

**LA SQUELETTROCHRONOLOGIE
CHEZ LES *TRITURUS* (AMPHIBIENS, URODELES)
A PARTIR D'UNE ETUDE DE *T. ALPESTRIS*,
T. HELVETICUS ET *T. CRISTATUS*
DU SUD-EST DE LA FRANCE**

Claude MIAUD¹

RESUME

La technique squelettochronologique est appliquée pour déterminer l'âge d'adultes *Triturus helveticus*, *T. alpestris* et *T. cristatus* capturés dans leurs sites de reproduction dans le Sud-Est de la France. L'os utilisé pour cette méthode histologique est une phalange pour les deux plus grande espèces (*T. c* et *T. a*) et un humérus pour la plus petite (*T. h*). Les coupes transversales réalisées ont 15 à 20 μm d'épaisseur et sont colorées à l'hématoxyline de Ehrlich. Les lignes d'arrêt de croissance (LAC) sont bien visibles et l'âge peut être estimé pour 100 % des *T. helveticus*, 84 % des *T. cristatus* et 75 % des *T. alpestris*. L'incertitude sur les âges proposés n'excède pas ± 1 an.

Les principaux résultats montrent que (1) l'âge d'acquisition de la maturité sexuelle est différente entre les espèces, allant de 2-3 ans chez *T. cristatus* à 4-5 ans chez *T. helveticus*. (2) Une forte proportion de mâles atteint cette maturité un an avant les femelles, ceci chez les trois espèces. (3) Contrairement à la maturité, la longévité augmente avec la taille corporelle, allant de 8 ans chez *T. helveticus* à 18 ans chez *T. cristatus*, sans différence visible entre les sexes. (4) La survie annuelle des adultes, calculée à partir des tables de survie, est estimée à 0,42 pour *T. helveticus*, 0,65 pour *T. alpestris* et 0,69 pour *T. cristatus*.

La faisabilité de la méthode (utilisation de différents os), la précision des estimation des âges individuels et les problèmes de lecture des LAC (lignes effacées ou surnuméraires, résorption endostéale) sont discutés. Les structures d'âge de différentes populations et de différentes espèces de *Triturus* d'Europe, obtenues à l'aide de la squelettochronologie, sont comparées.

¹ Laboratoire de Biologie Animale et Ecologie, Université Claude Bernard LYON I, 43 boulevard du 11 novembre 1981, 69622 VILLEURBANNE Cedex.

THE USE OF SKELETOCHRONOLOGY ON TRITURUS (AMPHIBIA, URODELA) : A STUDY OF T. ALPESTRIS, T. HELVETICUS AND T. CRISTATUS FROM THE SOUTH OF FRANCE

ABSTRACT

The skeletochronological method was used to determine individual age in Triturus helveticus, T. alpestris and T. cristatus populations from South-East France. Long bones choosen for this histological technique were the phalanges in the case of the biggest species (T. c and T. a) and the humerus for the smallest one (T. h). Transversal sections were 15 to 20 µm in thickness and stained with Ehrlich hematoxylin. The identification of the lines of Arrested Growth (LAG) is more or less easy, and age can be estimated in 100% (T. helveticus), 84% (T. cristatus) and 75% (T. alpestris). Uncertainty about age estimation does not exceed ± 1 year.

The main results show that : (1) age at maturity is different between species, i. e. from 2-3 years in T. cristatus to 4-5 years in T. helveticus. (2) A high proportion of males reaches maturity one year before females. (3) On the contrary, longevity increases with size, from 8 years in T. helveticus to 18 years in T. cristatus, no difference being observed between males and females. (4) Adult annual survival rates, calculated from age tables, are 0,42 in T. helveticus, 0,65 in T. alpestris and 0,69 in T. cristatus.

The invualuability of the method, the accuracy of individual age estimations and LAG reading problems (absent or "double" lines, endosteal resorption) are discussed. Age structures in several European populations and species are compared.

