiques minéralisés : tissus osseux, dentaires et périodonta-

res. Nous avons ensuite comparé ces résultats à ceux obtenus par des méthodes classiques de biométrie : poids total du corps, poids des cristallins.

Les connaissances sur la biologie du chat aux îles Kerguelen ont été également utilisées pour nous permettre de comprendre certains phénomènes visibles sur l'os et le ciment dentaire.

La concordance réciproque de ce faisceau de données, nous incite à penser que la méthode squelettochronologique est valable chez le Chat haret et permet d'évaluer l'âge individuel à six mois près. Dans notre échantillon, nous avons ainsi pu mettre en évidence sept classes d'âge.

SUMMARY

The different methods of age determination used in the study of mammals are compared, using a sample (N = 292) of feral cats (*Felis catus* L.) from the Kerguelen islands as an example.

"Skeletal growth marks" in bone and cementum have already been used successfully on several species of Mammals. In our case, emphasis has been especially put on the critical use and discussion of these methods of "skeletochronology".

No direct comparisons with animals of known age being possible, we had to rely on circumstantial evidence to demonstrate the value of the method. Bone tissue (jaw) and dental cementum were both used and compared. A critical study of the histological patterns shown by the tissues allows a functional interpretation. Wide zones of fast deposited tissues (warm season deposits) alternate with narrow *annuli* (narrow "rest lines" here called LAC = lignes d'arrêt de croissance) which are cool season marks.

The results have been checked against other methods of age determination, such as body weight, dry weight of the eye lens, and tooth succession. A good correlation has been found between the results from these different techniques.

Seven age groups have been found and the best age resolution for adults fall to six months.

REMERCIEMENTS

Qu'il nous soit permis de remercier ici Messieurs J. BIGAULT, R. PAGNI et P. GROSSMANN qui ont été nos collaborateurs de terrain et Monsieur J.P. BLOCH, directeur des laboratoires scientifiques des Terres Australes et Antarctiques Françaises, qui s'est toujours intéressé de près aux problèmes de l'éradication des chats aux Kerguelen.

Nous tenons également à remercier Monsieur le Professeur F. BOURLIÈRE qui a guidé le déroulement du travail, ainsi que Monsieur A. DE RICQLÈS pour avoir apporté toute son aide à la mise en forme de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

