



HAL
open science

Détermination de l'âge chez un Anoure déserticole Bufo Pentoni, Anderson 1893

Robert Barbault, Jacques Castanet, Hélène Francillon, Armand de Ricqlès

► **To cite this version:**

Robert Barbault, Jacques Castanet, Hélène Francillon, Armand de Ricqlès. Détermination de l'âge chez un Anoure déserticole Bufo Pentoni, Anderson 1893. *Revue d'Écologie*, 1979, 1, pp.129-141. hal-03530677

HAL Id: hal-03530677

<https://hal.science/hal-03530677>

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.

DETERMINATION DE L'AGE
CHEZ UN ANOURE DESERTICOLE *BUFO PENTONI*,
ANDERSON 1893

par Robert BARBAULT *, Jacques CASTANET **, Hélène FRANCILLON **,
Armand DE RICQLÈS **

La détermination de l'âge des individus est indispensable à l'étude écologique approfondie des populations naturelles. Chez les Vertébrés, l'acquisition de cette donnée est cependant difficile et nécessite généralement la mise au point de techniques rigoureuses, d'ailleurs variables selon les classes et les espèces considérées (Lamotte et Bourlière, 1975).

Des travaux déjà nombreux (Peabody, 1961, Warren, 1963, Klevezal et Kleinenberg, 1967, Castanet, 1974, etc.) ont montré que des formations cycliques (*annuli* et lignes d'arrêt de croissance), présentes dans l'os de nombreux Vertébrés avaient, dans bien des cas, une périodicité synchronisée avec celle du cycle annuel des saisons. L'examen de ces formations cycliques du squelette permet donc, dans bien des cas, d'évaluer l'âge individuel à un an près. Il peut fournir en outre des indications supplémentaires, telles que l'âge de la maturité sexuelle et la longévité. Le grand nombre de travaux publiés au cours de ces dernières années confirme d'ailleurs la confiance qui est désormais accordée à ces « méthodes squelettochronologiques », pourvu qu'elles soient utilisées avec rigueur et esprit critique, compte tenu des difficultés qu'elles peuvent présenter (Castanet et coll., 1977).

Pour ce qui est des Amphibiens, la squelettochronologie semble constituer l'unique méthode disponible (Senning, 1940, Peabody, 1961, Schroeder et Baskett, 1968, Kleinenberg et Smirina, 1969, Smirina, 1972, Castanet, 1975, Smirina et Rocek 1976, Hagström, 1977) si l'on excepte l'utilisation des mensurations, dont le manque de précision n'est plus à démontrer.

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

** Equipe de recherche « Formations Squelettiques » et G.E.P.S. (Groupe d'Etude pratique de Squelettochronologie), Laboratoire d'Anatomie Comparée, Université Paris 7, 2, place Jussieu, 75005 Paris.

Les critères tirés de l'histologie osseuse viennent donc à point nommé dans les recherches en cours sur la biologie des populations du crapaud africain *Bufo pentoni* (Anderson, 1893). Inféodée à la bande subdésertique qui s'étend, au sud du Sahara, du Sénégal à l'Arabie méridionale (Balletto et Cherchi, 1973), cette espèce présente d'intéressantes adaptations écologiques de type déserticole, notamment pour sa reproduction et son développement larvaire (Forge et Barbault, 1977). Compte tenu de ces particularités écologiques et biologiques (développement embryonnaire et larvaire très rapides, longue estivation pendant la saison sèche, durée de vie supérieure à un an) *Bufo pentoni* paraissait constituer *a priori* un excellent matériel pour tester l'application de la méthode squelettochronologique. Réciproquement, cette méthode va représenter un outil de choix pour approfondir l'étude de cette espèce. De fait, la présente note apporte déjà de précieuses informations sur la croissance, l'âge à la maturité sexuelle, et la longévité minimale de cette intéressante espèce.

MATERIEL ET METHODES

Le présent travail porte sur 36 exemplaires de *Bufo pentoni* récoltés au Sénégal les 29 et 30 août 1976 par P. Forge et conservés dans l'alcool à 70° (Forge et Barbault, 1977). Leur longueur individuelle a été mesurée, face dorsale, du bout du museau à la pointe de l'urostyle. Un segment de diaphyse fémorale, dont le diamètre a été mesuré au pied à coulisse, fut prélevé sur chaque spécimen. Après décalcification et inclusion dans la paraffine, ces segments osseux ont été coupés (7 et 10 μm) et colorés à l'hématoxyline d'Ehrlich. L'analyse histologique des préparations a été faite au microscope simultanément par deux d'entre nous (A. de Ricqlès et J. Castanet). Nous avons mesuré les épaisseurs des corticales diaphysaires au micromètre oculaire.

