

**SQUELETOGRAMMES ET MATURATION
CHEZ LA GRENOUILLE ROUSSE
(*RANA TEMPORARIA* L.)
DANS LA REGION DE LA BRESSE JURASSIENNE**

Dominique AUGERT¹

RESUME

Chez la grenouille rousse (*Rana temporaria* L.), la squelettochronologie appliquée sur les phalanges est une méthode efficace de détermination de l'âge individuel. Cette méthode permet d'établir certains paramètres démographiques (longévité, survie) lorsque d'autres méthodes sont rendues inefficaces à cause d'effectifs élevés. Les problèmes d'interprétation des coupes histologiques sont rares. Leur lecture apporte des informations non seulement sur la structure d'âge, mais aussi sur la croissance et la maturation. L'estimation de ce dernier paramètre est problématique chez certains individus à la seule lecture de leurs squelettogrammes. En effet, le rapprochement des Lignes d'Arrêt de Croissance (LAC) ne signifie sans doute pas toujours que la maturité sexuelle a été atteinte l'année précédente.

**SKELETOGRAMS AND MATURATION ON THE COMMON
FROG (*RANA TEMPORARIA* L.) IN THE REGION OF
JURASSIAN BRESSE**

ABSTRACT

*In the common frog (*Rana temporaria* L.), skeletochronological method applied on phalanges is efficient to determine individual age. This method makes it possible to estimate some demographic parameters (longevity, survival), other methods being inefficient when animals are too numerous. Histological cross-sections give rarely misinterpretations. The results provide informations on age structure as well as on growth rate and age at sexual maturity. The last parameter is not so easy to estimate, taking only skeletograms into account. Indeed it is not sure that Lines of Arrested Growth (LAG) rapprochement indicates that sexual maturity has been reached on the previous year.*

¹ Université Claude Bernard, LYON I, Laboratoire de Biologie Animale et Ecologie,
43, Bd du 11 Novembre 1918, 69622 VILLEURBANNE

INTRODUCTION

Au cours de ces vingt dernières années, on a assisté, dans le cadre d'études démographiques de diverses espèces poikilothermes de zones tempérées, au développement de la méthode de détermination de l'âge par l'analyse des marques annuelles de croissance osseuse : la squelettochronologie (Smirina, 1972 ; Castanet *et al.*, 1977). La maîtrise de cette méthode a permis une ouverture sur une connaissance plus approfondie des stratégies démographiques chez de nombreuses espèces d'Amphibiens (Francillon, 1980 ; Régnier, 1983 ; Caetano *et al.*, 1985 ; Francillon et Castanet, 1985 ; Hemelaar, 1986 ; Miaud, 1990). La grenouille rousse (*Rana temporaria* L.), Anoure commun dans la plus grande partie de l'Europe, a fait l'objet de plusieurs études faisant appel à cette méthode (Gibbons et McCarthy, 1984 ; Guyétant *et al.*, 1984, 1988 ; Ryser, 1986, 1988 ; Esteban, 1990)

La grenouille rousse est une espèce d'Amphibien terrestre dont les adultes de plaine migrent une fois par an (mi-mars) vers des étangs pour la reproduction. C'est sur les frayères qu'elles sont capturées. Le reste de l'année ainsi que pendant la phase juvénile, elles vivent dispersées en forêt et sont donc plus difficilement capturables.

Notre travail a consisté à effectuer pendant plusieurs années une étude des paramètres démographiques de populations de la plaine bressane du Jura, région d'étangs et de forêts. Les paramètres étudiés sont la taille et la masse corporelle, les paramètres reproducteurs (masse de la ponte, fécondité) et l'âge, qui donne des renseignements sur les structures d'âge, l'âge à la maturité, la longévité, la croissance.

La présente étude se divise en deux parties :

- une critique de la méthode,
- ses avantages et ses limites en ce qui concerne la détermination de l'âge de maturité sexuelle.

MATERIEL ET METHODE

L'étude porte sur un effectif d'environ 300 individus adultes (150 mâles, 150 femelles).

Le choix de la méthode squelettochronologique pour déterminer l'âge de ces Amphibiens résulte des faits que :

- la relation entre l'âge et la taille étant fortement variable chez cette espèce, comme chez de nombreuses espèces d'Amphibiens, on ne peut déterminer l'âge d'après des classes de tailles.
- les effectifs de grenouilles sur chaque frayère étant très élevés, la méthode de capture-marquage-recapture est inapplicable.
- cette méthode présente l'intérêt de pouvoir appliquer la méthode de rétrocalcul à partir des Lignes d'Arrêt de Croissance (LAC) afin de déterminer les tailles corporelles antérieures à la capture : considérant l'hypothèse que la croissance osseuse en épaisseur est proportionnelle à la longueur de l'animal

(Hemelaar, 1986), on mesure les surfaces séparant deux LAC sur des photographies de coupes squelettochronologiques.

