



Etude complémentaire sur la biologie de l'amphibien déserticole *Bufo pentoni*: données de squelettochronologie et d'écodémographie

H. Francillon, R. Barbault, J. Castanet, A. de Ricqlès

► To cite this version:

H. Francillon, R. Barbault, J. Castanet, A. de Ricqlès. Etude complémentaire sur la biologie de l'amphibien déserticole *Bufo pentoni*: données de squelettochronologie et d'écodémographie. *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, 1984, 39 (2), pp.209-224. <hal-03529240>

HAL Id: hal-03529240

<https://hal.science/hal-03529240v1>

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.



HAL Authorization

ETUDE COMPLEMENTAIRE SUR LA BIOLOGIE
DE L'AMPHIBIEN DESERTICOLE *BUFO PENTONI* :
DONNEES DE SQUELETTOCHRONOLOGIE ET D'ECODEMOGRAPHIE

H. FRANCILLON *, R. BARBAULT **, J. CASTANET *, A. de RICQLES *

La détermination de l'âge des Anoures par l'observation des marques squelettiques de croissance est de plus en plus utilisée comme une technique complémentaire pour de nombreuses études écologiques. Si les premiers travaux portaient sur l'observation d'os *in toto* (Willis, 1954 ; Schroeder et Basket, 1968 ; Bruneau et Magnin, 1980), la plupart des auteurs actuels utilisent les couches concentriques successives, plus ou moins hématoxylinophiles des coupes transversales d'os longs (Smirina, 1972, 1983 ; Barbault et coll., 1979). Cette méthode histologique (squelettochronologie, Castanet et coll., 1977) peut être appliquée sur des phalanges prélevées sur des animaux vivants et présente donc un grand avantage pour toutes les études écologiques puisqu'elle n'exige pas le sacrifice des individus (Hemelaar et Van Gelder, 1980 ; Hemelaar, 1981 ; Gibbons et MacCarthy, 1982 ; Gittins et coll., 1983). Malgré l'absence d'animaux d'âge connu, Hemelaar et Van Gelder (1980) ainsi que Gibbons et MacCarthy (1982) ont pu prouver chez plusieurs espèces d'Anoures (*Bufo bufo*, *Bufo calamita*, *Rana temporaria*) que le dépôt des lignes d'arrêt de croissance (LAC) est annuel, grâce au dénombrement de ces formations chez des animaux recapturés chaque année.

Une première application de la squelettochronologie à un échantillon de *Bufo pentoni* récolté au Sénégal (Barbault *et al.*, 1979) avait montré qu'en dépit de certaines difficultés liées à la résorption osseuse relativement importante chez cette espèce, il était néanmoins possible de déterminer l'âge des individus par l'examen et le dénombrement des lignes d'arrêt de croissance présentes dans les os longs. Par sa pauvreté en individus adultes (21), ce premier échantillon ne permit pas d'étayer une interprétation solide de la démographie de *Bufo pentoni*.

Aussi nous a-t-il paru intéressant de développer cette analyse sur un nouvel échantillon d'animaux adultes prélevés dans la même région au moment de la période de reproduction.

Rappelons que *Bufo pentoni* est une espèce inféodée à la bande subdésertique qui s'étend au sud du Sahara, du Sénégal à l'Arabie méridionale (Balletto

* Equipe de recherche « Formations squelettiques », Laboratoire d'Anatomie Comparée, Université Paris 7, 2, place Jussieu, 75251 Paris Cedex 05.

** Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

et Cherchi, 1973 ; Forge et Barbault, 1977). Ce Crapaud se reproduit dans les mares temporaires qui se forment dès les premières pluies d'été et peut connaître de très longues périodes d'hibernation pendant la saison sèche. Le succès de la reproduction est très variable d'une année à l'autre, comme sont variables les précipitations qui alimentent en eau les bassins de reproduction.

MATERIEL ET METHODES

C'est lors de la deuxième pluie de l'année 1978 que 74 individus adultes de *Bufo pentoni*, Anderson, 1893, ont été récoltés par G. Morel, le 7 juillet, sur les sites de reproduction dans les environs de Richard-Toll, Sénégal. L'âge réel de ces crapauds nous était inconnu bien qu'en première approximation, d'après leur taille, tous semblaient être adultes.

Les animaux ont été fixés et conservés dans l'alcool 70°. On mesure les longueurs individuelles de l'extrémité du museau à la pointe de l'urostyle en face dorsale. Après prélèvements des fémurs on en mesure la longueur ainsi que le diamètre au milieu de la diaphyse à l'aide d'un pied à coulisse. L'un des fémurs est décalcifié à l'EDTA, puis inclus en paraplast pour la réalisation de coupes histologiques transversales de 5 à 10 µm d'épaisseur que l'on colore à l'hématoxyline d'Ehrlich. L'autre fémur est décalcifié à l'acide nitrique à 3 p. cent. La partie moyenne de l'os est ensuite prélevée puis coupée transversalement en tranches de 20 µm d'épaisseur à l'aide d'un microtome à congélation. Les coupes sont également colorées à l'hématoxyline d'Ehrlich puis montées entre lame et lamelle dans une résine aqueuse. La comparaison des deux techniques est nettement favorable à la deuxième qui permet d'obtenir des coupes plus épaisses sur lesquelles les lignes d'arrêt de croissance (LAC) mieux colorées sont plus distinctes. En outre, cette technique est bien plus rapide et commode que la première.

Les coupes au microtome à congélation ont été observées par trois auteurs qui, indépendamment, ont interprété pour chaque animal la structure histologique des coupes transversales de diaphyse fémorale et dénombré les LAC hématoxylinophiles. Pour chaque individu, les auteurs ont à leur disposition une vingtaine de coupes colorées à l'hématoxyline dont une seule, prise au hasard, a été photographiée. Par observation directe des coupes au microscope, chacun des « lecteurs » dénombre les LAC et déduit, de leur nombre et de leurs positions relatives, la classe d'âge de l'individu concerné. La confrontation des résultats, montrant des divergences dans un tiers des cas, fait que les photographies sont alors très utiles pour accorder les diverses opinions. La répartition des individus dans les différentes classes d'âge a été faite en tenant compte des résultats déjà acquis dans l'étude précédente (Barbault *et al.*, 1979). En particulier l'attribution d'un numéro d'ordre à chaque LAC a été principalement réalisée d'après la structure du tissu osseux des couches périostiques qu'elle sépare.

