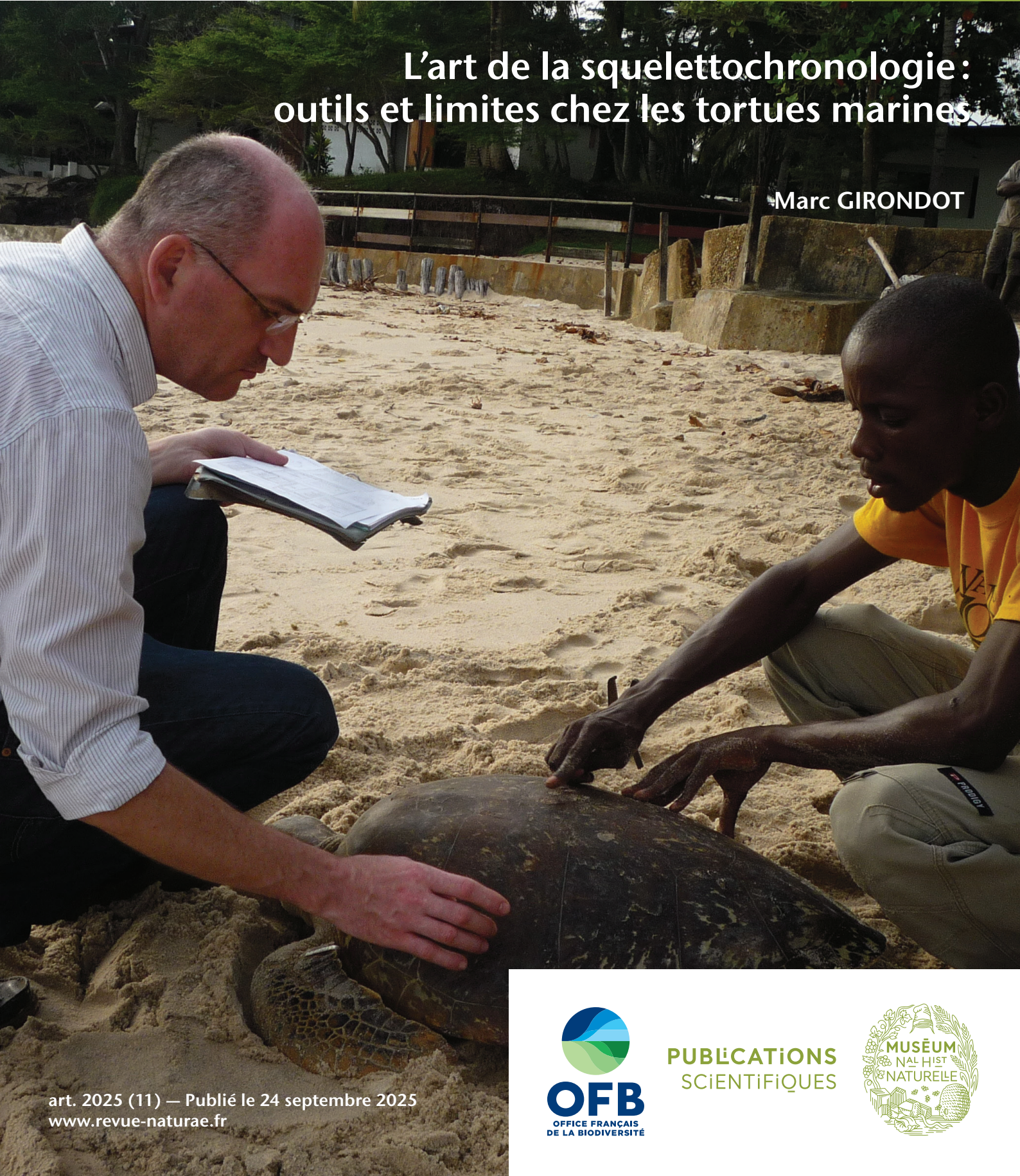


L'art de la squelettochronologie : outils et limites chez les tortues marines

Marc GIRONDOT



DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Gilles Bloch,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Jean-Philippe Siblet

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Sarah Fiquet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Sarah Fiquet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colembert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent-sur-Vernisson)
Patrick Haffner (PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (MNHN, Paris)
Isabelle Le Viol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Hauts-de-France, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Olivereau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (OFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (PatriNat, Paris)
Julien Touroult (PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER*:

Les tortues marines prises dans les filets de pêcheur peuvent être une source de matériel biologique pour l'étude de la squelettochronologie. Tortue verte (*Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758)) au Congo. Crédit photo: Marc Girondot.