Cette procédure semble plus juste que la mesure du diamètre qui n'est pas constant car les coupes histologiques ne sont pas exactement circulaires ; d'autre part, la surface séparant deux LAC intègre mieux la croissance de l'os.

- c'est une méthode qui a déjà fait ses preuves sur les Anoures (Leclair et Castanet, 1987) et en particulier sur la grenouille rousse (Gibbons et McCarthy, 1984 ; Guyétant *et al.*, 1988 ; Ryser, 1986).

Utilisée sur les phalanges, cette méthode donne le même résultat que sur d'autres os longs et, par le seul prélèvement d'un doigt, elle présente l'avantage de ne pas impliquer le sacrifice de l'animal.

RESULTATS ET DISCUSSION

EFFICACITE DE LA METHODE ET PROBLEMES D'INTERPRETATION

Efficacité de la méthode : le pourcentage de réussite atteint 88%. Pour les 12 % restants, l'absence de LAC visible, la mauvaise conservation ou la mauvaise calcification de l'os sont les facteurs qui s'opposent à la lecture des coupes.

Problèmes d'interprétation rencontrés lors de la lecture de l'âge : une faible proportion de coupes histologiques posent des problèmes de lecture :

a) La résorption endostéale de la première LAC :

Smirina (1972) met en garde les utilisateurs de la méthode squelettochronologique car selon elle, la résorption endostéale détruirait la première LAC voire même la deuxième chez des individus de 3 ans de grenouille rousse. En revanche, Guyétant *et al.* (1984) n'observent jamais la disparition totale de la première LAC chez cette espèce. Dans notre étude, elle n'est totale que dans 1 % des cas donc rare, et partielle dans 3 % des cas.

b) La présence de lignes doubles :

Selon Francillon (1979), chez *Triturus cristatus*, ces lignes doubles caractérisent une reprise temporaire de croissance de l'animal pendant l'hibernation, due à des conditions climatiques momentanément plus clémentes. Selon cette hypothèse, cette ligne double représente en fait une seule année.

Lorsque les lignes sont très proches, la lecture de l'âge ne pose pas de problème (5% des cas); le résultat est cependant discutable quand elles sont plus éloignées (1 % des cas).

c) La discontinuité, voire la quasi-disparition de la dernière LAC quand elle est située très près du bord de la coupe (moins de 1 % des cas). Le problème est de savoir alors si cette dernière ligne est une LAC à part entière ou si elle est apparue lors d'une reprise de croissance pendant l'hiver.

DISTRIBUTION DES AGES

La figure 1 présente la structure âge de reproducteurs issus de deux frayères géographiquement proches, capturés pendant 4 années consécutives (1986 à 1989). Cette structure qui intègre des variations spatiales et temporelles est une représentation "moyenne" des populations de cette région.

La longévité est de 6 ans ; cependant moins de 10 % des individus de chacun des deux sexes dépassent 4 ans. La valeur modale de l'histogramme est à 3 ans, mais de nombreux individus se reproduisent déjà à 2 ans.; en particulier, on observe pratiquement autant de femelles de 2 ans que de femelles de 3 ans. L'âge à la maturité varie donc de 2 à 3 ans entre individus chez les mâles et les femelles. Il faut remarquer ici que la classe des individus de 3 ans comporte des animaux qui se reproduisent soit pour la première fois, soit pour la deuxième fois. Mais on ne peut déterminer leurs proportions par la simple observation de la distribution de l'âge.

La comparaison avec les distributions d'âge d'autres populations de Grenouilles rousses montre que nos résultats sont proches de ceux observés chez les autres populations de plaine (Gibbons et McCarthy, 1984 ; Esteban, 1990) (tableau 1). La longévité est cependant d'un à deux ans plus faible. Les femelles de 2 ans sont plus nombreuses, le dimorphisme sexuel de l'âge de maturation quasiment inexistant. Par rapport aux populations de plaine, les populations d'altitude montrent un retard à la maturité de 2 ans et une augmentation de la longévité (Ryser, non publié ; Guyétant *et al.*, 1988).