L'interprétation des préparations histologiques fut réalisée hors de toute information sur la biologie des animaux. *Les résultats présentés sont donc strictement déduits de la seule histologie osseuse et, secondairement seulement, des données morphométriques* : les différents stades de notre modèle interprétatif ont en effet été définis indépendamment de la considération des mensurations. Un tel procédé d'investigation « en aveugle » nous paraît être un excellent gage d'objectivité. Si les résultats obtenus s'avèrent biologiquement corrects, la valeur de la méthode squelettochronologique par laquelle nous essayons d'extraire l'information temporelle contenue dans le tissu squelettique des vertébrés (Castanet et coll., 1977) s'en trouvera renforcée.

Les figures 1 à 5 représentent côte à côte la photographie d'un stade histologique et le schéma interprétatif dont chaque demi-

dessin illustre l'un des deux principaux aspects des os en croissance au stade considéré. La photographie correspond selon les cas, plus particulièrement à l'un ou l'autre des demi-dessins. Voici la signification des abréviations utilisées :

cav. med.	cavité médullaire
L.A.C.	Ligne d'Arrêt de Croissance
l.r.	ligne cimentante de réversion
o. av.	couche osseuse avasculaire
o. end.	os endostéal
o. p. v.	couche osseuse peu vascularisée
o. v.	couche osseuse vascularisée

RESULTATS

L'examen des préparations histologiques a permis d'établir un modèle figuré de l'évolution des structures osseuses au cours de la croissance des crapauds. Ce modèle repose sur la mise en évidence de stades histologiques caractéristiques. Il nous a permis de raisonner sur la dynamique de l'os en croissance, d'appréhender simultanément et dans leur ensemble, les différents paramètres histologiques (vascularisation, répartition cellulaire, lignes d'arrêt de croissance ou L.A.C., et remaniement endostéal) et leur signification vis-à-vis de l'âge individuel. L'accroissement en diamètre des os ainsi que la variation d'épaisseur des corticales ont été ensuite considérés.

Cinq stades histologiques ont ainsi été reconnus chez les *Bufo pentoni* de l'échantillon étudié. En voici les caractéristiques principales.

Premier stade (Fig. 1)

- Absence de ligne d'arrêt de croissance.
- Corticale périostique relativement épaisse, toujours plus ou moins abondamment vascularisée (canaux longitudinaux et souvent radiaires).
- Cavité médullaire relativement petite. En certains endroits, la bordure de cette cavité présente des aspects crénelés caractéristiques de la résorption en cours.
- Diamètre diaphysaire nettement plus petit que pour les autres stades.
- Les cellules osseuses relativement grosses sont réparties de façon très irrégulière. L'examen en lumière polarisée confirme que l'on a, de façon nette à ce stade, de l'os à fibres entrecroisées, caractéristique d'une croissance rapide.

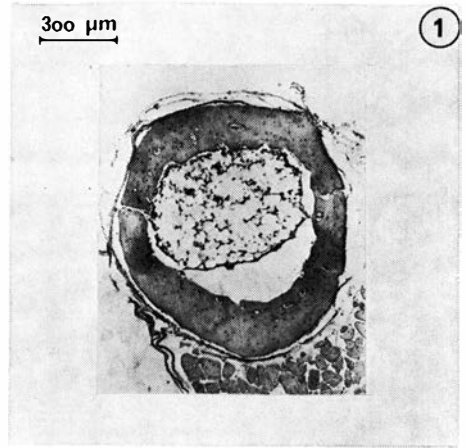
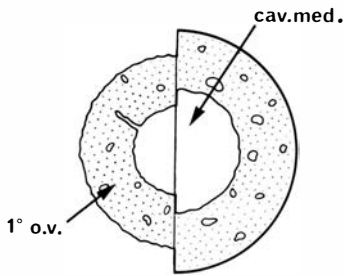


Figure 1. — Stade histologique n° I.