INTRODUCTION

L'estimation de l'âge des individus, et des paramètres biologiques qui lui sont associés (âge à la maturité sexuelle, croissance, longévité...) sont indispensables aux études démographiques approfondies des populations naturelles (Barbault *et al.*, 1979 ; Francillon *et al.*, 1984 ; Francillon et Castanet, 1985). L'âge est cependant une donnée souvent difficile à obtenir dans le milieu naturel : l'hypothèse d'une croissance continue chez les ectothermes, et donc d'une relation directe entre la taille des individus et leur âge, est à la base de nombreuses méthodes d'estimation des distributions d'âges dans les populations. Chez les amphibiens et particulièrement chez les urodèles, la relation entre taille corporelle et âge est beaucoup trop variable pour que ce type d'analyse soit utilisé. Si on exclut le suivi individuel dans la nature d'animaux marqués, la squeletochronologie (terminologie dans Castanet *et al.*, 1977) constitue actuellement la seule méthode crédible de détermination de l'âge chez les amphibiens (Halliday et Verrell, 1988). Son principe est fondé sur le dénombrement des marques histologiques enregistrées annuellement (ou en fonction des rythmes d'activité) dans les divers tissus squelettiques des animaux en croissance (ce qui en fait l'analogie de la dendrochronologie utilisée chez les végétaux). L'inconvénient majeur

de cette méthode réside dans la nécessité de prélever un os tel qu'un humérus ou un fémur, ce qui impose le sacrifice des animaux. Prélever un échantillon suffisamment grand d'une population pour en connaître ainsi la structure d'âge n'est évidemment pas possible dans le cas du suivi de la dynamique de cette population. Ce problème est résolu par l'utilisation d'une phalange : l'ablation d'un doigt, qui est par ailleurs une méthode classique de marquage des amphibiens, est très bien tolérée par les animaux. Le choix de cet os beaucoup plus petit qu'un humérus ou un fémur n'a alors de conséquence que sur la difficulté de préparation des coupes histologiques et sur la précision de la détermination des âges individuels.

Le développement de l'utilisation de la squelettochronologie a permis de connaître les structures d'âges de *Triturus* de différentes populations d'Europe (Smirina et Rocek, 1976 ; Hagström, 1977 ; Dolmen, 1982 ; Smirina et Sofianidu, 1985 ; Caetano *et al.*, 1985 ; Verrell et Francillon, 1986 ; Caetano, 1989 ; Campolongo *et al.*, 1989 ; Francillon-Vieillot *et al.*, 1990 ; Miaud, 1990). Dans la plupart des cas, elles sont obtenues à partir de prélèvements effectués dans plusieurs sites de reproduction ou bien d'un sous-échantillonnage dans un seul site. Dans cette étude, les structures d'âge proposées concernent des populations définies spatialement au préalable (Miaud, 1990). Les résultats présentés concernent la faisabilité et la précision de cette méthode chez les tritons, et une comparaison des âges à la maturité sexuelle, de la longévité et du taux de survie des adultes dans différentes populations d'Europe.

MATERIELS ET METHODES

REALISATION DES COUPES HISTOLOGIQUES

Les tritons étudiés appartiennent à des populations du Sud-Est de la France (à proximité de Bourg-en-Bresse, département de l'Ain) dont la dynamique est suivie depuis 1986 (Miaud, 1990). L'os utilisé est une phalange chez *T. alpestris* (N = 171) et *T. cristatus* (N = 330). La technique consiste à réaliser des coupes transversales des os à l'aide d'un microtome à congélation et à les colorer par l'hématoxyline de Ehrlich, suivant le protocole décrit en détail par Francillon-Vieillot (1987) et Miaud (1990). En raison de la trop petite taille des phalanges de *T. helveticus*, les humérus (N = 34) ont été utilisés chez cette espèce.

ESTIMATION DES TAUX DE SURVIE ANNUEL A L'AIDE DES DISTRIBUTIONS D'AGE

Table de survie transversale

La méthode générale d'évaluation de la survie d'une population dont les générations se recouvrent est de suivre un groupe d'individus, tous nés dans le même intervalle de temps (une cohorte). Il est rarement possible d'effectuer une telle analyse longitudinale, pour de multiples raisons méthodologiques, et particulièrement dans le cas d'espèces longévives. Il existe une alternative imparfaite (Begon et Mortimer,

1981) qui consiste à examiner la structure d'âge de toute une population (ou d'un échantillon) à un moment donné (une période plus ou moins courte), à partir de laquelle on bâtit une table de survie statique (Begon et Mortimer, 1981) ou transversale (Barbault, 1981).

Le traitement de cette table transversale comme une table de survie, et donc le calcul du nombre de morts entre chaque année (d_x) et du taux de mortalité (q_x) entre une année x et une année $x+1$ à partir des effectifs de chaque âge (a_x), nécessite un certain nombre d'hypothèses : les effectifs de chaque âge (a_x) correspondent à une distribution des âges des individus dans le milieu naturel pour une année donnée. Ces individus sont les survivants de l'année précédente et ainsi de suite. Si le nombre de naissances (recrutement) et les taux de survie d'un âge à un autre sont identiques d'une année à une autre (c'est-à-dire dans une situation de population strictement stationnaire), la colonne des a_x de cette table est la même que celle qui aurait été obtenue en suivant une cohorte unique (analyse longitudinale).