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish*:

Adansonia, Zoosystema, Anthrozoologica, European Journal of Taxonomy, Geodiversitas, Cryptogamie sous-sections **Algologie, Bryologie, Mycologie, Comptes Rendus Palevol**.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <https://sciencepress.mnhn.fr>

© Cet article est sous licence Creative Commons Attribution 4.0 International License. (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)
ISSN (électronique / electronic) : 2553-8756

L'art de la squelettochronologie : outils et limites chez les tortues marines

Marc GIRONDOT

Université Paris-Saclay, CNRS, AgroParisTech,
Écologie, Société, Évolution, Route 128, F-91190 Gif-sur-Yvette (France)
marc.girondot@université-paris-saclay.fr

Soumis le 21 juillet 2024 | Accepté le 2 octobre 2024 | Publié le 24 septembre 2025

Girondot M. 2025. — L'art de la squelettochronologie : outils et limites chez les tortues marines. *Naturae* 2025 (11): 141-146. <https://doi.org/10.5852/naturae2025a11>

RÉSUMÉ

La squelettochronologie est l'étude de la croissance périodique de l'os chez les vertébrés et comment on peut obtenir l'âge des individus. Cette méthode, proche de la dendrochronologie qui étudie les cernes annuels chez les végétaux ligneux, est appliquée chez les reptiles et les amphibiens depuis une centaine d'années. Son utilisation chez les tortues marines est plus récente et a permis de fournir des réponses à des questions restées sans réponse comme l'âge des individus, la vitesse de leur croissance ou leur âge à maturité. Une analyse critique de la littérature scientifique est effectuée. De nombreuses incertitudes subsistent quant à la réelle capacité de cette méthode à fournir un âge aux individus des sept espèces de tortues marines. Des pistes d'amélioration sont proposées mais certaines difficultés resteront sans doute toujours un frein pour la généralisation de cette méthode.

MOTS CLÉS
Tortues marines,
âge,
squelettochronologie,
croissance.

ABSTRACT

The art of skeletochronology: tools and limits in marine turtle studies.

Skeletochronology is the study of periodic bone growth in vertebrates, and how the absolute age of individuals can be obtained. This method, similar to dendrochronology, which studies annual rings in woody plants, has been applied to reptiles and amphibians for around a hundred years. Its use in sea turtles is more recent and has provided answers to unanswered questions such as the age of individuals, their growth rate or their age at maturity. A critical analysis of the scientific literature is carried out. Many uncertainties remain as to the real capacity of this method to provide an absolute age for individuals of the seven species of sea turtles. Avenues for improvement are suggested, but certain difficulties will undoubtedly continue to hamper the widespread use of this method.

KEY WORDS
Marine turtles,
age,
skeletochronology,
growth.

INTRODUCTION

La squelettochronologie est l'outil qui permet de déterminer l'âge des individus dans les populations lorsque la croissance est périodique (Castanet *et al.* 1993). Ce type de croissance est observé chez les ectothermes et donc chez les reptiles, incluant ainsi les tortues marines (Castanet 1994) mais peut-être retrouvé aussi chez des endothermes (Castanet *et al.* 2000 ; Castanet *et al.* 2004). La présence de lignes d'arrêt de croissance ne doit donc pas être utilisée comme un critère d'ectothermie (Köhler *et al.* 2012). L'utilisation de cette technique nécessite à la fois un appareillage particulier pour la coupe, la coloration et la visualisation des coupes d'os et une habitude en ce qui concerne la lecture et l'interprétation des coupes histologiques. Les auteurs qui ont développé cette technique chez les tortues marines étaient très prudents sur la validité de la méthode à l'échelle individuelle : « The technique is not advocated as a method for the age determination of individual sea turtles » (Zug *et al.* 1986). Mais cette prudence n'est plus de mise actuellement et la méthode est présentée comme fiable et précise pour estimer l'âge absolu des individus (âge depuis la naissance), par exemple « A robust approach to estimate critical age-specific demographic rates and population-level variation of these parameters is to use skeletochronology » (Turner Tomaszewicz *et al.* 2022). Au contraire de cette dernière affirmation, une analyse critique de la littérature donne une vision qui mérite au contraire d'être tempérée.

PHYSIOLOGIE ET MORPHOLOGIE DES OS LONGS

Lorsque la croissance est périodique, on distingue des périodes de forte croissance osseuse et des périodes d'arrêt de la croissance, ce qui produit des lignes d'arrêt de croissance. Alternant avec les couches à croissance rapide, les annuli (un annulus) correspondent à des dépôts osseux relativement lents dans la région considérée. Ils sont généralement plus translucides et plus étroits que les couches à croissance rapide (Castanet *et al.* 1992). Il faut noter cependant que ces lignes d'arrêt de croissance visualisées sur des coupes histologiques ne sont pas seulement le résultat d'un arrêt de croissance, mais aussi d'un changement métabolique, puisque certaines des protéines associées à ces lignes d'arrêt de croissance en sont spécifiques (Buffrénil & Quilhac 2021).