Deuxième stade (Fig. 2)

— Présence d'une ligne d'arrêt de croissance. Celle-ci est périphérique ou profonde selon que la croissance de l'animal a été plus ou moins intense et l'intervalle de temps plus ou moins long entre la reprise saisonnière de croissance et la capture (sacrifice) de l'animal (Fig. 2, dessins).

— En position interne par rapport à cette L.A.C., la corticale vascularisée subsiste plus ou moins selon les cas. Chez les animaux dont la L.A.C. est très périphérique (les plus jeunes ou ceux à croissance moins active), de grandes lacunes de résorption existent

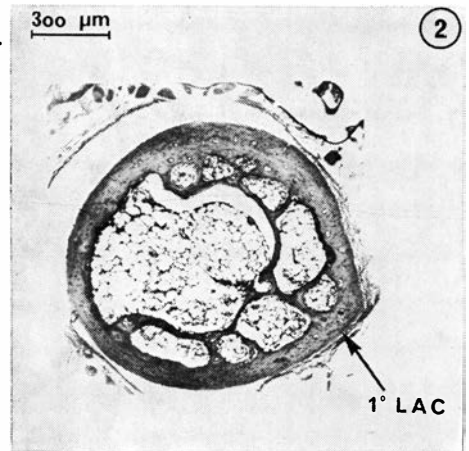
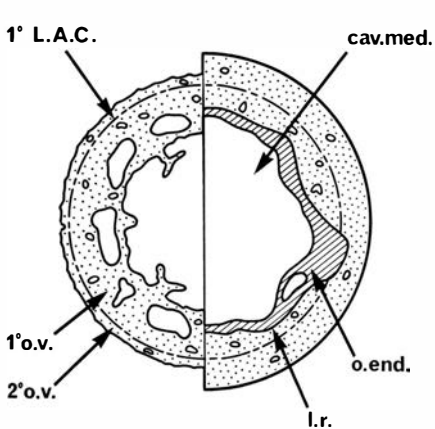


Figure 2. — Stade histologique n° II.

dans la corticale profonde. Elles jouxtent parfois la cavité médullaire. On a alors l'image de deux couronnes concentriques ; la plus interne, mince, n'est plus reliée à la corticale externe que par quelques travées osseuses. Chez les animaux dont la L.A.C. est plus profonde dans la corticale, la mince couronne osseuse précédente a été résorbée ; seules quelques travées radiaires subsistent parfois dans cette nouvelle cavité médullaire agrandie.

En certains endroits, un mince plaquage osseux endostéal (os secondaire) est nettement visible, surtout en lumière polarisée.

— En position externe par rapport à la L.A.C., on reconnaît une couche osseuse bien vascularisée.

Troisième stade (Fig. 3)

— Une L.A.C. est visible en position médiane ou externe dans la corticale.

— Dans quelques cas et seulement aux endroits de moindre résorption endostéale, le reste d'une L.A.C. profonde est visible. Il s'agit très certainement de la première, car à sa périphérie l'os est bien vascularisé. Au contraire, extérieurement à la deuxième L.A.C., l'os, subitement, n'est quasiment plus vascularisé.

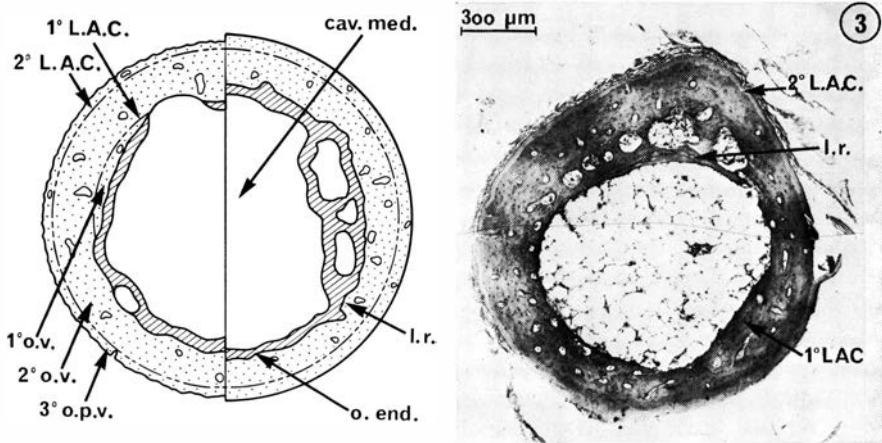


Figure 3. — Stade histologique n° III.

Quatrième stade (Fig. 4)

— Deux L.A.C. sont toujours présentes.