Sous cette hypothèse, les l_x , d_x et q_x peuvent être calculés :

- l_x : effectifs théoriques de chaque âge, en considérant la cohorte la plus jeune constituée de 1000 individus.

- d_x : nombre de morts entre chaque intervalle de temps (année), $d_x = l_x - l_{x+1}$.

- q_x : taux de mortalité âge-spécifique (d'un âge x à $x+1$), $q_x = d_x/l_x$.

La somme des q_x n'équivaut pas à la mortalité globale car les valeurs de q_x ne sont pas additives. Il est évident que la colonne des a_x doit présenter des effectifs décroissants, sous peine d'obtenir des valeurs calculées aberrantes (taux de mortalité inférieur à 0).

Taux de survie annuel estimé par la formule de Robson et Chapman (1961, dans Ricker, 1980)

A partir de la distribution d'âge d'une population, des estimations de la survie annuelle peuvent être calculées à l'aide de différentes formules impliquant un nombre plus ou moins important de cohortes.

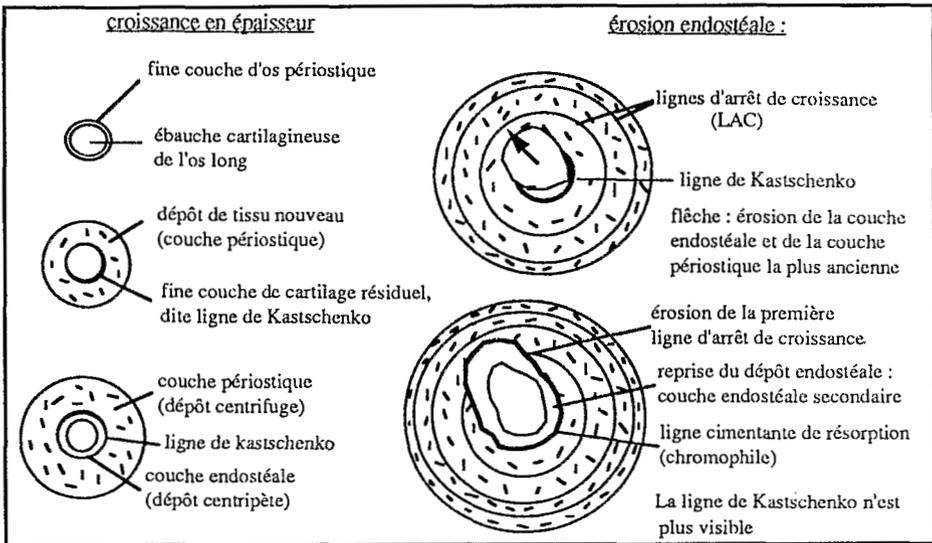
Celle de Robson et Chapman tient compte de toutes les cohortes. La survie est donnée par :

$$S = \frac{T}{\sum N + T - 1}$$

avec : $T = N_1 + 2N_2 + 3N_3 + \dots$

$\sum N = N_0 + N_1 + N_2 + \dots$

N_0 à i = effectifs dans les classes d'âge 0 à i



- (1) Le cartilage diaphysaire est entouré par une fine couche d'os périostique.
- (2) Sous l'action des ostéoblastes (périoste), la couche d'os périostique augmente. Le cartilage diaphysaire est détruit, et seule une fine ligne résiduelle très chromophile reste visible : la ligne de Kastschenko.
- (3) Les cellules de la surface interne de la cavité médullaire peuvent déposer du tissu en direction centripète, l'os endostéal.
- (4) Des lignes d'arrêt de croissance (LAC) sont mises en évidence par la coloration : elles traduisent la périodicité des phases de croissance et d'arrêt de croissance squelettique.
- (5) Dans certains cas, la cavité médullaire est le siège de phénomènes d'érosion-reconstruction : l'érosion endostéale commence à détruire par l'intérieur la couche de cartilage qui persistait et fait donc disparaître la ligne de Kastschenko. Cette érosion peut se poursuivre dans l'os périostique et donc faire disparaître la ou les premières lignes d'arrêt de croissance. Un processus de dépôt endostéal centripète peut reprendre, et une couche d'os endostéale secondaire apparaît alors, séparée de la couche périostique par une ligne très chromophile appelée ligne cimentante de résorption.