RESULTATS

Comparaison par tailles de l'échantillon. L'histogramme des tailles (Fig. 1) montre que globalement les mâles de l'échantillon étudié sont plus petits que les femelles, conformément à une règle très générale chez les Anoures. Tailles des mâles : de 54 à 63,5 mm (Moy. : 58,7) ; tailles des femelles : de 58 à 71 mm (Moy. : 64,2).

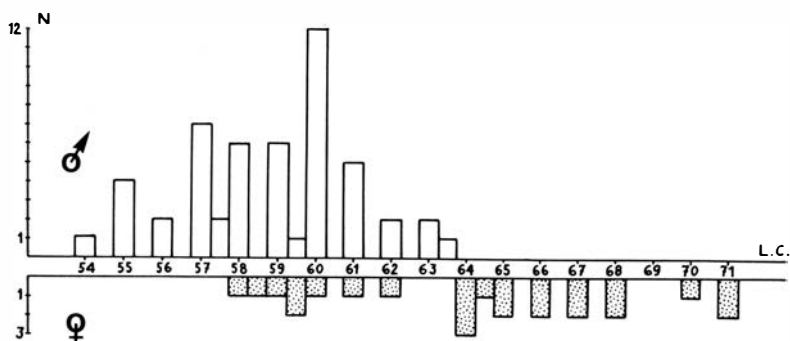


Figure 1. — Histogramme des fréquences (N) en fonction de la longueur du corps (L-C en mm).

La comparaison de la longueur des fémurs montre que ce paramètre morphométrique serait moins en relation avec le sexe que la longueur totale. En effet la taille des fémurs des mâles varie de 20 à 24,3 mm (Moy. : 22,1 mm) alors que chez les femelles la variation est de 21 à 25 mm (Moy. : 22,9 mm) (Fig. 2). Ces valeurs se recouvrent donc largement ; cependant, comme la taille corporelle, la distribution des longueurs des fémurs ne permet pas de regrouper les individus en classes d'âge.

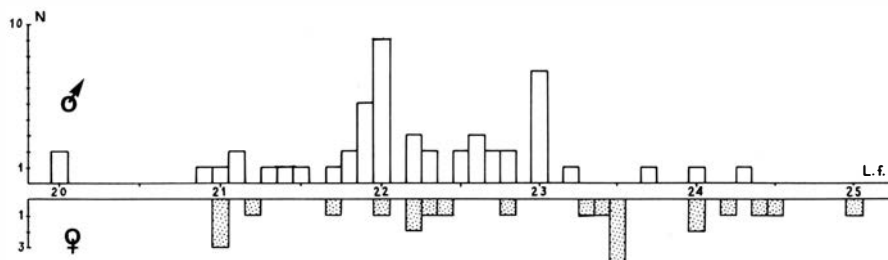


Figure 2. — Histogramme des fréquences (N) en fonction de la longueur du fémur (L-F en mm.).

Description et classification histologique des coupes. Toutes les coupes observées présentent au moins 1 LAC et au plus 6 LAC ; la moitié environ des individus (28 mâles et 7 femelles) possèdent 3 LAC. Souvent la LAC la plus interne est en partie érodée par la résorption endostéale en périphérie de la cavité médullaire. Cette LAC interne peut être la première, la deuxième ou même la troisième, selon le stade de l'individu et le nombre de LAC supposées entièrement érodées.

Les stades I et II définis dans la précédente étude (Barbault *et al.*, 1979) qui regroupent des individus juvéniles et subadultes, ne sont pas représentés dans l'échantillon étudié ici.

STADE III. Il comprend 10 individus (5 mâles et 5 femelles). Les coupes transversales des fémurs présentent une couche d'os périostique bien vascula-

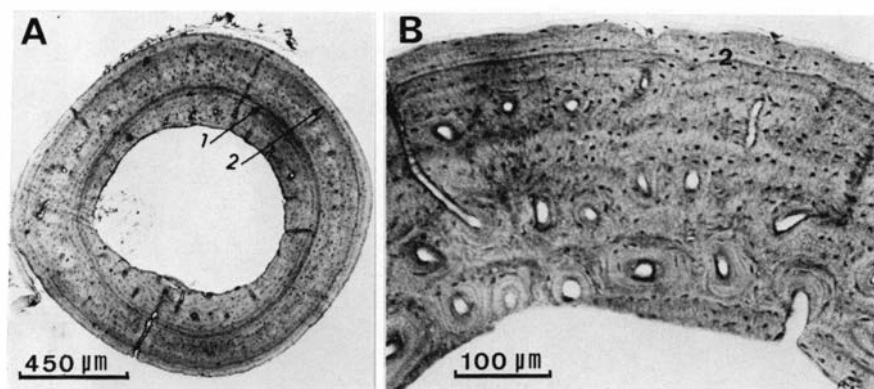
risée ; celle-ci, délimitée par deux LAC, constitue la majeure partie de l'épaisseur de la corticale :

- la LAC interne, en partie érodée dans la moitié des cas (totalement érodée chez un individu (Fig. 3 B) est séparée de la ligne cimentante de résorption endostéale par une couche parfois incomplète d'os très vascularisé ;
- la LAC externe, au-delà de laquelle s'est déposée une couche peu épaisse d'os non vascularisé.

Les coupes présentent dans quelques cas un léger dépôt d'os endostéal interne à la ligne cimentante de résorption.

Les deux LAC visibles sur les coupes correspondent aux 1^{re} et 2^e LAC définies antérieurement (Barbault *et al.*, 1979). Dans le présent échantillon, on note cependant que le processus d'érosion de la 1^{re} LAC est moins avancé puisque celle-ci demeure entière dans trois cas sur dix (Fig. 3 A).

Sur les 10 individus examinés, 5 n'avaient pas été rangés d'emblée dans le stade III par l'un des trois « lecteurs » mais dans le stade IV, faute d'avoir pris en considération la nature vascularisée de la couche périostique comprise entre les deux LAC.



Figures 3 à 7. — Coupes transversales de diaphyses fémorales de *Bufo pentoni* colorées à l'hématoxyline d'Ehrlich.

Figure 3. — Stade III.

3A. Individu mâle de 54 mm. (N° 154). La première LAC est entière.

3B. Individu femelle de 59,5 mm. (N° 121). La première LAC est totalement érodée.

La couche d'os périphérique interne à la deuxième LAC est très vascularisée.