Tableau 1. Comparaison des paramètres "âge à la maturité" et "longévité" entre plusieurs populations européennes de Grenouilles rousses (*Rana temporaria* L.) de plaine et de montagne.

	Age de maturité		Longévité	Altitudes
	Males	Femelles		
Gibbons et Mc Carthy, 1984	2-3	(2) 3	7	50 m
Esteban, 1990	2-3	3	7	- de 60 m
Augert, 1991	2-3	2-3	5-6	200-250 m
Ryser, 1986	2	(2) 3	8	600 m
Ryser, non publié	4	4	12-13	1930 m
Guyétant, 1988	4	5	8	2000 m

RETRO-CALCUL

Cette méthode de détermination des tailles corporelles antérieures à la capture permet de reconstituer la dynamique de la croissance de chaque individu et en particulier la croissance juvénile : cette dernière est une donnée difficilement accessible, du fait de la grande dispersion et de la faible "capturabilité" des juvéniles. Le taux de croissance juvénile peut varier en fonction de l'âge de maturation, et sur une courbe de croissance, la maturité est signalée par un point d'inflexion précédant la baisse de croissance (figure 2). Une telle information devrait donc apporter des précisions sur l'âge à la maturité.

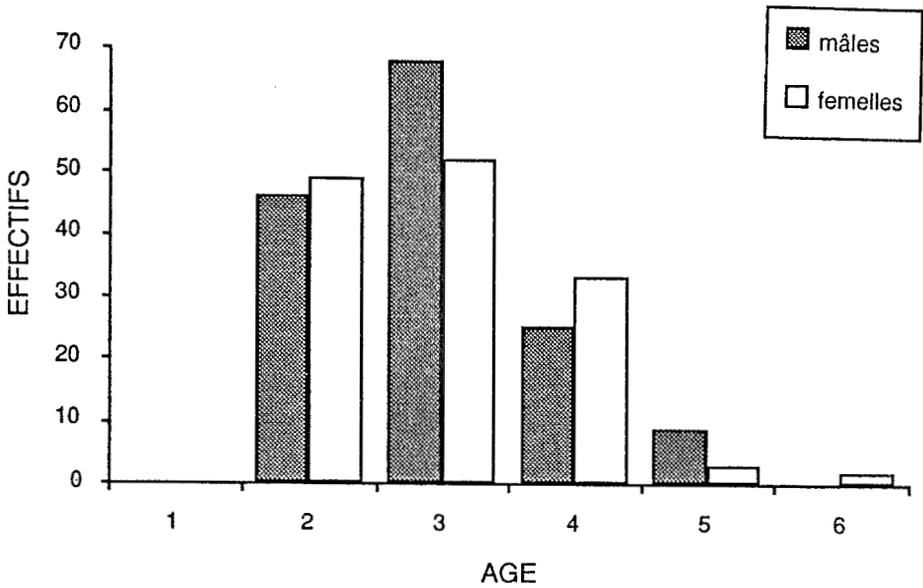


Figure 1. Structure d'âge chez des individus reproducteurs de *Rana temporaria* L. en Bresse jurassienne (Est de la France).

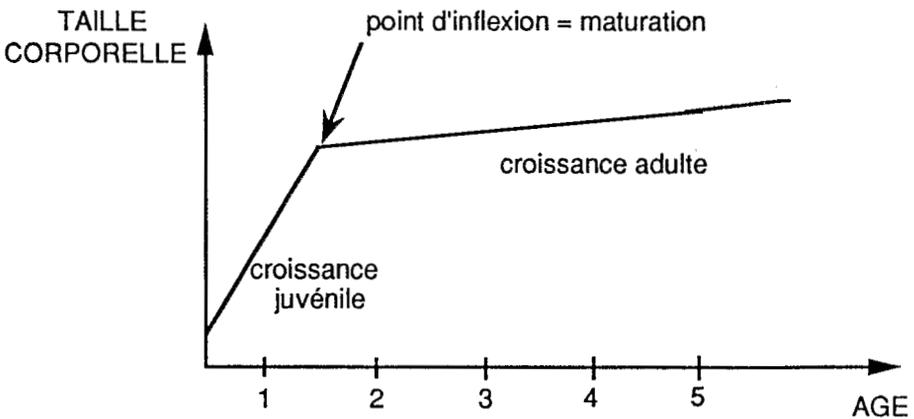


Figure 2. Courbe de croissance théorique d'Amphibien.