RESULTATS

RAPPEL SUR LA CROISSANCE EN EPAISSEUR DES OS LONGS DES URODELES

la structure histologique des diaphyses de ces Amphibiens est en général assez simple : la diaphyse fémorale des *Notophthalmus viridiscens*, *Salamandra salamandra* et *S. atra* et *Pleurodeles walt* est entièrement constituée d'os lamellaire périostique,

avasculaire, seulement traversé çà et là par un vaisseau nourricier radiaire rejoignant la cavité médullaire (Francillon-Vieillot, 1987). La croissance en épaisseur des os longs (ici des phalanges et des humérus) est due à différents facteurs dont les conséquences morphologiques sont visibles sur les coupes.

Une chronologie simplifiée de la croissance en épaisseur d'un os long est proposée page suivante.

OBSERVATION DES LIGNES D'ARRÊT DE CROISSANCE DANS LES HUMERUS DE *T. HELVETICUS* ET LES PHALANGES DE *T. ALPESTRIS* ET *T. CRISTATUS*

LAC dans les humérus de *T. helveticus*

Les LAC sont très fines (planche I, photo 1) plus ou moins concentriques et souvent (pour les premières) constituées d'un nombre important de lisérés rapprochés (planche I, photo 2). La résorption endostéale érode la première LAC. Bien que réalisées dans des os de structure tubulaire (les humérus), les coupes présentent des lignes aux formes assez éloignées d'un modèle circulaire (planche I, photo 2).

LAC dans les phalanges de *T. alpestris*

La petitesse de certaines phalanges rend la "lecture" des coupes souvent assez difficile. La résorption endostéale entraîne une érosion de la première LAC (qui est en partie ou entièrement érodée (planche I, photo 3 et 4). Des LAC multiples peuvent être également présentes (planche I, photo 3).

L'observation d'individus jeunes permet de connaître l'emplacement de la 1^{ère} LAC (planche II, photo 1). La deuxième LAC est souvent beaucoup plus colorée que la première. Des LAC peuvent se présenter sous l'aspect de plusieurs lisérés (2 ou 3) très rapprochés (LAC 2 et 3 de la photo 5, planche II).

Planche I

Photo 1 : coupe transversale d'un humérus de *T. helveticus* femelle. →

Cinq LAC sont bien visibles. La première LAC est érodée par la résorption endostéale (re). Cette femelle a 5 ans.

Photo 2 : coupe transversale d'un humérus de *T. helveticus* mâle.

Les LAC se présentent sous la forme de plusieurs lisérés rapprochés. La cavité médullaire est grande : la résorption endostéale a complètement érodé la première LAC et affecte la seconde. L'âge de ce mâle est de 6 ans.

Photo 3 : coupe transversale d'un humérus de *T. alpestris* mâle.

Quatre LAC sont visibles. La cavité médullaire est petite et la première LAC correspond au premier arrêt de croissance de cet individu. Ce mâle a 4 ans.

Photo 4 : coupe transversale d'un humérus de *T. alpestris* femelle.

Trois LAC sont visibles. La cavité médullaire est grande et la première LAC a disparu. Cette femelle a quatre ans.