STADE IV. Il comprend 8 individus (7 mâles et 1 femelle). Un seul mâle présente 3 LAC. Entre deux LAC consécutives, on reconnaît une couche interne vascularisée (évoquée ci-dessus) et une couche plus externe possédant très peu de vaisseaux sanguins (Fig. 4 A). Les autres individus ne présentent que 2 LAC qui, compte tenu de la nature peu ou pas vascularisée de la couche qu'elles délimitent, sont les LAC 2 et 3 (Fig. 4 B). La vaste cavité médullaire résulte d'une érosion endostéale importante qui a détruit totalement la pre-

mière LAC et une partie de la couche osseuse qui lui faisait suite. Un seul individu de ce stade n'avait pas été, d'emblée, correctement interprété par les 3 lecteurs.

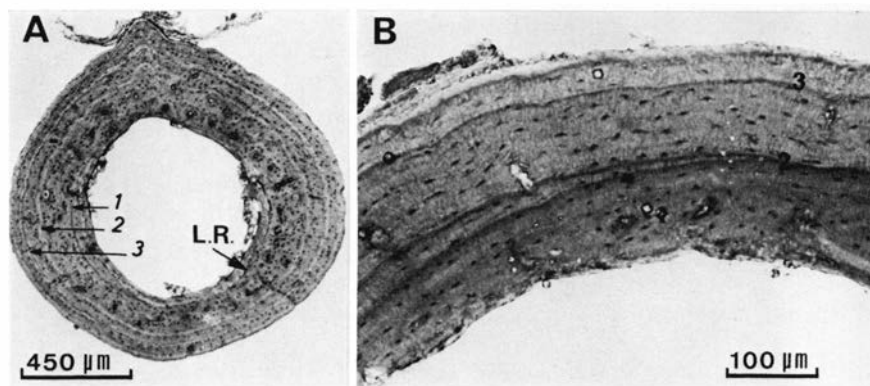


Figure 4. — Stade IV.

4A. Individu mâle de 60 mm. (N° 114).

La résorption endostéale n'atteint pas la première LAC.

4B. Individu mâle de 58 mm. (N° 127). La première LAC est totalement érodée.

On observe un dédoublement de la deuxième LAC.

STADE V. C'est numériquement le plus important ; il comprend 37 individus dont 29 mâles et 8 femelles. Deux individus seulement montrent 4 LAC, la 1^{re} n'étant qu'en partie érodée. La plupart des animaux (les 24 ayant 3 LAC) ne posent pas de problème d'interprétation (Fig. 5 B). La couche située entre les 2 LAC les plus internes est relativement épaisse par rapport aux couches plus externes, et elle possède peu de vaisseaux sanguins ; elle correspond bien à la 3^e couche osseuse peu vascularisée, ce qui permet de considérer comme 2^e et 3^e les LAC correspondantes. Enfin, notre échantillon comporte une dizaine d'individus ne possédant que 2 LAC, ce qui implique une érosion médullaire très importante entraînant la disparition de 2 LAC (Fig. 5 A). L'hésitation entre les stades IV et V est alors possible car on ne sait pas si une seule ou deux LAC ont été détruites. Cependant les arguments suivants ont permis la décision : absence de vascularisation de la couche d'os interne limitée à sa périphérie par la LAC la plus interne et, surtout, rapprochement des 2 seules LAC visibles. En comparant ces deux individus avec ceux décrits précédemment, on ne peut qu'attribuer les numéros 3 et 4 à ces deux LAC.

Pour 19 des 37 individus, soit 51 p. cent, les 3 « lecteurs » étaient d'accord dès la première lecture. Un tiers des individus restants était surclassé, un tiers sous-classé. Les individus du tiers restant, bien que n'ayant pas été dotés par chaque lecteur d'un même nombre de LAC, étaient cependant rangés dans le même stade (la LAC la plus externe étant décrite comme la 4^e),

STADE VI. Il regroupe 18 individus (9 mâles et 9 femelles) dont 8 présentent 4 LAC, et 10 seulement 3 LAC. Comme chez les individus du stade précédent, on constate une diminution notable de l'épaisseur de la 4^e couche

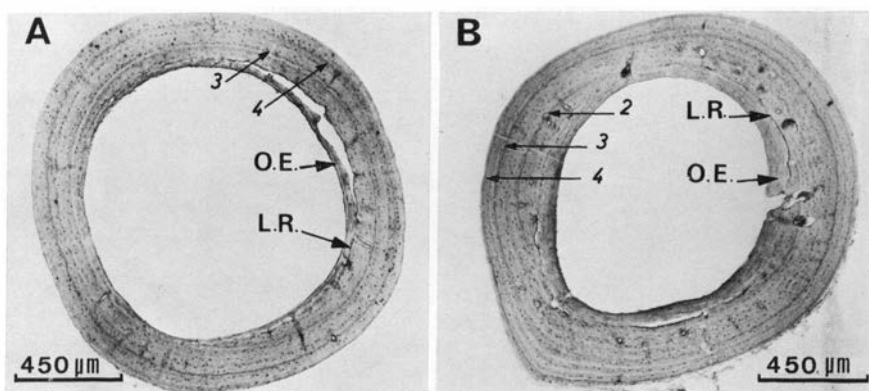


Figure 5. — Stade V.

5A. Individu mâle de 60 mm. (N° 148).

Disparition de la première et de la deuxième LAC par résorption endostéale.

5B. Individu mâle de 63,5 mm. (N° 120). Seule la première LAC est érodée.

osseuse non vascularisée, par rapport à la couche sous-jacente pauvre en vaisseaux. L'épaisseur totale de la corticale est plus faible chez les mâles que chez les femelles ; par ailleurs, l'érosion endostéale plus importante chez les mâles a détruit la 2^e LAC dans la plupart des cas, alors que cette LAC est présente chez la majorité des femelles (Fig. 6 A, B). D'emblée, l'accord des trois « lecteurs » n'a été unanime que dans un tiers des cas. Les difficultés présentées par les autres coupes sont dues au tassement des lignes à la périphérie et à la présence de tissu osseux plu ou moins lamellaire, responsable d'une évaluation difficile du nombre de LAC périphériques.