En pratique, le faisceau de courbes de croissance obtenu chez les femelles d'une population de grenouilles rouges (figure 3) révèle la forte variabilité des tactiques existant entre individus, à l'intérieur même d'une population.

Le point d'inflexion est visible chez certains individus, mais pas distinctement chez tous ; nous manquons d'individus suffisamment âgés pour mettre précisément en évidence ce point d'inflexion.

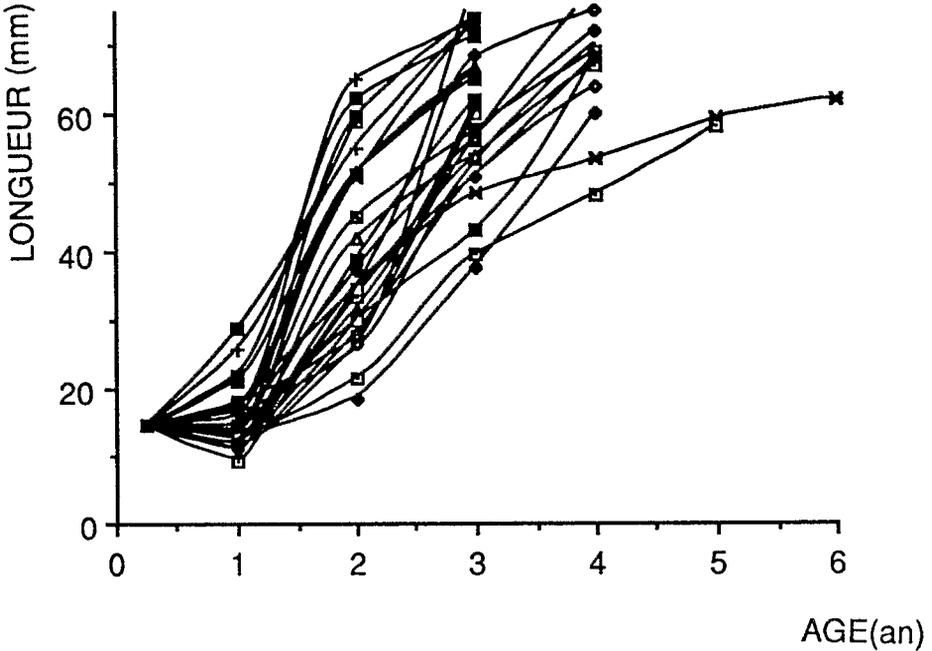


Figure 3. Courbes de croissance individuelles de femelles d'une population de Grenouille rousse (*Rana temporaria* L.) de la Bresse Jurassienne. Le point obtenu à l'âge de 3 mois représente la taille corporelle moyenne mesurée chez des grenouillettes capturées à l'émergence.

ANALYSE DES SQUELETTOGRAMMES

L'analyse de toutes les images données par les coupes histologiques de tissu osseux devrait permettre d'avoir une idée plus précise sur cette acquisition de la maturité sexuelle, en particulier sur les tactiques de croissance juvénile. En effet, déjà remarqué par Kleinenberg et Smirina (1969), la maturité sexuelle est signalée sur coupes histologiques par un rapprochement de LAC témoignant de la baisse du taux de croissance. Nous avons dénommé "squelettogrammes" les types d'images fournies par les coupes en fonction du mode d'espacement des LAC. Dix types de squelettogrammes ont été répertoriés parmi les individus capturés, selon que chaque année, l'animal investit plus dans la croissance ou dans la reproduction (Augert et Joly, données non publiées).

Les pourcentages de mâles et de femelles correspondant à chaque type de squelettogrammes ont été déterminés.

Les plus forts pourcentages sont observés pour les types 1 et 2 (figure 4). Le type 1 provient d'animaux reproducteurs à 2 ans qui ont donc accédé à la maturité entre 1 et 2 ans. Le type 2 provient d'animaux capturés à 3 ans ; le rapprochement entre les deuxièmes et troisièmes LAC témoignerait de leur accession à la maturité à 2 ans eux-aussi.