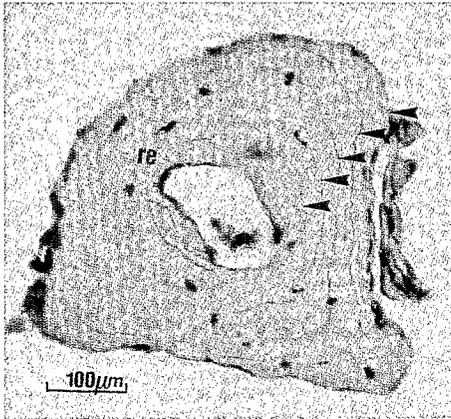


Photo1

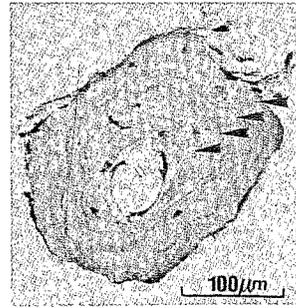


Photo3

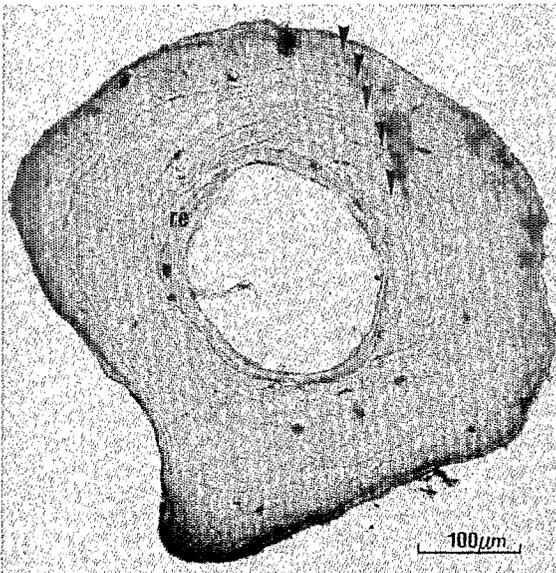


Photo2

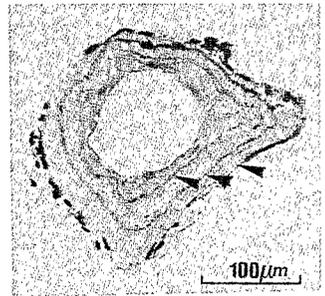


Photo4

La cavité médullaire est le plus souvent grande (et parfois bordée d'une fine couche d'os endostéal : planche II, photos 1 et 5) ou bien diminuée par de l'os endostéal de reconstruction secondaire (planche II, photos 2 et 4).

On remarquera que la forme des coupes des phalanges est très éloignée d'un modèle de type circulaire, contrairement à celle des humérus par exemple.

LES STRUCTURES D'AGES

LAC dans les phalanges de *T. cristatus*

La résorption endostéale est faible et seule la 1^{ère} LAC peut être en partie affectée par ce phénomène (planche II, photos 2, 3 et 5).

Dans les distributions des âges, les individus dont l'âge est estimé à $x \pm 1$ an sont groupés avec les individus d'âge $x + 1$ an. Cette approximation est justifiée par les comparaisons entre le nombre de LAC observé dans la phalange et dans l'humérus d'un même individu (voir discussion). Elle ne concerne pas d'animaux de moins de 6 ans chez les *T. cristatus* (sauf un mâle de 5 ± 1 an) et de moins de 4 ans chez les *T. alpestris* et *T. helveticus*.

Structure d'âge des *T. helveticus* (figure 1a)

Les plus jeunes mâles et femelles ont 4 ans, mais leurs proportions respectives et les modes des distributions indiquent que l'acquisition de la maturité sexuelle est plus précoce d'un an pour les mâles. La longévité maximale observée est de 8 ans pour les mâles et de 6 ans pour les femelles.

Structure d'âge des *T. alpestris* (figure 1b)

Les plus jeunes mâles et femelles ont 3 ans. Cependant, l'âge le plus représenté est de 3 ans chez les mâles et de 4 ans chez les femelles : pour la cohorte d'âge 3 ans, la proportion des mâles qui acquièrent la maturité sexuelle est nettement supérieure à celle des femelles (test E, $p < 0,001$). Pour les âges suivants, les effectifs de mâles et de femelles ne diffèrent pas significativement. La maturité sexuelle apparaît donc plus précoce chez les mâles. La longévité maximale observée est de 10 ans pour deux femelles et de 9 ans pour un mâle.

Structure d'âge des *T. cristatus* (figure 1c)

Les plus jeunes mâles et femelles ont 2 ans. La proportion des mâles de 2 ans est cependant nettement supérieure à celle des femelles, ce qui indique qu'ils acquièrent en grand nombre la maturité sexuelle un an avant les femelles (test E, $p < 0,001$). Cette disproportion entre les sexes n'apparaît plus pour les âges suivants. La longévité maximale observée est de 17 ans pour les mâles et de 16 ans pour les femelles. Le mâle de 17 ans a été recapturé en 1989, ce qui porte à 18 ans la longévité de cette espèce observée en milieu naturel.