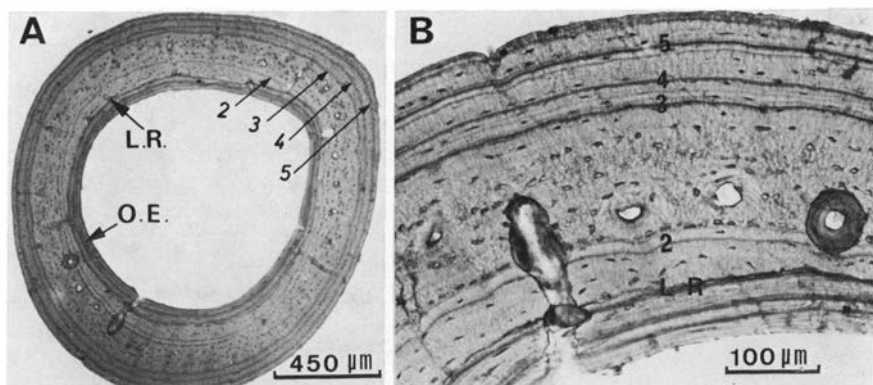


Figure 6. — Stade VI.

6A. Individu femelle de 68 mm. (N° 139). Seule la première LAC est érodée.

6B. Détail. On observe un tassement des LAC à partir de la troisième.

Présence d'ostéones primaires et secondaires.

STADE VII. Il est représenté par un seul individu mâle (Fig. 7 A). Les coupes transversales diaphysaires ont permis d'observer 6 LAC. La 1^{re} LAC, en partie érodée, est très proche de la ligne cimentante de résorption qui délimite une couche d'os endostéal assez importante. Indépendamment du dédoublement des LAC 4 et 5 (Fig. 7 B), les trois « lecteurs » ont été d'emblée d'accord sur le nombre de LAC présentes chez cet individu.

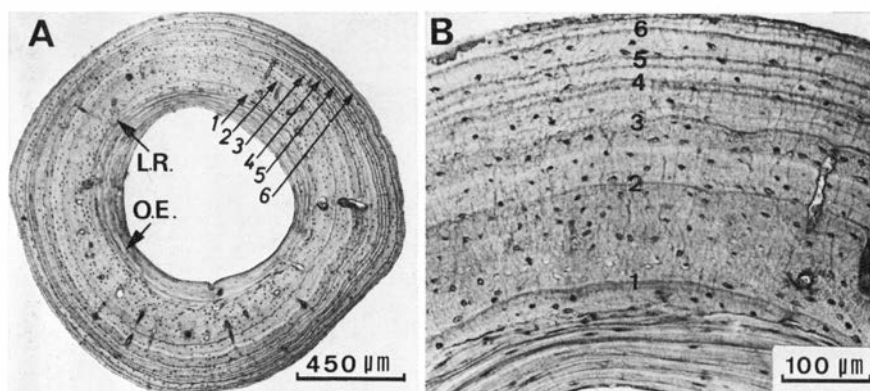


Figure 7. — Stade VII.

7A. Individu mâle de 61 mm. (N° 103). Présence de six LAC.

7B. Détail. Dédoublement des LAC quatre et cinq.

Relations Age-Taille. La répartition des animaux en fonction de la taille individuelle ou de la longueur du fémur selon les classes d'âge confirme les conclusions des deux premiers histogrammes (Fig. 1 et 2), selon lesquelles il n'y a pas de relation évidente entre la taille des individus ou la longueur de leur fémur et leur âge. C'est à peine si l'on observe une légère augmentation de la taille de femelles et des longueurs des fémurs en fonction de l'âge (Tableau I A et B).

En dépit du fait que la longueur du fémur n'est pas, dans l'absolu, un paramètre intéressant pour la détermination de l'âge, on peut se demander si les diamètres des coupes transversales, ou d'autres mesures du même ordre, peuvent apporter des informations dans ce domaine. La longueur de la périphérie de la coupe et de la cavité médullaire, ainsi que celles des différentes LAC observées, ont été mesurées à l'aide d'un curvimètre sur les photographies des coupes. On obtient ainsi des valeurs brutes utilisables directement à des fins comparatives et, au moyen d'un coefficient d'agrandissement (108,3) en déduire les valeurs absolues exprimées en μm .

Assimilant les coupes à des cercles, on peut à partir de la mesure du périmètre, en calculer le diamètre.

Les valeurs données dans le Tableau I (A et B) montrent que les diamètres mesurés en mm sur la pièce squelettique *in toto* et les diamètres calculés, en mm, sont comparables à la précision des mesures près, et que le traitement histologique n'a donc pas modifié le diamètre apparent de l'os. L'utilisation des valeurs calculées d'après les photographies est donc possible.

TABLEAU I

Liste des individus étudiés, classés par stade histologique et pour chaque stade par ordre de taille croissante. A : mâles. B : femelles.

N° : numéros d'ordre des individus ; L.c. : longueur du corps (museau-urostyle) en mm ; L.f. : longueur du fémur, en mm ; D.f.m. : diamètre du fémur mesuré, en mm ; D.f.c. : diamètre du fémur calculé, en mm ; P. ext. : longueur du périmètre de la coupe transversale, en unité arbitraire (voir texte) ; 1°, 2°, 3°, 4°, 5°, 6° : longueur des LAC, en unité arbitraire ; les valeurs entre parenthèses correspondent à des LAC en partie érodées.