D'un point de vue des stratégies d'histoire de vie, cette périodicité de la croissance a souvent été interprétée comme une contrainte chez les ectothermes. Mais sa description chez des homéothermes (Castanet *et al.* 2000 ; Castanet *et al.* 2004) rend nécessaire de changer le point de vue et de la voir aussi comme une stratégie adaptative : la croissance est souvent interrompue pendant la saison défavorable en même temps que la température corporelle baisse, le taux métabolique ralentit et les taux plasmatiques de facteur de croissance analogue à l'insuline-1 qui favorisent la croissance osseuse diminuent, ce qui fait partie d'une stratégie thermo-métabolique plésiomorphe pour la conservation de l'énergie. Inversement, les épisodes de croissance tissulaire intense coïncident avec des

taux métaboliques maximaux et des changements hormonaux corrélés au début de la saison favorable, ce qui indique une efficacité accrue dans l'acquisition et l'utilisation des ressources saisonnières. La modulation de la croissance est donc le résultat d'une interaction entre des facteurs de l'environnement et un contrôle hormonal du métabolisme et non seulement un effet de l'environnement (Köhler *et al.* 2012).

Des lignes d'arrêt de croissance peuvent être aussi observées sur des animaux en présence d'un stress qui peut être thermique mais aussi environnemental (Woodward *et al.* 2013). Ce phénomène est bien connu chez l'homme et correspond aux lignes de Harris (Papageorgopoulou *et al.* 2011). La variation de la photopériode peut aussi être un facteur proximal déclenchant une variation de la vitesse de croissance qui peut conduire à l'apparition de lignes d'arrêt de croissance (Castanet *et al.* 2004). C'est ainsi que chez les espèces tempérées, on observe aussi des lignes de d'estivation ou parfois plusieurs lignes correspondent à des reprises de croissance au cours de la période hivernale.

L'application de cette technologie sur des cas réels semble de prime abord simple : on coupe des os longs de façon transversale, que l'on colore à l'hématoxyline d'Ehrlich et on visualise sur les coupes des stries d'accroissement que l'on compte. On émet alors l'hypothèse qu'une strie correspond à une année et en dénombrant le nombre de stries, on connaît le nombre d'années depuis la naissance. Cette méthodologie marche relativement bien chez les ectothermes à vie courte des régions tempérées (Castanet *et al.* 1993 ; Castanet 1994).

SQUELETTCHRONOLOGIE CHEZ LES TORTUES MARINES

Chez les tortues marines plusieurs difficultés apparaissent. La première est de savoir si une ligne d'arrêt de croissance correspond à une année calendaire ou à un cycle qui pourrait correspondre à des cycles de migration ou déplacement ou chez les adultes pourrait correspondre à des cycles de reproduction. Il n'y a que très peu d'informations disponibles à ce sujet. Plusieurs études ont tenté de valider le fait que les marques de croissance du squelette déposées dans les humérus sont annuelles. Nous allons passer en revue ces études :

- des Tortues caouannes juvéniles (*Caretta caretta* (Linnaeus, 1758)) ont été marquées à l'oxytétracycline afin d'établir une chronologie pour le dépôt des couches de croissance osseuse périostée. Huit recaptures, couvrant des intervalles de un à trois ans, ont été utilisées pour démontrer que ces couches de croissance étaient « généralement » déposées sur une base annuelle (Klinger & Musick 1992). Le terme « généralement » est repris du texte original en anglais (typically est un faux-ami et ne se traduit pas par typiquement). Sur la base de ce qui est publié, il est impossible de se faire une idée claire de ce que recouvre ce « généralement » ;

- une expérience similaire a été effectuée sur un seul individu retrouvé mort huit ans après le marquage. Les auteurs indiquent qu'ils trouvent une bonne concordance entre le nombre de lignes d'arrêt de croissance et la durée depuis le

marquage bien qu'ils admettent que ceci ne se voit pas sur l'image publiée (Fig. 1A; Coles *et al.* 2001);

- une autre étude utilise une caouanne maintenue toute sa vie en captivité et une juvénile de huit ans ainsi que 13 tortues de Kemp *Lepidochelys kempii* (Garman, 1880) (Snover & Hohn 2004). Les lignes d'arrêt de croissance sur les images des jeunes tortues de Kemp sont compatibles avec les âges connus des individus. En revanche, les lignes d'arrêt de croissance sur les caouannes plus âgées sont particulièrement difficiles à interpréter, de l'avis même des auteurs, puisqu'on voit des doubles lignes d'arrêt de croissance, des annuli (lignes épatées) et de la résorption endostéale;