— La L.A.C. la plus interne est voisine de la ligne cimentante de réversion (quand il y a de l'os endostéal) ou de la paroi de la cavité médullaire. Cette ligne interne peut même être résorbée en certains endroits si la résorption endostéale a été suffisamment intense.

— La L.A.C. externe est située soit au milieu, soit en périphérie de la couronne osseuse périostique.

— Entre les deux L.A.C., la couche osseuse est très faiblement vascularisée et correspondrait à la couche périphérique du stade précédent.

— La couche osseuse en périphérie ici, n'est plus du tout vascularisée.

— A ce stade la structure de l'os cortical (peu ou pas vascularisé) est assez régulière ; il s'agit d'os à fibres parallèles. Dans certains cas, surtout en périphérie de la couronne diaphysaire on reconnaît de l'os lamellaire caractérisant une vitesse de croissance lente, même pendant la période active (Castanet, 1974 ; de Ricqlès, 1976-1977). Les cellules sont petites, plus ou moins fusiformes et régulièrement alignées.

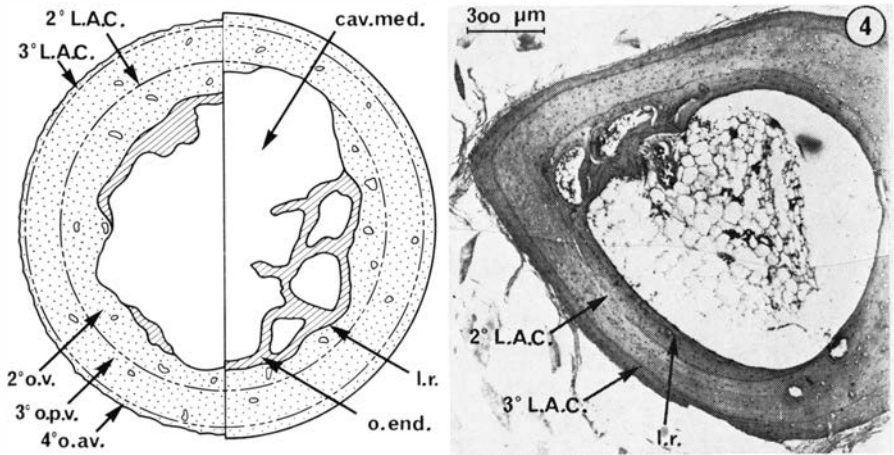


Figure 4. — Stade histologique n° IV.

Cinquième stade (Fig. 5)

— Trois L.A.C. sont parfois visibles. Les deux dernières apparaissent relativement rapprochées. Dans d'autres cas pourtant, la L.A.C. la plus interne est en partie ou en totalité détruite par la résorption endostéale (on ne repère plus alors que deux L.A.C.). On retrouve ici une figure identique à celle des animaux du troisième stade. Le diamètre relatif des os et l'aspect du tissu entre les L.A.C. permet toutefois de distinguer ces deux stades :

Quand les trois L.A.C. sont présentes, la plus profonde sépare la couche vascularisée de la couche moyenne pauvre en vaisseaux sanguins. La L.A.C. intermédiaire sépare cette couche moyenne d'une plus périphérique totalement avasculaire. La L.A.C. externe enfin, est comprise entre deux couches osseuses avasculaires.

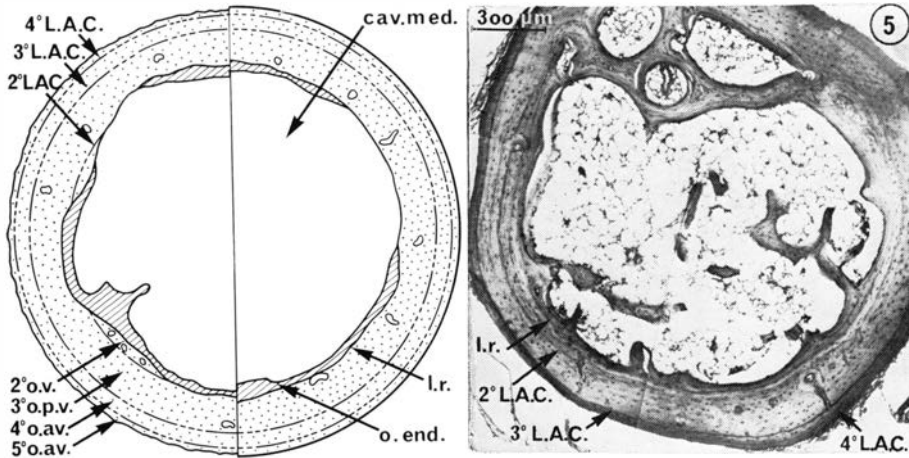


Figure 5. — Stade histologique n° V.