Tableau 1 - A

	N°	L.c	L.f	D.f.m	D.f.c	P.ext	1°	2°	3°	4°	5°	6°
Stade III	154	54,0	20,0	1,4	1,4	42	28	40				
	133	55,0	20,0	1,1	1,3	39		32				
	110	58,0	22,3	1,3	1,4	40	27	38				
	116	59,0	22,7	1,5	1,4	42	30	40				
	119	62,0	23,2	1,4	1,5	43	(21)	39				
Stade IV	126	57,0	21,4	1,3	1,3	37		29	35			
	127	58,0	22,0	1,3	1,3	39	(25)	31	37			
	129	59,0	22,0	1,4	1,4	40		29	37			
	114	60,0	21,3	1,3	1,3	39	22	30	34			
	122	60,0	23,0	1,5	1,5	44		33	42			
	143	60,0	22,3	1,5	1,5	43		(35)	40			
	165	62,0	23,0	1,4	1,5	43		36	42			
Stade V	117	55,0	21,9	1,3	1,4	40		30	36	38		
	124	55,0	21,1	1,3	1,3	39		30	36	38		
	168	55,0	20,9	1,4	1,5	43		31	36	39		
	163	56,0	21,0	1,3	1,4	40		(25)	33	36		
	118	57,0	21,1	1,4	1,4	42		(25)	34	38		
	130	57,0	21,5	1,4	1,4	42	(26)	33	39	40		
	146	57,0	21,8	1,6	1,6	46			38	44		
	150	57,0	22,0	1,4	1,4	41		31	36	39		
	153	57,5	22,0	1,4	1,5	43			38	42		
	161	57,5	22,0	1,5	1,4	40		(26)	34	38		
	144	58,0	22,0	1,5	1,5	43			38	41		
	166	58,0	22,2	1,5	1,4	40		30	36	39		
	123	59,0	22,6	1,5	1,6	45		38	42	44		
	152	59,0	22,2	1,4	1,4	41		(27)	35	38		
	162	59,0	22,0	1,6	1,7	48		32	43	46		
	160	59,5	22,5	1,3	1,4	42		(28)	38	40		
	100	60,0	24,0	1,5	1,5	44		33	38	43		
	109	60,0	21,8	1,5	1,7	48			40	44		
	128	60,0	22,6	1,7	1,6	46		35	42	44		
	147	60,0	23,7	1,5	1,5	43		(28)	35	39		
	148	60,0	22,7	1,5	1,6	46			38	42		
	155	60,0	23,0	1,5	1,6	46		31	38	43		
	156	60,0	23,0	1,4	1,5	43		32	37	41		
	159	60,0	22,6	1,5	1,5	44			36	42		
	107	61,0	22,5	1,5	1,6	46		36	43	44		
	142	61,0	21,9	1,3	1,4	40		30	34	36		
	149	61,0	22,8	1,5	1,6	45			40	43		
	151	63,0	23,0	1,6	1,6	47			42	44		
	120	63,5	24,3	1,5	1,6	46		32	40	44		
Stade VI	108	56,0	22,2	1,6	1,6	47			38	43	46	
	131	57,0	22,0	1,5	1,6	46			35	40	43	
	157	57,0	21,9	1,5	1,5	43			35	38	41	
	115	58,0	21,7	1,5	1,4	42			35	38	40	
	132	58,0	21,9	1,5	1,6	45		33	38	42	44	
	164	59,0	21,9	1,5	1,6	47			38	42	44	
	113	60,0	22,0	1,6	1,5	44			37	40	42	
	125	61,0	23,0	1,5	1,5	43			34	39	41	
Stade VII	145	63,0	22,8	1,5	1,6	46		33	40	42	44	
Stade VII	103	61,0	23,0	1,5	1,6	46	(24)	33	37	40	42	44

Tableau 1 - B

	N°	L.c	L.f	D.f.m	D.f.c	P.ext	1°	2°	3°	4°	5°
Stade III	140	58,5	21,7	1,3	1,4	40	(23)	33			
	170	59,0	21,0	1,3	1,3	37	(18)	32			
	121	59,5	21,0	1,6	1,7	49	28	46			
	104	61,0	22,4	1,3	1,4	41	26	37			
	176	66,0	23,3	1,5	1,6	46	30	44			
Stade IV	112	58,0	22,2	1,5	1,5	43		32	40		
Stade V	105	59,5	21,2	1,5	1,6	45		33	42	44	
	174	60,0	22,0	1,4	1,4	41			34	37	
	102	64,0	22,8	1,4	1,5	44			35	40	
	168	64,0	22,2	1,4	1,6	45	(22)	40	42	44	
	134	65,0	23,5	1,5	1,6	45		34	39	42	
	111	68,0	24,5	1,8	1,7	50		39	45	47	
	106	71,0	24,2	1,6	1,6	45		32	40	43	
	171	71,0	25,0	1,8	1,8	51			40	47	
Stade VI	101	62,0	21,0	1,6	1,6	46		32	38	42	44
	138	64,0	23,4	1,5	1,5	43		30	37	39	42
	173	64,5	22,3	1,5	1,6	45		28	35	41	43
	137	65,0	23,5	1,8	1,8	52			44	48	50
	136	66,0	24,0	1,7	1,7	50			44	47	49
	141	67,0	24,0	1,5	1,6	47		34	39	44	46
	175	67,0	23,5	1,6	1,6	47			39	43	45
	139	68,0	24,4	1,6	1,6	46		33	42	43	44
	135	70,0	23,5	1,9	1,8	53		37	47	50	52

De toutes façons la comparaison des périmètres de l'os peut être préférable dans certains cas à celle des diamètres mesurés :

- cas des os à section plutôt ovale dont on n'est pas sûr de mesurer le même axe d'un individu à l'autre ;
- cas des os très petits (phalanges) qu'il vaut mieux couper au microtome à congélation sans les avoir décharnés.

Les longueurs des LAC sont exprimées en unités arbitraires. Dans l'hypothèse d'un modèle de croissance indéfinie et identique pour tous les animaux, nous devrions avoir des valeurs très voisines pour chacune des LAC d'un rang donné. La figure 8 montre la répartition des longueurs des LAC en fonction de leur rang. Ces valeurs se superposent d'un rang à l'autre, ce qui *a priori* ne permet pas, partant de la longueur d'une LAC donnée, de lui attribuer un numéro d'ordre. On voit cependant que les moyennes des longueurs des LAC de même âge sont plus faibles pour les mâles que pour les femelles (ce qui est en rapport avec l'observation faite sur la longueur totale et la longueur des fémurs : Tableau I) ; on constate aussi que les différences de longueur de 2 LAC successives diminuent au cours des années (ce qui correspond au ralentissement de croissance et au resserrement des lignes, observé sur les coupes histologiques).