- de l'oxytétracycline a été injectée à 25 Tortues vertes *Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758) issues d'un milieu tropical (Sud des Bahamas) où les variations de température sont faibles et aucune marque de croissance n'était visible dans les biopsies des humérus de individus après des périodes de 1,3 ou 2,4 ans (Bjorndal *et al.* 1998);

- une autre étude sur les Tortues vertes d'Hawaï, où les variations de température sont plus importantes, a permis de récupérer 14 humérus sur des individus marqués à l'oxytétracycline. Sur ces 14, une trace fluorescente était visible chez 10 individus et interprétable chez six. Le nombre de lignes d'arrêt de croissance était conforme à ce qui était attendu chez cinq individus, le dernier ayant des lignes doubles (Snover *et al.* 2011). Il est intéressant de noter que la décision de savoir si une ligne d'arrêt de croissance est doublée ou s'il s'agit de deux lignes nécessite de connaître l'âge réel de l'animal!

Sur la base de ces résultats, la conclusion « providing strong validation that growth marks are annual » (Snover *et al.* 2011) semble plus un acte de foi qu'un résultat scientifique.

La deuxième difficulté qui apparaît est la conséquence de la résorption de l'os de la cavité médullaire. En effet, l'os se dépose au niveau du périoste, donc sur la périphérie de l'os (Buffrénil *et al.* 2021). Au fur et à mesure que le diamètre croît, l'os présent dans la cavité interne soit se résorbe soit se remodele. Le remodelage osseux est un processus physiologique normal utilisé par les vertébrés pour maintenir une masse osseuse constante (Amling *et al.* 2000) ou mobiliser du calcium nécessaire lors de la reproduction (Kacem *et al.* 2013). Suite à ce processus, on perd l'information du nombre de lignes d'arrêt de croissance dans cette zone centrale, soit les plus lignes les plus anciennes. Lorsque la longévité des individus est faible, il peut être assez facile de reconstruire l'histoire individuelle perdue (Barbault *et al.* 1979). Chez les espèces chez lesquelles les individus ont une grande longévité potentielle, le nombre de lignes d'arrêt de croissance perdues peut être important et différentes méthodes ont été proposées pour reconstruire le nombre de lignes d'arrêt de croissance perdues par sa cette résorption médullaire. Il faut noter cependant que, selon les méthodes, l'estimation du nombre total de lignes d'arrêt de croissance peut varier du simple au double alors que les hypothèses de base des différentes méthodes, par exemple le « ranking protocol » et le « correction factor protocol » (Zug *et al.* 2006), sont semblables. Le choix de l'une ou l'autre des méthodes est un choix qui apparaît arbitraire: « We consider the correction factor protocol age estimates as biologically

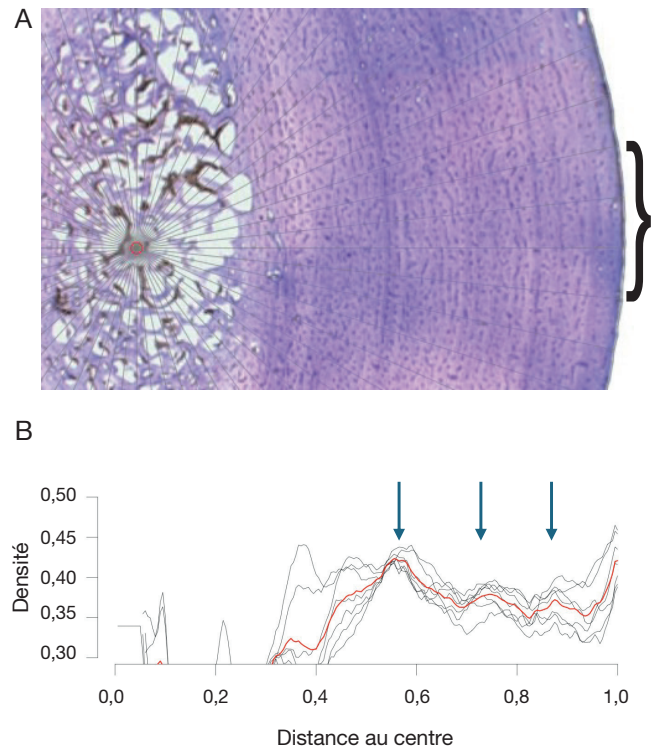


FIG. 1. — **A**, Visualisation d'une partie de coupe d'humérus de Tortue imbricquée *Eretmochelys imbricata* (Linnaeus, 1766) (modifié de Snover *et al.* 2012) sur laquelle une analyse radiale de la densité osseuse a été effectuée (les rayons partant du centre sont montrés) en utilisant le logiciel BoneProfileR (Girondot 2024); **B**, la densité osseuse moyenne sur la zone de (A) indiquée par une accolade correspondant à 42° est présentée en rouge. Les lignes noires indiquent la densité sur un quartier de 6°. Les flèches indiquent la position des pics correspondant aux trois lignes d'arrêt de croissance.

more plausible because of the disassociation of age and size » (Zug *et al.* 2006) mais la justification de l'importance de la dissociation entre âge et taille n'est pas claire.