- ANHLUND, M. (1976). — Age determination in the European badger. *Meles meles* L. *Z. Säugetierkunde*, 41 : 119-125.
- AITKEN, R.J. (1975). — Cementum layers and tooth wear as criteria for ageing Roe deer (*Capreolus capreolus*). *J. Zool. Lond.*, 175 : 15-28.
- AMPRINO, R. (1947). — La structure du tissu osseux envisagée comme expression de différences dans la vitesse de l'accroissement. *Arch. Biol. (Liège)*, 58 : 315-330.
- BOURLIÈRE, F. et SPITZ, F. (1975). — Les critères d'âge chez les Mammifères, in : *Problèmes d'Ecologie. La démographie des populations de Vertébrés*, Masson, Paris, pp. 53-75.
- CARRICK, R. et INGHAM, S.E. (1962). — Studies on the southern Elephant seal, *Mirounga leonina* (L.) : II - Canine tooth structure in relation to function and age determination. *C.S.I.R.O. Wildlife Research*, 7 : 102-118.
- CASTANET, J. (1974). — Etude histologique des marques squelettiques de croissance chez *Vipera aspis* (L.) (Ophidia. Viperidae). *Zool. Scr.*, 3 : 137-151.
- CASTANET, J. (1975). — Quelques observations sur la présence et la structure des marques squelettiques de croissance chez les Amphibiens. *Bull. Soc. Zool. France*, 100 : 603-620.
- CASTANET, J., MEUNIER, F.J. et RICQLÈS, A. DE (1977). — L'enregistrement de la croissance cyclique par le tissu osseux chez les Vertébrés poïkilothermes : données comparatives et essai de synthèse. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 111 : 183-202.
- CASTANET, J. (1978). — Les marques de croissance osseuse comme indicateur de l'âge chez les Lézards. *Acta Zool.*, 59 : 35-48.
- CRAIGHEAD, J.J. et Coll. (1970). — Age determination of Grizzly bears from fourth premolar tooth sections. *J. Wildl. Manage.*, 34 : 353-363.
- DERENNE, Ph. (1972). — Données crâniométriques sur le Chat haret (*Felis catus*) de l'Archipel de Kerguelen. *Mammalia*, 36 : 459-481.
- DERENNE, Ph. (1976). — Note sur la biologie du Chat haret de Kerguelen. *Mammalia*, 40 : 531-595.
- ENLOW, D.H. (1962). — A study of the post natal growth and remodeling of bone. *Am. J. Anat.*, 110 : 79-102.
- ENLOW, D.H. (1963). — *Principles of bone remodeling*. Charles C. Thomas, Springfield, 131 p.
- ENLOW, D.H. (1966 b). — An evaluation of the use of bone histology in forensic medicine and anthropology. In *Studies on the Anatomy and Function of Bone and Joints*. Edited by F.G. Evans, Springer, Berlin, 93-112.
- ENLOW, D.H. (1968). — Wolff's law and the factor of architectonic circumstance. *Am. J. Orthodontics*, 54 : 803-822.
- ENLOW, D.H. (1969). — The bone of Reptiles, in *Biology of the Reptilia*, Edited by Carl Gans, academic Press, I : 45-80.
- GASKIN, D.E. et BLAIR, B.A. (1977). — Age determination of Harbour porpoise *Phocoena phocoena* (L.) in the western North Atlantic. *Can. J. Zool.*, 55 : 18-30.
- GHENO, Y. et LE GUEN, J.C. (1968). — Détermination de l'âge et croissance de *Sardinella eba* (Val) dans la région de Pointe Noire. *Cah. Orstom Sér. Océanogr.*, 6 : 69-82.
- HAAS, A. (1977). — Contribution à l'étude des appositions de ciment dentaire au niveau des molaires chez *Cervus elaphus*. *Thèse de Doctorat en Chirurgie dentaire*, Université de Strasbourg.
- ISRAEL, M. (1973). — Age factor and the pattern of change in craniofacial structures. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 39 : 111-128.

- JENSEN, B. et NIELSEN L.B. (1968). — Age determination in the Red fox *Vulpes vulpes* from canine tooth sections. *Dan. Rev. Game Biol.*, 5 : 3-15.
- JONSGARD, A. (1969). — Age determination of marine mammals, in *The Biology of Marine Mammals*. Edited by H. Andersen, Academic Press, 30 p.
- KASUYA, T. (1972). — Growth and reproduction of *Stenella caeruleoalba* based on the age determination by means of dentinal growth layers. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 24 : 57-79.
- KASUYA, T. (1976). — Reconsideration of life history parameters of the Spotted and Striped dolphins based on cemental layers. *Sci. Rep. Whales. Res. Inst.*, 28 : 73-106.
- KAY, M. (1973). — Dental annuli age determination on White tailed deer from archaeological sites. *Plains Anthropol.*, 19 : 224-227.
- KLEVEZAL, G.A. (1975). — On seasonal rhythms of growth in hibernating mammals. *Zool. Zh.*, 54 : 95-102.
- KLEVEZAL, G.A. et KLEINENBERG, S.E. (1967). — *Age determination of mammals from annual layers in teeth and bones*. Traduit du Russe par Israël Program for Scientific Translations, Jerusalem, 1969 : 142 p.
- LAWS, R.M. (1953). — A new method of age determination in mammals with special reference to the Elephant seal *Mirounga leonina*. *Sci. Rep. Falkid. Isl. Depend. Surv.*, 2 : 1-11.
- LEBEAU, A. (1970). — *Elevage et pathologie du chat*. Vigot, Paris, 271 p.
- LE LOUARN, H. (1971). — Détermination de l'âge par la pesée des cristallins chez quelques espèces de rongeurs. *Mammalia*, 35 : 636-643.
- LORD, R.D. (1959). — The lens as an indicator of age in Cottontail rabbits. *J. Wildl. Mgmt.*, 23 : 358-360.
- LOW, W.A. et COWAN, I. Md. (1963). — Age determination of deer by annular structure of dental cementum. *J. Wildl. Mgmt.*, 27 : 466-471.
- MARTINET, L. (1966). — Détermination de l'âge chez le Campagnol des champs (*Microtus arvalis*) par la pesée du cristallin. *Mammalia*, 30 : 425-430.
- MARKS, S.A. et ERICKSON, A.W. (1966). — Age determination in the Black bear. *J. Wildl. Mgmt.*, 30 : 389-410.
- MCNAMARA, J.A.Jr. et GRABER, L.W. (1975). — Mandibular growth in the Rhesus Monkey (*Macaca mulatta*). *Am. J. Phys. Anthropol.*, 42 : 15-24.
- MILLER, F.L. (1974). — Biology of the Kaminuriak population of Barren-ground caribou. Part 2 : Dentition as an indicator of age and sex ; composition and socialization of the population. *Can Wildl. Serv. Rep. Ser.*, 31 : 1-87.
- MITCHELL, B. (1969). — Growth layers in dental cement for determining the age of Red deer (*Cervus elaphus* L.). *J. Anim. Ecol.*, 36 : 279-293.
- MORRIS, P.A. (1970). — A method for determining absolute age in the Hedgehog. *J. Zool. Lond.*, 161 : 277-281.
- MORRIS, P.A. (1972). — A review of mammalian age determination methods. *Mammal Review*, 2 : 69-104.
- NIELSEN, H.G. (1972). — Age determination of the Harbour porpoise *Phocoena phocoena* (L.) (Cetacea). *Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren*, 135 : 61-84.
- OHTAISHI, N., HACHIYA, N. et SHIBATA, Y. (1976). — Age determination of the Hare from annual layers in the mandibular bone. *Acta Theriologica*, 21 : 168-171.
- PASCAL, M. (1977). — *Contribution à l'étude de la structure et de la dynamique de la population de chats harets de l'Archipel des Kerguelen*. Thèse de 3^e Cycle, Université de Paris VI.
- PEABODY, F.E. (1961). — Annual growth zones in vertebrates (living and fossils). *J. Morph.*, 108 : 11-62.
- PEPIN (D.) (1973). — Recherche d'un critère d'âge chez le Lièvre, *Lepus europaeus*. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 5 : 271-281.