Quand il n'y a que deux L.A.C., l'ensemble de l'os cortical périostique est mince et totalement avasculaire. Ces deux L.A.C. seraient alors les deux dernières déposées.

**

A la suite de cette diagnose histologique, plusieurs remarques s'imposent. Le premier stade correspond de toute évidence à des animaux de moins d'un an dont la croissance post-métamorphique est très rapide, comme en témoigne la riche vascularisation et les grandes lacunes de résorption osseuse des stades 1 et 2. Ces lacunes, en confluant, vont permettre à la cavité médullaire de s'agrandir rapidement en diamètre. La première L.A.C. se mettrait en place environ six mois après la métamorphose (première période de vie ralentie) mais elle n'apparaîtrait bien séparée du bord qu'après le nouveau dépôt osseux (reprise de croissance active). Au stade 3, le passage entre l'os vasculaire des stades 1 et 2 et l'os privé de vaisseaux, signe un ralentissement brusque de la croissance. Ce ralentissement pourrait bien être lié à l'acquisition de la maturité sexuelle, ainsi que nous l'avons déjà montré (Castanet, 1974). Celle-ci serait donc atteinte vers deux ans chez *Bufo pentoni*.

Dans le cas où une seule L.A.C. est présente (surtout si elle est périphérique), si elle sépare une couche profonde bien vascularisée d'une couche externe privée de vaisseaux sanguins, on peut affirmer qu'une L.A.C. plus interne, probablement de première année, a été entièrement détruite. La L.A.C. présente est celle de deuxième année (deuxième période de vie ralentie). Signalons en outre qu'à ce stade, il existe souvent contre la paroi endostéale un dépôt

important d'os secondaire (croissance centripète), incluant parfois quelques ostéones secondaires.

Au stade 4, la L.A.C. de première année n'est plus jamais visible et celle de deuxième année est déjà dans certains cas résorbée de place en place.

Au dernier stade (5), deux ou trois L.A.C. sont présentes selon l'importance de la résorption endostéale. Celle de première année

TABLEAU I

Liste des exemplaires étudiés classés par stade histologique et, à l'intérieur de chaque stade, par ordre de tailles croissantes.

Stades histologiques	Longueur museau-urostyle	Longueur du fémur	Diamètre de la diaphyse fémorale	Sexe
I	28	-	0,5	?
	30	14	0,8	?
	34 $\bar{m} = 32,4$	12,2 $\bar{m} = 12,43$	0,7 $\bar{m} = 0,72$?
	35 $\sigma = 3,21$	11,5 $\sigma = 1,09$	0,8 $\sigma = 0,13$?
	35	12	0,8	?
II	52	19	1,2	M
	55	19	1,3	M
	55	20,4	1,3	M
	56	19	1,1	M
	57 $\bar{m} = 56,8$	19,6 $\bar{m} = 19,45$	1,1 $\bar{m} = 1,19$	-
	58 $\sigma = 2,35$	19,2 $\sigma = 0,57$	1,3 $\sigma = 0,09$	M
	58	19	1,1	M
	58	20,5	1,1	M
	59	19,5	1,2	M
	60	19,3	1,2	M
III	60	20,3	1,3	M
	60	20,9	1,4	M
	60	-	1,5	M
	61	22,6	1,4	M
	62	21,8	1,3	M
	62 $\bar{m} = 63,3$	19,8 $\bar{m} = 21,67$	1,4 $\bar{m} = 1,39$	F
	63 $\sigma = 3,06$	21 $\sigma = 1,27$	1,2 $\sigma = 0,09$	M
	63	20,2	1,4	M
	63	22	1,3	M
	65	21,7	1,5	F
	67	23,8	1,5	M
	68	23	1,4	M
	69	23	1,5	F
IV	65	22,3	1,3	M
	65 $\bar{m} = 66,4$	21,5 $\bar{m} = 22,63$	1,6 $\bar{m} = 1,42$	F
	66 $\sigma = 2,07$	- $\sigma = 1,04$	1,3 $\sigma = 0,13$	M
	66	22,7	1,5	F
	70	24	1,4	F
V	60 $\bar{m} = 66,0$	21,3 $\bar{m} = 22,17$	1,5 $\bar{m} = 1,50$	F
	67 $\sigma = 5,57$	23 $\sigma = 0,85$	1,5	M
	71	22,2	1,5	F