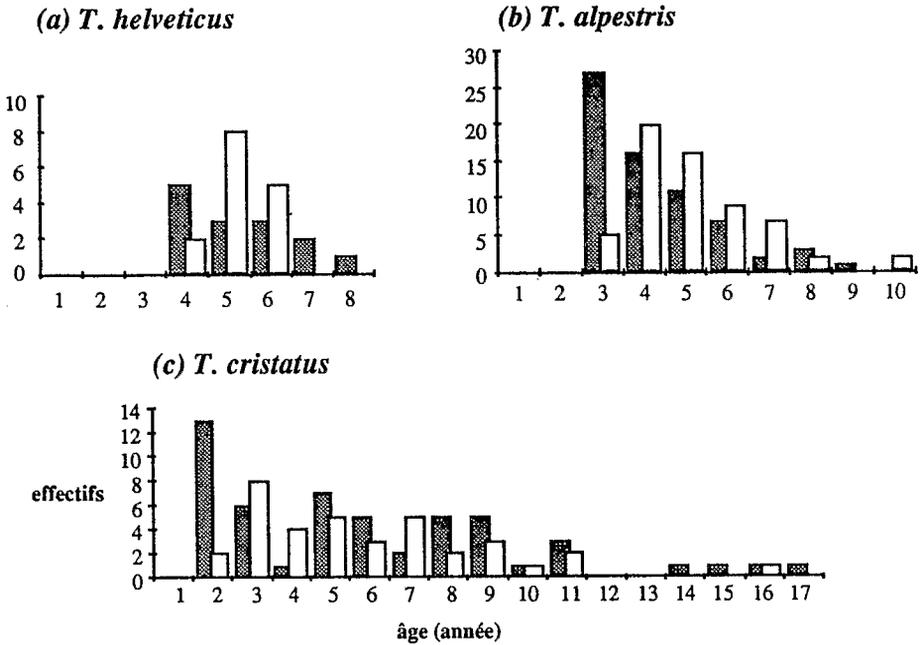


Figure 1. Structures d'âge obtenues par squelettochronologie chez des tritons du Sud-Est de la France. (a) sur des humérus de *Triturus helveticus*, (b) sur des phalanges de *T. alpestris* et (c) sur des phalanges de *T. cristatus*.

En gris : mâles, en blanc : femelles.

ESTIMATION DU TAUX DE SURVIE D'APRES LES COMPOSITIONS PAR AGE

Les tables de survie des *T. alpestris*, *T. cristatus* et *T. helveticus* sont présentées dans le tableau I (a) à (c). L'âge le plus jeune devrait correspondre à l'âge d'acquisition de la maturité sexuelle.

Comme tous les individus d'une même cohorte ne deviennent pas adultes au même âge, on prend la classe d'âge la plus abondante (en fait la suivante) comme classe d'âge des adultes les plus jeunes (les 1000 des l_x des tables de survie). Les effectifs, même dans des âges plus avancés, ne sont pas toujours décroissants (3 mâles de 8 ans pour 2 de 7 ans chez les *T. alpestris* ou bien 8 femelles de 6 ans pour 14 de 7 ans chez les *T. cristatus*) ce qui provoque des estimations de taux de mortalité d'un âge à un autre de valeur négative.

Tableau I. Tables de survie transversales obtenues à partir des distributions d'âge observées chez (a) *Triturus alpestris*, (b) chez *T. cristatus* et (c) chez *T. helveticus*.

x = âge au début de l'intervalle de temps considéré. a_x = effectifs observés pour chaque âge x . l_x = effectifs calculés pour chaque âge x , en considérant que l'effectif de la cohorte la plus jeune est de 1000. ($l_{x_i} = a_{x_i} \cdot 1000 / a_{x_0}$). dx = nombre de disparus entre chaque intervalle de temps ($d_{x_i} = l_{x_i} - l_{x_{i+1}}$). q_x = taux de mortalité entre l'âge x et l'âge $x + 1$ ($q_{x_i} = d_{x_i} / l_{x_i}$). Q_x est une probabilité de mourir égale à $(1 - p_x)$ où p_x est la probabilité de survie. Les valeurs de q_x ne sont pas additives : la somme des q_{x_i} n'équivaut pas au taux de mortalité au cours de la période de temps considérée (x_i).

(a) *T. alpestris* mâles

x	a_x	l_x	dx	q_x
3	27	1000		
			333,3	0,333
4	18	666,7		
			259,3	0,389
5	11	407,4		
			148,1	0,364
6	7	259,3		
			185,2	0,714
7	2	74,07		
			-37	-0,5
8	3	111,1		
			74,07	0,667
9	1	37,04		
			37,04	1
10	0	0		

T. alpestris femelles

x	a_x	l_x	dx	q_x
3	5	-	-	-
4	20	1000		
			150	0,15
5	17	850		
			400	0,471
6	9	450		
			100	0,222
7	7	350		
			250	0,714
8	2	100		
			100	1
9	0	0		
			-100	-
10	2	100		
			100	1
11	0	0		

(b) *T. cristatus* mâles

x	a_x	l_x	dx	q_x
2	28	-	-	-
3	44	1000		
			273	0,273
4	32	727,3		
			432	0,594
5	13	295,5		
			-23	-0,08
6	14	318,2		
			136	0,429
7	8	181,8		
			22,7	0,125
8	7	159,1		
			22,7	0,143
9	6	136,4		
			0	0
10	6	136,4		
			45,5	0,333
11	4	90,91		
			22,7	0,25
12	3	68,18		
			-23	-0,33
≥13	4	90,91		