Un troisième problème auquel doit faire face cette méthodologie concerne la difficulté de lecture des coupes histologiques et la variabilité des os. Les coupes histologiques présentées dans la littérature sont souvent des coupes bien typiques, mais en pratique beaucoup de coupes sont parfois très complexes à interpréter. Le nombre de lignes d'arrêt de croissance qui sera dénombré par différents expérimentateurs pourra varier parfois de façon importante mais aussi différentes sections d'un même os ne raconteront pas forcément la même histoire. Ainsi Zug *et al.* (2006) notent que les lignes d'arrêt de croissance sont absentes sur un côté de l'humérus de six individus sur 12 de la Tortue olivâtre *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz, 1829). Il est en de même pour la Caouanne chez laquelle les marques de croissance ne se distinguent pas de la même manière sur toute la longueur de l'humérus (Coles *et al.* 2001). Ce point semble particulièrement sensible pour les ossicules sclérotiques utilisés en squelettechronologie chez la Tortue luth *Dermochelys coriacea* (Vandellius, 1761) (Zug & Parham 1996; Avens *et al.* 2009, 2020), puisqu'en fonction de l'orientation de l'ossicule lors de la coupe, le nombre de lignes d'arrêt d'accroissement visualisées peut varier du simple à plus que le double (obs. pers.). Selon le choix que fera l'expéri-

mentateur, des résultats complètement différents peuvent alors être obtenus et ce qui est présenté dans les publications n'est qu'une possibilité parmi de nombreuses. Cette difficulté est classiquement retrouvée avec la squelettechronologie (Schucht *et al.* 2021) mais est malheureusement discrètement mise sous le tapis quand il s'agit de justifier l'utilisation de la méthode pour connaître l'âge absolu d'un animal.

Enfin, un autre problème de cette méthode concerne la compaction des lignes d'arrêt de croissance à partir d'une période autour de la maturité sexuelle, quand l'animal investit moins dans la croissance et plus dans la reproduction. Il faut noter que les tortues marines présentent une croissance dite indéterminée, c'est-à-dire que la croissance continue tout au cours de la vie de l'animal et la relation entre la période, où on observe un ralentissement de la croissance et la maturité sexuelle n'est clairement pas définie (Chevallier *et al.* 2020). Toutes les méthodes utilisant l'âge auquel est atteint une fraction de l'asymptote d'un modèle de croissance déterminée (Logistique, Gompertz ou von Bertalanffy par exemple) (Zug *et al.* 1997; Avens *et al.* 2009; Jones *et al.* 2011) ou même indéterminée comme avec un modèle additif généralisé (*Generalized Additive Mixed-Model*, GAMM) (Avens *et al.* 2015) sont basées sur des hypothèses fausses. En effet, il n'existe pas de relation simple et générale entre vitesse de croissance et maturité sexuelle et le décalage temporel entre les deux phénomènes peut être de plusieurs années (Kozłowski & Wiegert 1987; Kozłowski 1992). Par ailleurs, des interactions complexes entre vitesse de croissance, âge de maturité sexuelle, taille des individus et quantité de ressource sont observées chez les ectothermes (Berrigan & Charnov 1994). Une telle interaction complexe a été observée chez les tortues marines (Bjorndal *et al.* 2013). On notera à ce propos que l'âge à maturité sexuelle est une caractéristique individuelle et, pour des espèces comme les tortues marines qui expérimentent une très grande variété de milieux, déterminer un âge moyen n'a pas beaucoup d'intérêt. On parlera plutôt de norme de réaction de la probabilité d'atteinte de la maturité sexuelle en fonction de la taille de l'animal (Girondot *et al.* 2021).

L'objet de cette note est d'alerter les chercheurs utilisant les données de squelettechronologie pour, par exemple, définir des modèles de croissance des tortues marines, de la grande incertitude qu'il y a sur la connaissance de l'âge réel des individus. Il n'y a malheureusement que peu d'alternatives pour déterminer l'âge absolu des tortues marines. La taille des télomères apparaît ne pas être corrélée à l'âge des individus chez les tortues et la quantification de la méthylation de l'ADN donne un résultat proche de ce qu'on attend s'il était purement aléatoire et donc à ce stade peut être considéré comme un faux-positif (Morales-Mérida *et al.* 2024). L'accumulation de pentoside (un sous-produit de la modification post-traductionnelle du collagène) a été aussi testée chez une tortue aquatique continentale (*Kinosternon flavescens* (Agassiz, 1857)) et n'est pas non plus suffisamment fiable pour donner un âge à un individu (Iverson *et al.* 2017). Les méthodes de marquage à la naissance existent et permettent de définir un âge absolu, mais seulement pour quelques individus à ce jour (Tucek *et al.* 2014). En conclusion de cette courte note, on peut considérer que la connaissance de l'âge des individus