n'existe plus, ainsi que cela se rencontre déjà au stade 4. La L.A.C. profonde, quand elle subsiste, marque la limite entre l'os vasculaire et l'os pauvre en vaisseaux. Elle correspond de ce fait à celle de deuxième année, comme nous l'avons vu au stade précédent. Cette L.A.C. peut dans certains cas avoir été entièrement résorbée ; il ne reste alors que les L.A.C. de troisième et quatrième années (3^e et 4^e périodes de vie ralentie). La couche osseuse périphérique est celle de la cinquième saison favorable à une croissance accélérée. A ce stade, le dernier que nous avons pu définir sur notre échantillon, deux L.A.C. au maximum pourront donc avoir été résorbées.

A ce stade 5 on note enfin que l'os endostéal est dans bien des cas réduit ; il a dû par conséquent être à son tour résorbé. Il est probable qu'un tel aspect, celui d'une corticale diaphysaire très amincie par l'érosion intervenant à la périphérie d'une vaste cavité médullaire, témoigne d'un âge assez avancé, peut-être d'un état de « sénilité » chez *Bufo pentoni*.

Quant à la longueur des animaux étudiés (Tableau I) une seule discontinuité apparaît entre d'une part les cinq petits individus du stade 1 (28 à 35 mm) et le reste de l'échantillon (52 à 71 mm). La progression régulière des valeurs dans ce second lot rendait tout découpage en classes d'âge impossible, là où l'analyse histologique permet de séparer sans ambiguïté quatre classes d'âge distinctes.

Nous pouvons donc conclure que les animaux au stade histologique 1 sont âgés de moins d'un an, ceux au deuxième stade de un an, ceux au troisième stade ont deux ans. Les animaux parvenus au quatrième stade histologique ont trois ans et ceux au cinquième stade ont atteint quatre ans (au moins).

DISCUSSION ET CONCLUSION

Le remaniement osseux (résorption-reconstruction) assez intense chez *Bufo pentoni* est important à considérer pour l'évaluation de l'âge. Chez les individus de trois ou quatre ans, en effet, les L.A.C. et les couches osseuses des deux premières années sont parfois éliminées, phénomène déjà observé par Kleinenberg et Smirina (1969) dans le cas de *Rana temporaria*. En pratique il faudra donc faire intervenir une correction du nombre de L.A.C. observées par rapport au nombre réel de saisons sèches annuelles traversées. Cette correction n'est pas constante : elle varie au cours de la vie. Elle doit donc être établie pour chaque espèce. En définitive c'est principalement à cause de cette résorption endostéale et en l'absence d'individus sauvages d'âge connu qu'il a fallu établir un modèle figuré pour évaluer l'intensité de la résorption osseuse. En l'absence de résorption totale des couches osseuses de

première année, au moins dans un secteur de l'os, comme c'est le cas chez les Lézards (Castanet, 1978), cette précaution méthodologique devient inutile.

L'étude histologique montre que la croissance des jeunes *Bufo pentoni* est très rapide. Elle s'effectue principalement pendant les deux premières années de vie, bien caractérisées histologiquement par l'os très vascularisé (de Ricqlès, 1976). Si l'on admet, comme c'est vraisemblable, que les jeunes individus du stade 1 sont issus des pontes des 8 et 9 juillet (Forge et Barbault, 1977) et se sont donc métamorphosés le 19 ou le 20 juillet, ils seraient âgés de quarante-deux jours : leur taux moyen de croissance est de 0,53 mm par jour, ce qui est proche du taux de 0,55 mm trouvé par Blair (1953) chez les jeunes crapauds de l'espèce déserticole américaine *B. valliceps*.