La comparaison au moyen du test de Student, des moyennes des longueurs des LAC par numéro d'ordre a été effectuée après vérification de l'égalité des variances (test de Fisher). Cette comparaison (Tableau II) montre que les moyennes sont significativement différentes au seuil de 1 p. mille chez les mâles, excepté la comparaison relative aux LAC 4 et 5. Chez les femelles, les différences enregistrées sont sensiblement moins significatives (au seuil de 1 à

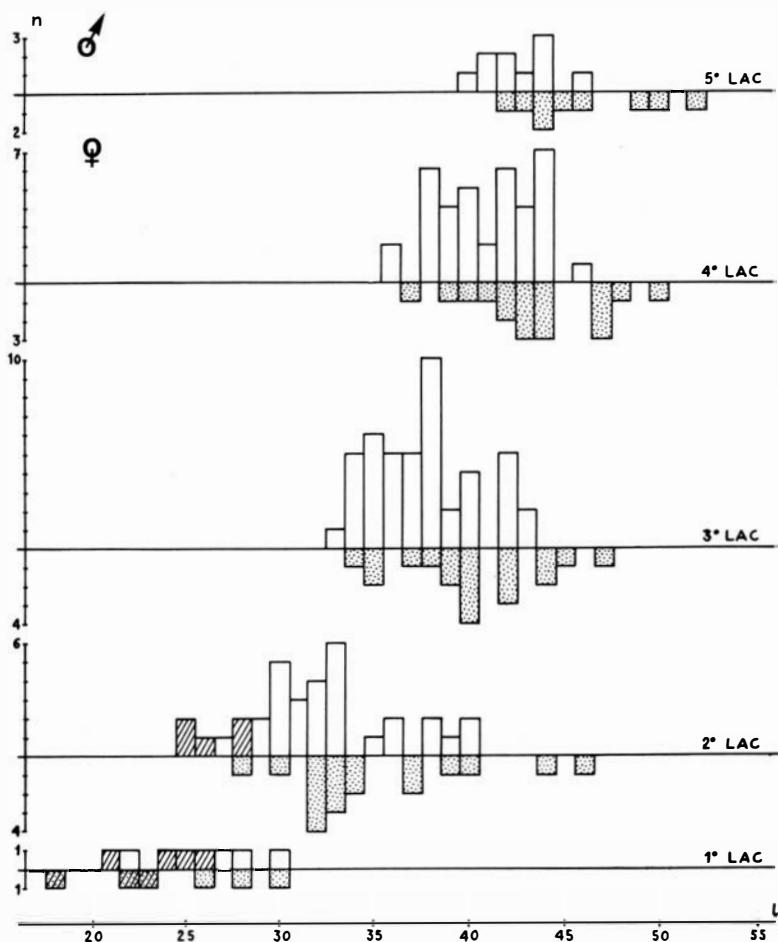


Figure 8. — Histogramme des fréquences (n) des LAC en fonction de leur longueur (l en unités arbitraires), présenté par numéro de LAC. Les hachures correspondent aux LAC en partie érodées.

5 p. cent) pour les LAC de rangs 1, 2, 3 et 4, et sont non significatives pour la comparaison des LAC 4 et 5. Ces derniers résultats sont à mettre en rapport avec le petit effectif des femelles, comparé à celui des mâles. Quoi qu'il en soit, ces calculs confirment que le classement des LAC par rang correspond à une réalité biologique.

Les paramètres staturaux accusent une grande variabilité individuelle. On a pensé que celle-ci pourrait, dans une certaine mesure, être réduite au niveau de la longueur des LAC, en tenant compte de la taille du fémur de chaque individu. Le rapport entre la longueur de chaque LAC et la longueur du fémur a été calculé. Nous avons obtenu un résultat comparable à celui exposé ci-dessus.

TABLEAU II

Comparaison des moyennes des longueurs des LAC (exprimées en unités arbitraires) au moyen du test de Student.

t : valeur du t calculé ; ddl : degré de liberté ; p : probabilité.

	♂	♀	
	LAC 1	LAC 1	
	$\bar{x} = 26,75$	$\bar{x} = 28$	
	N = 4	N = 3	
	Var = 3,40	Var = 2,00	
LAC 1 / LAC 2			LAC 1 / LAC 2
t = 3,61			t = 2,441
ddl = 30			ddl = 18
p = 1%.			p = 2,5%
	LAC 2	LAC 2	
	$\bar{x} = 33,17$	$\bar{x} = 35,05$	
	N = 28	N = 17	
	Var = 3,32	Var = 4,84	
LAC 2 / LAC 3			LAC 2 / LAC 3
t = 6,318			t = 3,529
ddl = 71			ddl = 33
p = 1%.			p = 5%.
	LAC 3	LAC 3	
	$\bar{x} = 37,62$	$\bar{x} = 40,11$	
	N = 45	N = 18	
	Var = 2,73	Var = 3,68	
LAC 3 / LAC 4			LAC 3 / LAC 4
t = 5,619			t = 2,847
ddl = 81			ddl = 33
p = 1%.			p = 1%
	LAC 4	LAC 4	
	$\bar{x} = 40,89$	$\bar{x} = 43,58$	
	N = 38	N = 17	
	Var = 2,51	Var = 3,41	
LAC 4 / LAC 5			LAC 4 / LAC 5
t = 2,093			t = 1,794
ddl = 46			ddl = 24
p = 5%			p = 10%
	LAC 5	LAC 5	
	$\bar{x} = 42,7$	$\bar{x} = 46,11$	
	N = 10	N = 9	
	Var = 1,82	Var = 3,44	

Taux de croissance de l'os. Le rapport des longueurs de 2 LAC successives rend compte en première approximation du taux de croissance annuelle du diamètre de l'os. On constate que pour les différents rapports calculés :

$$\frac{\text{LAC 2}}{\text{LAC 1}} \quad \frac{\text{LAC 3}}{\text{LAC 2}} \quad \frac{\text{LAC 4}}{\text{LAC 3}} \quad \frac{\text{LAC 5}}{\text{LAC 4}}$$

les moyennes obtenues sont statistiquement différentes au seuil de 1 p. cent (Tableau III).

TABLEAU III

Comparaison des moyennes des rapports de longueurs de deux LAC successives au moyen du test de Student.

	♂	♀	
	LAC 2 / LAC 1	LAC 2 / LAC 1	
	$\bar{x} = 1,38$	$\bar{x} = 1,51$	
	N = 4	N = 3	
	Var = 0,0457	Var = 0,1153	
2/1 // 3/2			2/1 // 3/2
t = 6,569			t = 6,050
ddl = 26	LAC 3 / LAC 2	LAC 3 / LAC 2	ddl = 13
p = 1%.	$\bar{x} = 1,19$	$\bar{x} = 1,21$	p = 1%.
	N = 24	N = 12	
	Var = 0,0545	Var = 0,0675	
3/2 // 4/3			3/2 // 4/3
t = 8,753			t = 5,801
ddl = 60	LAC 4 / LAC 3	LAC 4 / LAC 3	ddl = 27
p = 1%.	$\bar{x} = 1,09$	$\bar{x} = 1,09$	p = 1%.
	N = 38	N = 17	
	Var = 0,0356	Var = 0,0441	
4/3 // 5/4			4/3 // 5/4
t = 2,601			t = 2,611
ddl = 46	LAC 5 / LAC 4	LAC 5 / LAC 4	ddl = 24
p = 1%.	$\bar{x} = 1,06$	$\bar{x} = 1,05$	p = 1%
	N = 10	N = 9	
	Var = 0,0132	Var = 0,0158	

Dans le cas d'une coupe présentant deux LAC seulement et dont la structure histologique n'est pas caractéristique, il serait donc envisageable d'utiliser les mesures et les calculs exposés ci-dessus afin d'orienter le choix des numéros d'ordre de ces 2 LAC : 2^e et 3^e ou bien 3^e et 4^e, par exemple.