chez les tortues marines en utilisant la squelettechronologie présente un niveau d'incertitude très important. Pour construire des modèles de croissance, le nombre d'années depuis deux captures est une métrique beaucoup plus fiable. Si l'échantillon est suffisamment grand, l'ensemble de la vie des animaux peut être couvert et il est possible d'obtenir des résultats intéressants pour construire des modèles de croissance en se passant de l'âge exact des individus.

On peut émettre plusieurs propositions pour améliorer la situation. D'abord il est dommageable que les données originales ne soient pas disponibles pour reproduire les résultats publiés (par exemple les données issues de Zug *et al.* 2006 me m'ont pas été transmises malgré mes demandes à plusieurs reprises). L'amélioration de la répétabilité et de la reproductibilité des données est un point crucial : actuellement l'analyse des lignes d'arrêt de croissance passe par l'intervention d'un expérimentateur et le résultat est très dépendant de celui-ci. En prenant exemple de l'automatisation de l'analyse des coupes d'os longs pour mesurer la répartition de leur densité osseuse (Gônet *et al.* 2022), une analyse automatisée permettrait de limiter l'impact de l'expérimentateur. Cela passerait par une analyse automatique des coupes histologiques et une analyse statistique des signaux périodiques. Il n'y a rien de rédhibitoire à ceci et une démonstration simpliste est présentée sur la Figure 1. On peut rétorquer que l'œil humain sera toujours meilleur qu'une version automatisée ; c'est peut-être vrai, bien que contestable, mais une technique automatisée sera non biaisée par un présupposé, répétable et reproductible ce qui est central dans l'activité scientifique. Il existe aussi une très grande confusion dans la littérature sur le nombre d'individus réellement disponibles dans ces analyses. Un même individu peut être réutilisé dans plusieurs publications sans qu'on sache que c'est la même. Il faudrait attribuer un code unique, un identifiant digital, et qu'il soit utilisé dans toutes les publications.

Remerciements

L'auteur remercie les deux rapporteurs (Dr Françoise Claro et Dr Alexandre Girard) pour leurs commentaires sur une version préliminaire de ce texte.

RÉFÉRENCES

- AMLING M., TAKEDA S. & KARSENTY G. 2000. — A neuro (endo) crine regulation of bone remodeling. *Bioessays* 22 (11): 970-975. [https://doi.org/10.1002/1521-1878\(200011\)22:11<970::AID-BIES3>3.0.CO;2-L](https://doi.org/10.1002/1521-1878(200011)22:11<970::AID-BIES3>3.0.CO;2-L)
- AVENS L., TAYLOR J. C., GOSHE L. R., JONES T. T. & HASTINGS M. 2009. — Use of skeletochronological analysis to estimate the age of leatherback sea turtles *Dermochelys coriacea* in the western North Atlantic. *Endangered Species Research* 8: 165-177. <https://doi.org/10.3354/esr00202>
- AVENS L., GOSHE L. R., COGGINS L., SNOVER M. L., PAJUELO M., BJORNDAL K. A. & BOLTEN A. B. 2015. — Age and size at maturation— and adult— stage duration for loggerhead sea turtles in the western North Atlantic. *Marine Biology* 162: 1749-1767. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2705-x>