Les phénomènes de remaniement osseux sont intenses pendant les deux premières années de vie où la croissance est importante. La croissance en épaisseur des corticales diaphysaires serait toutefois plus rapide que la résorption endostéale chez le jeune. Chez l'adulte en revanche celle-ci l'emporte sur l'apposition périostique. Après l'âge de deux ans (stade 3) la croissance diminue fortement et l'os devient subitement quasi avasculaire avec une trame organique plus régulière de type « os à fibres parallèles » ou « os lamellaire ». Les L.A.C. apparaissent aussi de plus en plus serrées (stades 3 à 5). Indiscutablement il s'agit là d'individus adultes. Un point reste toutefois à préciser : la maturité sexuelle est-elle atteinte *pendant* la deuxième saison de croissance (stade 2) ou bien seulement à la fin de celle-ci, la reproduction n'étant alors possible que l'été suivant (à deux ans environ, stade 3) ? Les données histologiques ne permettent évidemment pas, à elles seules, de trancher. L'écologiste est enclin à penser qu'une partie au moins des individus du stade 2 (âgés de douze à quatorze mois) pourraient être capables, lorsque les pluies sont favorables, de se reproduire (pontes de fin août, voir Forge et Barbault, 1977), comme c'est le cas chez *B. valliceps* (Blair, 1953). Cette hypothèse reste toutefois à confirmer dans le cas de *Bufo pentoni*.

Trois générations d'adultes au moins ont été reconnues par l'analyse histologique (stades 3 à 5), ce qui indique que l'espèce peut atteindre dans la nature l'âge de quatre ans au moins. Naturellement, il est possible qu'un plus grand échantillon eut permis de rencontrer des individus plus âgés. Quoi qu'il en soit, la précocité de la maturité sexuelle (liée à une croissance rapide) et la vie assez longue des adultes (relativement élevée pour un anouère tropical : voir Barbault et Trefaut-Rodrigues, 1978 a et 1978 b) sont évidemment, ainsi que le soulignait déjà Blair (1953), d'importants caractères adaptatifs pour un Amphibien déserticole qui se reproduit dans des bassins temporaires dont l'assèchement est souvent très rapide et imprévisible (Forge et Barbault, 1977).

En conclusion, les L.A.C. ont très certainement chez *Bufo pentoni*, comme cela a déjà été observé chez plusieurs autres Amphibiens, un rythme annuel (saisonnier) de dépôt et constituent, compte tenu des phénomènes de remaniement, un bon critère pour évaluer l'âge individuel.

Présenté principalement comme un « exercice méthodologique », ce travail n'est cependant qu'une étape préliminaire d'une étude plus approfondie où devront être intégrées davantage de données écologiques et squelettochronologiques. L'étude d'un échantillon plus important devrait permettre notamment d'entreprendre une véritable étude démographique dont l'intérêt est des plus évidents pour l'écologiste qui déplore la rareté des données dans ce domaine en ce qui concerne les espèces tropicales (Turner, 1962 ; Barbault et Trefaut-Rodrigues, 1978 a).

RESUME

Pour déterminer l'âge individuel de 36 crapauds déserticoles *Bufo pentoni* en l'absence d'animaux témoins d'âge connu, nous avons utilisé la méthode squelettochronologique.

Cette étude préliminaire a été entreprise comme un « exercice méthodologique » destiné à tester l'intérêt de cette méthode et elle apporte des résultats écologiques intéressants pour cette espèce.

A partir des seules données de l'histologie osseuse (nombre de lignes d'arrêt de croissance, vascularisation, remaniement, etc.) et compte tenu des phénomènes de résorption osseuse, nous proposons un modèle de la croissance en épaisseur de la diaphyse fémorale qui permet, entre autres, de penser :

(1) que la croissance des jeunes métamorphosés est très rapide les premiers mois (accroissement journalier de 0,53 mm),

(2) que la résorption endostéale peut aller jusqu'à détruire les deux premières couches osseuses annuelles chez cette espèce.

Bufo pentoni atteindrait donc sa maturité sexuelle vers deux ans et vivrait au moins quatre ans dans la nature. Nous avons pu reconnaître cinq classes d'âge annuelles sur notre échantillon.

SUMMARY

Bone growth marks have been used to assess the age of thirty six individuals of the sub-desertic African toad *Bufo pentoni*.

The dynamics of growth of the long bones is described on the basis of the histological changes of the femoral shaft : number of growth marks (L.A.C.), vascularization and remodelling of the bony tissue, etc.

The following growth pattern can be inferred from the morphological changes observed :

— The rate of growth is very rapid during the first months following metamorphosis (amounting to a daily length increment of about 0,53 mm/day).

— *Bufo pentoni* does not reach its sexual maturity before about 2 years of age.