DISCUSSION

Interprétation squelettochronologique. Nous avons examiné au total les fémurs de 74 individus. En première lecture, les trois « lecteurs » ont été d'accord sur le nombre et le numéro d'ordre des LAC dans 36 cas, représentant 48 p. cent des animaux utilisés. Si l'on ne tient compte que du nombre de LAC, cette proportion est de 64 p. cent ; précisons que, dans ces cas, l'âge des individus considérés peut être différent d'un « lecteur » à l'autre. Le pourcentage d'accord sur le numéro d'ordre de la dernière LAC, donc sur l'âge de l'animal, est de 66,6 p. cent.

Sur les 74 individus étudiés, un seul présentait pour les « lecteurs » — et en première lecture — une différence de deux ans ; pour 98,6 p. cent des individus, l'accord s'est donc fait à un an près. Après confrontation des résultats obtenus par chacun des trois « lecteurs », comparaison des photographies et des diverses mesures réalisées, 8 cas restent litigieux car, pour eux, l'hésitation entre deux stades successifs subsiste. Pour les 66 autres cas, les trois « lecteurs » se sont facilement mis d'accord sur le nombre de LAC et leur numéro d'ordre (89 p. cent).

On notera par ailleurs que la comparaison entre les os des stades III et IV montre deux modèles histologiques très différents :

- au stade III les animaux ont une corticale épaisse et une couche osseuse, interne à la LAC 2, riche en vaisseaux sanguins ;
- au stade IV les animaux présentent une corticale peu épaisse, une cavité médullaire plus importante et peu de vaisseaux sanguins dans la deuxième couche osseuse vasculaire qui reste toujours en grande partie érodée.

En ce qui concerne l'aspect pratique de la détermination de l'âge par lecture de coupes histologiques transversales des fémurs chez *Bufo pentoni* adulte, il apparaît donc que des difficultés non négligeables sont à considérer.

— La variabilité du modèle histologique individuel, intéressant aussi bien la structure des couches osseuses déposées que la résorption pérимédullaire et l'intensité de la reconstruction endostéale, explique les valeurs relativement basses de l'accord initial entre les trois « lecteurs ».

— Le recouvrement des valeurs des différentes caractéristiques morphométriques envisagées (longueur corporelle, longueur et diamètre des fémurs, diamètre des LAC, rapports divers entre ces mesures) relativement à l'âge, rendent difficile sinon impossible une discrimination non ambiguë des classes d'âges à partir des seuls critères morphométriques considérés.

— Toutefois, la confrontation de l'ensemble des données histologiques et morphométriques, appuyées sur une analyse statistique, permet de proposer une interprétation cohérente et satisfaisante de l'ensemble de l'échantillon, mais cette interprétation ne semble pas du domaine de la pratique de « routine ».

Considérations démographiques. L'absence d'individus des stades I et II constatée par l'étude squelettochronologique s'explique par les conditions de prélèvement de l'échantillon de crapauds : seuls les adultes étaient présents sur les lieux de reproduction. Cela permet de préciser l'hypothèse formulée antérieurement (Barbault et coll., 1979) au sujet de l'âge à la maturité sexuelle : celle-ci s'établirait bien vers l'âge de deux ans, à partir du stade III, et non dès le second été (stade II).

On remarque d'autre part la fréquence élevée dans l'échantillon des individus de 4 et 5 ans et la présence d'un mâle de 6 ans. Ceci dénote une bonne espérance de vie des adultes chez cette espèce, nettement supérieure à ce que laissait croire la précédente étude.

La structure d'âge en « accordéon » de l'échantillon (10 individus de 2 ans, 8 de 3 ans, 37 de 4 ans, 18 de 5 ans, 1 de 6 ans (voir Tableau I) peut étonner. Cela ne signifie nullement que la détermination de l'âge soit aberrante. Deux phénomènes peuvent expliquer ce résultat. Le premier, caractéristique de la zone écologique concernée, est lié à la variabilité interannuelle vraisemblablement considérable du taux de recrutement de nouveaux adultes. Lorsque l'année est peu pluvieuse la reproduction peut échouer totalement ou

bien n'aboutir qu'à une faible fraction de jeunes survivants ; tout échantillon de population prélevé l'année suivante sera pauvre en individus de 1 an. Cette pauvreté se retrouvera au niveau de la classe 2 ans l'année d'après, etc. Ainsi, dans un écosystème caractérisé par la variabilité des précipitations, il n'est pas étonnant (c'est le contraire qui le serait) d'observer chez un Amphibien se reproduisant dans des mares temporaires d'origine pluviale, une structure d'âge hétérogène.

Un autre phénomène qui paraît caractéristique de certains Bufonidés tempérés (Dubois, 1980), pourrait aussi être évoqué dans la mesure où l'échantillon a été prélevé en une seule nuit. Il s'agit du fait que l'occupation des mares peut être de courte durée et se produire selon une chronologie particulière, les différents groupes d'âge se succédant dans le temps. Cette explication est d'ailleurs compatible avec la précédente. Les données dont nous disposons ne permettent pas de trancher entre ces hypothèses.

CONCLUSIONS

Malgré quelques difficultés liées à la résorption osseuse endostéale, le dénombrement des marques de croissance squelettiques associé à la prise en compte de l'organisation histologique de l'os aux différents stades de croissance, l'âge individuel de *Bufo pentoni* a dans l'ensemble pu être apprécié avec un degré de précision satisfaisant. Ce résultat en précisant et complétant les analyses effectuées en 1977 et 1979 permet de dégager quelques traits essentiels de la démographie de *Bufo pentoni*.

— La croissance staturale est rapide pendant les deux premières années et très ralentie ensuite.

— La maturité sexuelle est atteinte à deux ans environ.