- AVENS L., GOSHE L. R., ZUG G. R., BALAZS G. H., BENSON S. R. & HARRIS H. 2020. — Regional comparison of leatherback sea turtle maturation attributes and reproductive longevity. *Marine Biology* 167 (4): 1-12. <https://doi.org/10.1007/s00227-019-3617-y>
- BARBAULT R., CASTANET J., FRANCILLON H. & DE RICQLÈS A. 1979. — Détermination de l'âge chez un Anoure déserticole *Bufo Pentoni*, Anderson 1893. *La Terre et La Vie Revue d'Histoire naturelle* 33 (1): 129-141. <https://doi.org/10.3406/revoc.1979.5041>
- BERRIGAN D. & CHARNOV E. L. 1994. — Reaction norms for age and size at maturity in response to temperature: a puzzle for life historians. *Oikos* 70 (3): 474-478. <https://doi.org/10.2307/3545787>
- BJORNDAAL K. A., BOLTEN A. B., JACOBSON E. R., WRONSKI T. J., VALESKI J. J. & ELIAZAR P. J. 1998. — Age and growth in sea turtles: limitation of skeletochronology for demographic studies. *Copeia* 1998 (1): 23-30. <https://doi.org/10.2307/1447698>
- BJORNDAAL K. A., PARSONS J., MUSTIN W. & BOLTEN A. B. 2013. — Threshold to maturity in a long-lived reptile: interactions of age, size, and growth. *Marine Biology* 160 (3): 607-616. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-2116-1>
- BUFFRÉNIL V. DE & QUILHAC A. 2021. — Basic processes in bone growth, in BUFFRÉNIL V. DE, RICQLÈS A. J. DE, ZYLBERBERG L. & PADIAN K. (éds), *Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology*. CRC Press, Boca Raton: 193-220.
- BUFFRÉNIL V. DE, QUILHAC A. & CUBO J. 2021. — Accretion rate and histological features of bone, in DE BUFFRÉNIL V., DE RICQLÈS A. J., ZYLBERBERG L. & PADIAN K. (éds), *Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology*. CRC Press, Boca Raton: 221-228. <https://doi.org/10.1201/9781351189590-10>
- CASTANET J. 1994. — Age estimation and longevity in reptiles. *Gerontology* 40 (2-4): 174-192. <https://doi.org/10.1159/000213586>
- CASTANET J., MEUNIER F. J. & FRANCILLON-VIEILLOT H. 1992. — Squelettechronologie à partir des os et des dents chez les vertébrés, in BAGLINIERE J. L., CASTANET J., CONAND F. & MEUNIER F. J. (éds), *Tissus durs et âge individuel des vertébrés*. ORSTOM; INRA, Paris: 257-280.
- CASTANET J., FRANCILLON-VIEILLOT H., MEUNIER F. J. & RICQLÈS A. DE 1993. — Bone and individual aging, in HALL B. K. (éd.), *Bone*. CRC Press, Halifax: 245-283.
- CASTANET J., ROGERS K. C., CUBO J. & BOISARD J.-J. 2000. — Periosteal bone growth rates in extant ratites (ostriche and emu). Implications for assessing growth in dinosaurs. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences – Series III – Sciences de la Vie* 323 (6): 543-550. [https://doi.org/10.1016/S0764-4469\(00\)00181-5](https://doi.org/10.1016/S0764-4469(00)00181-5)
- CASTANET J., CROCI S., AUJARD F., PERRET M., CUBO J. & DE MARGERIE E. 2004. — Lines of arrested growth in bone and age estimation in a small primate: *Microcebus murinus*. *Journal of Zoology* 263 (1): 31-39. <https://doi.org/10.1017/S0952836904004844>
- CHEVALLIER D., MOURRAIN B. & GIRONDOT M. 2020. — Modeling leatherback biphasic indeterminate growth using a modified Gompertz equation. *Ecological Modelling* 426: 109037. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109037>
- COLES W. C., MUSICK J. A. & WILLIAMSON L. A. 2001. — Skeletochronology validation from adult loggerhead (*Caretta caretta*). *Copeia* 2001 (1): 240-242. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2001\)001\[0240:SVFAAL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2001)001[0240:SVFAAL]2.0.CO;2)
- GIRONDOT M. 2024. — *BoneProfileR: Tools to Study Bone Compactness*. The Comprehensive R Archive Network. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.BoneProfileR>
- GIRONDOT M., MOURRAIN B., CHEVALLIER D. & GODFREY M. H. 2021. — Maturity of a giant: age and size reaction norm for sexual maturity for Atlantic leatherback turtles. *Marine Ecology* 42 (5): e12631. <https://doi.org/10.1111/maec.12631>
- GONET J., LAURIN M. & GIRONDOT M. 2022. — BoneProfileR: the next step to quantify, model and statistically compare bone section compactness profiles. *Paleontologica Electronica* 25 (1): a12. <https://doi.org/10.26879/1194>
- IVERSON J. B., STAHL R. S., FURCOLOW C. & KRAUS F. 2017. — An evaluation of the use of pentosidine as a biomarker for ageing turtles. *Conservation Physiology* 5 (1): cow076. <https://doi.org/10.1093/conphys/cow076>
- JONES T. T., HASTINGS M. D., BOSTROM B. L., PAULY D. & JONES D. R. 2011. — Growth of captive leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*, with inferences on growth in the wild: Implications for population decline and recovery. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 399 (1): 84-92. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.01.007>