— Endosteal removal of bone may destroy as much as the first two yearly growth marks in older individuals.

— The maximum longevity of this species can exceed 4 years. Some specimens in the sample had five yearly growth marks.

Such a growth pattern is compatible with what is known of the development and ecology of this species.

REMERCIEMENTS

Ce travail a bénéficié d'une aide financière du C.N.R.S. dans le cadre du contrat d'A.T.P. Dynamique des populations n° 1894.

R. Barbault tient à exprimer ici ses plus vifs remerciements à M. Gérard Morel, directeur de la Station d'Ecologie de l'ORSTOM à Richard-Toll (Sénégal), et à M. Patrice Forge, sans l'aide desquels ce travail n'eut pas été possible.

BIBLIOGRAPHIE

- BALLETTO, E. & CHERCHI, M.A. (1973). — Il *Bufo pentoni*, Anderson 1893 : Ridescrizione ed analisi biometrica. *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, 41 : 105-119.
- BARBAULT, R. & TREFAUT RODRIGUES, M. (1978 a). — Observations sur la reproduction et la dynamique des populations de quelques Anoures tropicaux. I. *Ptychadena maccarthyensis* et *Ptychadena oxyrhynchus*. *La Terre et la Vie*, 32 : 441-452.
- BARBAULT, R. & TREFAUT RODRIGUES, M. (1978 b). — Observations sur la reproduction et la dynamique des populations de quelques Anoures tropicaux. II. *Phrynobatrachus plicatus*. *Geo. Eco. trop.*, 2 (sous presse).
- BLAIR, W.F. (1953). — Growth, diaparsal and age at sexual maturity of the mexican toad (*Bufo valliceps*, Wiegmann). *Copeia*, 208-212.
- 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. (1978). — Les marques de croissance osseuse comme indicateur de l'âge chez les lézards. *Acta Zool.*, 59 : 35-48.
- CASTANET, J., MEUNIER, F.J. & RICQLES, 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. Belg.*, 111 : 183-202.

- FORGE, P. & BARBAULT, R. (1977). — Ecologie de la reproduction et du développement larvaire d'un Amphibien déserticole, *Bufo pentoni* Anderson 1893, au Sénégal. *La Terre et la Vie*, 31 : 117-125.
- HAGSTRÖM, T. (1977). — Growth studies and ageing methods for adult *Triturus vulgaris* L. and *T. cristatus* Laurenti (Urodela, Salamandridae). *Zool. Scr.*, 6 : 61-68.
- KLEINENBERG, S.E. & SMIRINA, E.M. (1969). — Contribution à la méthode de détermination de l'âge chez les Amphibiens (en russe). *Zool. Zh.*, S.S.S.R., 48 : 1090-1094.
- KLEVEZAL, G.A. & KLEINENBERG, S.E. (1967). — Age determination of mammals from annual layers in teeth and bones. Traduit du russe, *Israël Program for Scientific Translations*, Jerusalem, 1969 : 142 p.
- LAMOTTE, M. & BOURLIÈRE, F. (1975). — *Problèmes d'écologie : la démographie des populations de vertébrés*. Masson, Paris, 443 p.
- PEABODY, F.E. (1961). — Annual growth zones in vertebrates (living and fossils). *J. Morph.*, 108 : 11-62.
- RICQLES, A. de (1976-1977). — Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. VII : Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. 2^e partie. *Ann. Paléont.*, 62 : 71-126 ; 63 : 33-56 et 133-160.
- SCHROEDER, E.E. & BASKETT, T. (1968). — Age estimation, growth rates and population structure in Missouri bullfrogs. *Copeia*, 1968 : 583-592.
- SENNING, W.C. (1940). — A study of age determination and growth of *Necturus maculosus*, based on the parasphenoid bone. *Am. J. Anat.*, 66 : 483-494.
- 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. & ROCEK, Z. (1976). — On the possibility of using annual bone layers of Alpine newts, *Triturus alpestris* (Amphibia, Urodela) for their age determination. *Vest. Cs. spol. zool.*, 40 : 232-237.
- TURNER, F.B. (1962). — The demography of frogs and toads. *Quart. Rev. Biol.*, 37 : 303-314.
- WARREN, J.W. (1963). — *Growth zones in the skeleton of recent and fossil vertebrates*. Thèse non publiée. Los Angeles, Calif. et *Dissert. Abstract.*, 24 : 908-909.