- PRITCHARD, J.J. (1956). — *General Anatomy and Histology of Bone*. Edited by G.H. Bourne, New York, Academic Press.
- RICQLÈS, A. DE (1968). — Quelques observations paléohistologiques sur le dinosaure sauropode *Bothriospondylus*. *Ann. Univ. Madagascar*, 6 : 157-209.
- RICQLÈS, A. DE (1968 b). — Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. I - Origine du tissu osseux plexiforme des dinosaures sauropodes. *Ann. Paléont. (Vertébrés)*, 54 : 133-145.
- RICQLÈS, A. DE (1975). — Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. VII - 1^{re} partie - Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. *Ann. Paléont. (Vertébrés)*, 61 : 51-129.
- RICQLÈS, A. DE (1976). — Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. VII - 2^e partie - Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. *Ann. Paléont. (Vertébrés)*, 62 : 71-126.
- RICQLÈS, A. DE (1977). — Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. VII - 2^e partie - Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. *Ann. Paléont. (Vertébrés)*, 63 : 33-56.
- SCHEFFER, V.B. (1950). — Growth layers on the teeth of Pinnipedia as an indication of age. *Science*, 112 : 309-311.
- SERGEANT, D.E. (1967). — Age determination of land mammals from annuli. *Z. Säugetierkde.*, 32 : 297-300.
- SERGEANT, D.E. et PIMLOTT, D.H. (1959). — Age determination in moose from sectioned incisor-teeth. *J. Wildl. Mgmt.*, 23 : 315-321.
- STEPHENSON, A.B. (1977). — Age determination and morphological variation of Ontario otters. *Can. J. Zool.*, 55 : 1578-1583.
- STONEBERG, R.P. et JONKEL, C.J. (1966). — Age determination of Black bears by cementum layers. *J. Wildl. Mgmt.*, 30 : 411-414.
- SMIRINA, E.M. (1974). — Prospects of age determination by bone layers in Reptilia. *Zool. Zh.*, 53 : 111-117.
- WARREN, J.W. (1963). — *Growth zones in the skeleton of recent and fossil vertebrates*. Thèse non publiée.