T. cristatus femelles

x	a_x	l_x	dx	q_x
2	8	-	-	-
3	41	1000		
			522,7	0,523
4	21	477,3		
			-90,9	-0,19
5	25	568,2		
			386,4	0,68
6	8	181,8		
			-136	-0,75
7	14	318,2		
			181,8	0,571
8	6	136,4		
			22,73	0,167
9	5	113,6		
			45,45	0,4
10	3	68,18		
			0	0
11	3	68,18		
			22,73	0,333
12	2	45,45		
			22,73	0,5
≥13	1	22,73		

(c) *T. helveticus* mâles et femelles

x	a_x	l_x	dx	q_x
2	7	-	-	-
3	11	1000		
			181,8	0,182
4	9	818,2		
			636,4	0,778
5	2	181,8		
			90,91	0,5
6	1	90,91		

Les effectifs I_x diminuent assez régulièrement, ce qui indique que le nombre de disparus entre chaque classe d'âge est relativement constant. Ainsi, la durée de vie espérée par la plupart des individus est de l'ordre de 6 à 7 ans pour les *T. alpestris*, de 10 ans pour les *T. cristatus*, et de 5 à 6 ans pour les *T. helveticus*. La survie annuelle des adultes, estimée par la formule globale de Robson et Chapman, correspond à des valeurs de $0,42 \pm 0,007$ pour *T. helveticus*, $0,65 \pm 0,002$ pour *T. alpestris* et $0,69 \pm 0,005$ pour *T. cristatus*.

DISCUSSION

FAISABILITE ET PRECISION DE LA METHODE

Utilisation des phalanges

La comparaison du nombre de LAC dans différents os d'un même individu montre la possibilité de l'utilisation des phalanges pour la détermination de l'âge des espèces grandes et moyennes telles que *T. cristatus* et *T. alpestris* respectivement (tableau II) : quand une différence apparaît entre les phalanges et les humérus ou les fémurs, celle-ci va toujours dans le sens d'un déficit (de un à deux LAC maximum) dans les phalanges. (d'où le classement des individus d'âge $x \pm 1$ avec les individus d'âge $x + 1$ dans les distributions d'âge). Les phalanges apparaissent trop petites pour être utilisées chez les petites espèces (*T. helveticus*). L'adaptation de la méthode (coupes semi-fines : Francillon-Vieillot (1987) pourrait permettre cette réalisation. La résorption endostéale est plus faible dans les phalanges des *Triturus* que dans les fémurs (Francillon-Vieillot, 1987) et seule la 1^{ère} LAC est affectée par ce phénomène. L'observation d'os d'immatures est nécessaire pour connaître l'emplacement de la 1^{ère} LAC.

Tableau II. Adéquation entre les nombres de lignes d'arrêt de croissance (LAC) observés sur des coupes réalisées dans une phalange et un humérus du même triton (*Triturus*).

espèces	effectifs	même valeur	en plus dans l'humérus		auteurs
			1 LAC	2 LAC	
<i>T. cristatus</i>	3	2	1	0	Francillon et al., 1990 Miaud, 1990
	10	8	2	0	
<i>T. marmoratus</i>	9	6	2	1	Francillon et al., 1990
t. de blasius*	8	5	3	0	
<i>T. alpestris</i>	10	7	3	0	Miaud, 1990
	$\Sigma = 40$	28 (70%)	11 (28%)	1 (2%)	

* Le triton de Blasius est un hybride *T. cristatus* x *T. marmoratus*.

La deuxième LAC est souvent beaucoup plus colorée que la première (Smirina et Rocek (1976) sur des fémurs de *T. alpestris* et Francillon-Vieillot (1987) sur des phalanges de *T. marmoratus* et *T. cristatus*).

NOMBRE DE COUPES EXPLOITABLES

Il est variable suivant l'os et l'espèce considérée mais l'incertitude sur le nombre de LAC ne dépasse pas une unité (tableau III).

PROBLEMES DE LECTURE DES LAC

Le nombre de LAC et leur aspect varie entre les animaux considérés. Leur caractère annuel a été démontré expérimentalement par des marquages vitaux d'animaux en élevage (Francillon, 1979).

La structure propre des LAC (simples ou multiples) est en relation directe avec le mode de vie des animaux, et c'est grâce à la connaissance de la biologie et de l'écologie des populations étudiées que l'on peut éviter les erreurs dans le décompte des LAC (Francillon-Vieillot, 1987) : des lignes doubles indiquent par exemple deux périodes d'arrêt de croissance (en hiver et en été) dans une population de *T. marmoratus* du Portugal (Caetano *et al.*, 1985).