- KACEM A., BAGLINIERE J.-L. & MEUNIER F. J. 2013. — Resorption of scales in Atlantic salmon (*Salmo salar*) during its anadromous migration: a quantitative study. *Cybiuim* 37 (3): 199-206. <https://doi.org/10.26028/cybiuim/2013-373-007>
- KLINGER R. C. & MUSICK J. A. 1992. — Annular growth layers in juvenile loggerhead turtles (*Caretta caretta*). *Bulletin of Marine Science* 51 (2): 224-230.
- KÖHLER M., MARÍN-MORATALLA N., JORDANA X. & AANES R. 2012. — Seasonal bone growth and physiology in endotherms shed light on dinosaur physiology. *Nature* 487 (7407): 358-361. <https://doi.org/10.1038/nature11264>
- KOZŁOWSKI J. 1992. — Optimal allocation of resources to growth and reproduction: implications for age and size at maturity. *Trends in Ecology & Evolution* 7 (1): 15-19. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(92\)90192-E](https://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90192-E)
- KOZŁOWSKI J. & WIEGERT R. G. 1987. — Optimal age and size at maturity in annuals and perennials with determinate growth. *Evolutionary Ecology* 1: 231-244. <https://doi.org/10.1007/BF02067553>
- MORALES-MÉRIDA B. A., PILCHER N. J. & GIRONDOT M. 2024. — How old is a turtle? Challenges in interpreting age information in sea turtles. *Ecologies* 5 (4): 502-511. <https://doi.org/10.3390/ecologies5040031>
- PAPAGEORGOPOULOU C., SUTER S. K., RÜHLI F. J. & SIEGMUND F. 2011. — Harris lines revisited: prevalence, comorbidities, and possible etiologies. *American Journal of Human Biology* 23 (3): 381-391. <https://doi.org/10.1002/ajhb.21155>
- SCHUCHT P. J., KLEIN N. & LAMBERTZ M. 2021. — What's my age again? On the ambiguity of histology-based skeletochronology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288 (1955): 20211166. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1166>
- SNOVER M. L. & HOHN A. A. 2004. — Validation and interpretation of annual skeletal marks in loggerhead (*Caretta caretta*) and Kemp's ridley (*Lepidochelys kempii*) sea turtles. *Fishery Bulletin* 102 (4): 682-692.
- SNOVER M. L., HOHN A. A., GOSHE L. R. & BALAZS G. H. 2011. — Validation of annual skeletal marks in green sea turtles *Chelonia mydas* using tetracycline labeling. *Aquatic Biology* 12 (3): 197-204. <https://doi.org/10.3354/ab00337>
- SNOVER M. L., BALAZS G. H., MURAKAWA S. K. K., HARGROVE S. K., RICE M. R. & SEITZ W. A. 2012. — Age and growth rates of Hawaiian hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) using skeletochronology. *Marine Biology* 160 (1): 37-46. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-2058-7>
- TUCEK J., NEL R., GIRONDOT M. & HUGHES G. 2014. — Age-size relationship at reproduction of South African female loggerhead turtles *Caretta caretta*. *Endangered Species Research* 23: 167-175. <https://doi.org/10.3354/esr00562>
- TURNER TOMASZEWICZ C. N., AVENS L., SEMINOFF J. A., LIMPUS C. J., FITZSIMMONS N. N., GUINEA M. L., PENDOLEY K. L., WHITTOCK P. A., VITENBERGS A., WHITING S. D. & TUCKER A. D. 2022. — Age-specific growth and maturity estimates for the flatback sea turtle (*Natator depressus*) by skeletochronology. *PLoS One* 17 (7): e0271048. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0271048>
- WOODWARD H. N., PADIAN K. & LEE A. H. 2013. — *Skeletochronology, in PADIAN K. & LAMM E. T. (éds), Bone histology of fossil tetrapods: advancing methods, analysis, and interpretation*. University of California Press, Berkeley: 195-215. <https://doi.org/10.1525/california/9780520273528.003.0007>

- ZUG G. R. & PARHAM J. F. 1996. — Age and growth in leatherback turtles, *Dermochelys coriacea* (Testudines: Dermochelyidae): a skeletochronological analysis. *Chelonian Conservation and Biology* 2 (2): 244-249.
- ZUG G. R., WYNN A. H. & RUCKDESCHER C. 1986. — Age determination of Loggerhead sea turtle, *Caretta caretta*, by incremental growth marks in the skeleton. *Smithsonian Contributions to Zoology* 427: 1-34. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.427>
- ZUG G. R., KALB H. L. & LUZAR S. L. 1997. — Age and growth in wild kemp's ridley sea turtles *Lepidochelys kempii* from skeletochronological data. *Biological Conservation* 80 (3): 261-268. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(96\)00143-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(96)00143-7)
- ZUG G. R., CHALOUPKA M. & BALAZS G. H. 2006. — Age and growth in olive ridley sea turtles (*Lepidochelys olivacea*) from the North-central Pacific: a skeletochronological analysis. *Marine Ecology* 27 (3): 263-270. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2006.00109.x>

*Soumis le 21 juillet 2024 ;
accepté le 2 octobre 2024 ;
publié le 24 septembre 2025.*