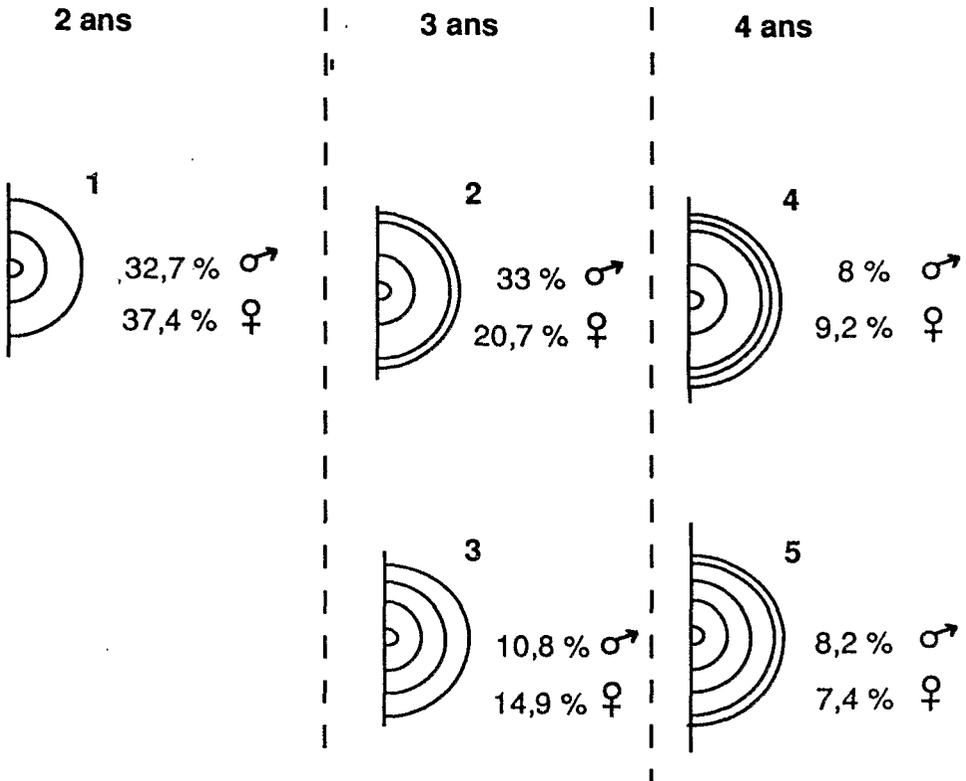


Figure 4. Squelettochronogrammes de types 1 à 5 et pourcentages de mâles et de femelles appartenant à chacun de ces types chez l'espèce *Rana temporaria* L.

Cependant, leur proportion par rapport aux individus de type 1 laisse supposer qu'ils n'étaient pas tous sur les frayères l'année précédente (la survie entre les types 1 et 2 atteindrait quasiment 100 % ce qui est improbable). Le type 3 provient également d'animaux de 3 ans, mais ne montre aucun rapprochement de LAC : ces individus auraient donc accédé à la maturité à 3 ans.

Chez les animaux de 3 ans, une majorité semble avoir accédé à la maturation dès 2 ans, mais l'on peut exprimer un doute quant au fait qu'ils se soient tous déjà reproduits à 2 ans, sans en avoir eu la preuve sur le terrain. Un suivi par marquage-recapture pourrait permettre d'effacer ce doute.

Une connaissance de l'investissement dans la reproduction des femelles pourrait permettre une comparaison de cet investissement entre des femelles du même âge mais n'ayant pas accédé à la maturité au même âge. En effet, chez des femelles de 3 ans par exemple, on pourrait penser que la fécondité est plus forte chez celles appartenant au type 3, qui ont en moyenne une taille corporelle plus grande.

Pourtant, la masse de la ponte et la fécondité ne sont pas différentes en moyenne entre les femelles de type 2 et 3 (Augert et Joly, données non publiées).

Le problème qui demeure posé est la signification du rapprochement des LAC. Pourquoi en effet l'accession à la maturité sexuelle précéderait-elle le rapprochement des LAC ? On pourrait penser que c'est pendant l'année précédant (et non pas l'année suivant) la première reproduction que l'investissement énergétique dans la croissance diminue au profit de l'investissement dans la reproduction. En effet, selon Gadgil et Bossert (1970) et Barbault (1976), tout animal investit son énergie dans les trois processus biologiques fondamentaux suivants : maintenance, croissance et reproduction. Allouer pour la première fois une part de ses ressources dans la fabrication de ses gonades est compensé par un investissement plus faible dans la taille corporelle donc dans la croissance, d'où un rapprochement de la LAC marquant l'année de première reproduction sur le squelettogramme.

CONCLUSION

Selon l'hypothèse de Kleinenberg et Smirina (1969), une étude squelettochronologique devrait permettre de déterminer précisément l'âge de maturation de chaque individu ainsi que le nombre de fois qu'il se reproduit. Cette étude révèle que la détermination de ces paramètres n'est pas aussi simple. Elle met d'autre part en évidence la forte diversité des tactiques de croissance empruntées par les individus d'une population de grenouilles rousses.