— La survie des larves et des jeunes est faible en moyenne et très variable d'une année à l'autre, parallèlement à la variabilité des précipitations.

— La structure d'âge de la population adulte est hétérogène, par suite de la variabilité interannuelle du recrutement (conséquence du point précédent).

— L'espérance de vie des adultes est nettement plus élevée que chez les autres Anoures tropicaux étudiés à ce jour (Barbault, 1984) et cinq classes annuelles d'adultes ont pu être reconnues parmi les 74 animaux étudiés.

— La longévité *in natura* est égale ou supérieure à 6 ans.

RESUME

Afin de compléter les données concernant la structure d'une population de *Bufo pentoni*, amphibien déserticole de la région sahélienne, l'âge individuel d'un échantillon de 74 individus adultes (mâles et femelles) d'une population du Sénégal a été déterminé par la méthode squelettochronologique.

Diverses difficultés d'interprétation liées à la variabilité individuelle ont été rencontrées mais l'utilisation conjointe des données histologiques, morphométriques et statistiques a permis de proposer une interprétation cohérente de la structure d'âge de l'échantillon.

La confrontation des résultats squelettochronologiques et des données éco-

logiques suggère que *Bufo pentoni* atteint l'état adulte à deux ans environ, que le recrutement annuel de nouveaux individus au sein de la population reproductrice est très variable et que la structure d'âge de la population est donc hétérogène, toutes caractéristiques démographiques en rapport avec le caractère variable du milieu. L'espérance de vie est plus élevée que celle envisagée précédemment avec une longévité *in natura* pouvant être égale ou supérieure à 6 ans.

SUMMARY

A sample of 74 adult *Bufo pentoni*, a sub-desertic toad from the Sahelian zone of Western Africa, has been collected in Northern Senegal, in order to study the age structure of the adult population, using the skeletochronological method.

The enumeration of the growth marks raises some problems, due to the individual variability of the species. However, when used in conjunction with other morphometric data, the skeletochronological method allows for a satisfactory determination of individual age in this species.

It is concluded that : (1) *Bufo pentoni* becomes sexually mature at about 2 years of age, (2) that the annual recruitment of mature individuals in the population varies greatly from year to year, in conjunction with the yearly variation in rainfall, and (3) that the life-expectancy of this toad can reach six years. Such an heterogeneous age-structure can be considered as adaptive to the very peculiar environmental conditions prevailing in the Sahel.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer nos plus vifs remerciements à M. G. Morel, Directeur de la Station d'Ecologie de l'ORSTOM à Richard-Toll (Sénégal), qui a très aimablement collecté les animaux étudiés. Nous remercions également M. M. Pascal pour sa participation à l'étude statistique des résultats, ainsi que M. Loscos pour la réalisation graphique des histogrammes. Ce travail a bénéficié de l'aide financière du CNRS, Contrat « Jeune Equipe » N° 034-063 (1983-1984).

BIBLIOGRAPHIE

- BALLETTO, E. & CHERCHI, M.A. (1973). — Il *Bufo pentoni*, Anderson 1893 : Ridescrizione ed analisi biometrica. *Boll. Mus. Ist. Univ. Genova*, 41 : 105-119.
- BARBAULT, R. (1984). — Stratégies de reproduction et démographie de quelques Amphibiens Anoures tropicaux. *Oikos*, 44 : sous presse.
- BARBAULT, R., CASTANET, J., FRANCILLON, H., & RICQLES A. de. (1979). — Détermination de l'âge chez un Anoure déserticole *Bufo pentoni*, Anderson 1893. *Terre et Vie*, 33 : 130-141.
- BRUNEAU, M. & MAGNIN, E. (1980). — Croissance, nutrition et reproduction des Ouagadougou, *Rana catesbeiana* Shaw (*Amphibia Anura*). *Can. J. Zool.*, 58 : 175-183.
- CASTANET, J., MEUNIER, F.J., & RICQLES A. de. (1977). — L'enregistrement de la croissance cyclique par le tissu osseux chez les Vertébrés poikilothermes : données comparatives et essai de synthèse. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 111 : 183-202.
- DUBOIS, A. (1980). — Populations, polymorphisme et adaptation : quelques exemples chez les Amphibiens Anoures. In *Recherches d'écologie théorique : les stratégies adaptatives*, R. Barbault, P. Blandin et J.A. Meyer (Eds). Maloine, Paris, pp. 141-158.

- FORGE, P. & BARBAULT, R. (1977). — Ecologie de la reproduction et du développement larvaire d'un Amphibien déserticole, *Bufo pentoni* Anderson 1893, au Sénégal. *Terre et Vie*, 31 : 117-125.
- GIBBONS, M.M. & MCCARTHY, T.K. (1983). — Age determination of frogs and toads (*Amphibia*, *Anura*) from north-western Europe. *Zool. Scr.*, 12 : 145-151.
- GITTINS, S.P., STEEDS, J.E. & WILLIAMS, R. (1982). — Population age-structure of the Common Toad (*Bufo bufo*) at a lake in Mid-Wales determined from annual growth rings in phalanges. *Br. J. Herpetol.*, 6 : 249-252.
- HEMELAAR, A.S.M. & VAN GELDER, J.J. (1980). — Annual growth rings in phalanges of *Bufo bufo* (*Anura*, *Amphibia*) from the Netherlands and their use for age determination. *Netherland J. Zool.*, 30 : 129-135.
- HEMELAAR, A.S.M. (1981). — Age determination of male *Bufo bufo* (*Amphibia Anura*) from the Netherlands, based on year rings in phalanges. *Amphibia Reptilia*, 314 : 223-233.
- SCHROEDER, E.E. & BASKETT, T. (1968). — Age determination, growth rates and population structure in Missouri bullfrogs. *Copeia*, 1968 : 583-592.
- SMIRINA, E.M. (1972). — Couches annuelles dans les os de *Rana temporaria*. (En Russe) *Zool. Zh.*, S.S.S.R., 51 : 1529-1534.
- SMIRINA, E.M. (1983). — Détermination de l'âge et évaluation rétrospective de la taille corporelle de *Bufo bufo* vivant. (En Russe) *Zool. Zh.*, 62 : 437-444.
- WILLIS, Y.L. (1954). — Breeding transformation and determination of age of the Bullfrog (*Rana catesbeiana* Shaw) in Missouri. *M.A. Thesis*, Univ. Missouri, Columbia, U.S.A. (non publiée).