REFERENCES

- BARBAULT R., 1976. La notion de stratégie démographique en écologie - *Bull. Ecol.* , 7(4) : 373-390.
- CAETANO M.H., CASTANET J., FRANCILLON H., 1985. Détermination de l'âge de *Triturus marmoratus marmoratus* (LATREILLE 1800) du Parc National de Peneda Gerês (Portugal) par squelettochronologie. *Amphibia-Reptilia*, 6 : 117-132.
- CASTANET J., MEUNIER F., RICQLES A., 1977. L'enregistrement de la croissance cyclique par le tissu osseux chez les vertébrés poikilothermes : données comparatives et essais de synthèse. *Bull. Biol. Fr. et Belg.* , 111 : 183-202.

- ESTEBAN M. L., 1990. Evolucion del genero *Rana* en la Peninsula iberica : estudio de la variabilidad morfologica y genetica del complejo *Rana temporaria*. L. Thèse de Doctorat, Madrid : 211 p.
- FRANCILLON H., 1979. Etude expérimentale des marques de croissance sur les humérus et les fémurs de Tritons crêtés (*Triturus cristatus cristatus Laurenti*) en relation avec la détermination d'âge individuel. *Acta Zool. Stockh.*, 60 : 223-232.
- FRANCILLON H., 1980. Mise en évidence expérimentale du caractère annuel des lignes d'arrêt de croissance (LAC) chez le Triton crêté, *Triturus cristatus* (LAUR). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 105 (2) : 343-347.
- FRANCILLON H., CASTANET J., 1985. Mise en évidence expérimentale du caractère annuel des lignes d'arrêt de croissance squelettique chez *Rana esculenta* (Amphibia, anura). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 300, Série III, 8 : 327-332.
- GADGIL M., BOSSERT W. H., 1970. Life historical consequences of natural selection *The Amer. Nat.*, 104 (935) : 1-24.
- GIBBONS M. M., McCARTHY T. K., 1984. Growth, maturation and survival of frogs *Rana temporaria* L. *Holarct. Ecol.*, 7 : 419-427.
- GUYETANT R., CASTANET J., PINSTON H., 1984. Détermination de l'âge de jeunes grenouilles, *Rana temporaria* L. par l'analyse des marques de croissance de coupes transversales d'os compact. *C. R. Soc. Biol.*, 178 : 271-277.
- GUYETANT R., BROSSE S., HEROLD J.A., PINSTON H., 1988. Etude de la croissance et du développement de grenouilles rousses *Rana temporaria* L. en altitude (Alpes du nord). *C. R. Soc. Biol.*, 182 : 301-307.
- HEMELAAR A., 1986. Demographic study on *Bufo bufo* L. (Anura, Amphibia) from different climates, by means of skeletochronology. *Thèse de Doctorat*, Nijmegen : 133 p.
- KLEINENBERG S.E., SMIRINA E.M., 1969. A contribution to the method of age determination in Amphibians. *Zool. Zh.*, 48 : 1090-1094.
- LECLAIR R., CASTANET J., 1987. A skeletochronological assessment of age and growth in the frog *Rana pipiens* Schreber (Amphibia, Anura) from southwestern Quebec. *Copeia*, 2 : 361-369.
- MIAUD C., 1990. La dynamique des populations subdivisées : étude comparative chez trois Amphibiens Urodèles (*Triturus alpestris*, *T. helveticus* et *T. cristatus*). *Thèse de Doctorat*, Lyon : 205 p.

- REGNIER V., 1983. Etude écologique des populations de grenouilles du complexe *Rana esculenta* L. en Pays de Vilaine (Bretagne). *Thèse de Doctorat*, Rennes : 133 p.
- RYSER J., 1986. Altersstruktur, Geschlechterverhältnis und Dynamik einer Grasfrosch-Population (*Rana temporaria* L.) aus der Schweiz. *Zool. Anz.* 217 : 234-251.
- RYSER J., 1988. Determination of growth and maturation in the common frog, *Rana temporaria*, by skeletochronology. *J. Zool.* , Lond. , 216 : 673-685.
- RYSER J., unpublished. Comparative life histories of a low- and a high- elevation population of the common frog *Rana temporaria*.
- SMIRINA E. M., 1972. Les couches annuelles dans les os de *Rana temporaria*. *Zool. Zh.* , 51 : 1529-1534.