Planche II

Photo 1 : coupe transversale d'une phalange de *T. cristatus* immature. →

Deux lignes d'arrêt de croissance (LAC) sont visibles (flèches noires). La deuxième est la plus marquée. La distance entre la périphérie de la coupe et la deuxième LAC correspond à la croissance au cours du printemps, cet animal ayant été capturé en juillet. Cet immature a deux ans.

Photo 2 : coupe transversale d'une phalange de *T. cristatus* immature.

Trois LAC sont visibles chez cet individu capturé en avril. Cet immature a donc trois ans.

Photo 3 : coupe transversale d'une phalange de *T. cristatus* mâle.

Trois LAC sont visibles chez ce mâle capturé en mai. Une ligne (surnuméraire pour l'estimation de l'âge) est bien visible dans le tissu endostéal de reconstruction. Ce mâle a trois ans.

Photo 4 : coupe transversale d'une phalange de *T. cristatus* mâle.

Sept LAC sont bien visibles. La première LAC, qui correspond au premier arrêt de croissance de l'animal (le premier hiver après la métamorphose), n'est pas colorée. La huitième LAC est distante de la périphérie de la coupe, si bien que cette dernière doit être comptabilisée comme une année. Ce mâle a donc 9 ans.

Photo 5 : coupe transversale d'une phalange de *T. cristatus* femelle.

Chez cette femelle de 6 ans, on remarque le dédoublement des LAC 2 et 3, seulement sur une portion de leurs longueurs. La résorption endostéale (notée re) n'affecte que la première LAC.

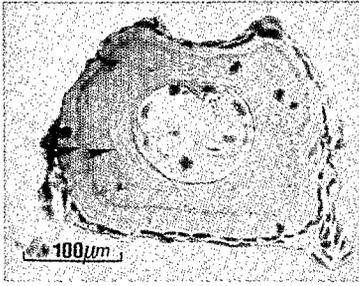


Photo1

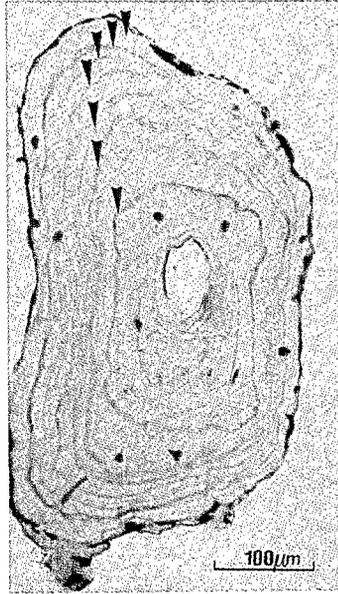


Photo4

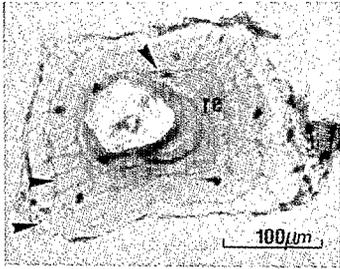


Photo2

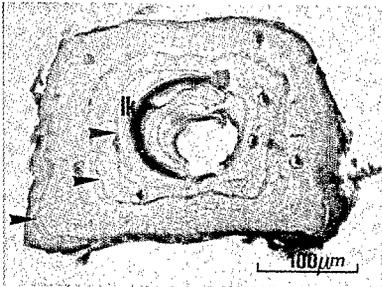


Photo3

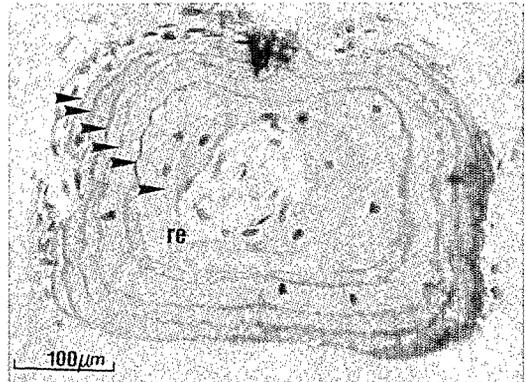


Photo5

De telles lignes multiples sont fréquentes (mais pas aussi nettes que dans l'étude pré-citée) et concernent le plus souvent la deuxième ou troisième LAC dans notre étude. Chacune des lignes d'une LAC multiple ne correspond pas à un arrêt de croissance annuel dans les populations du Sud-Est de la France de notre étude. Kazmer (1986) interprète la présence de lignes surnuméraires, dans des coupes d'humérus de *Notophthalmus viridiscens*, avant la première LAC comme la conséquence de "stress physiologiques" au cours de la métamorphose : la première LAC peut être précédée d'une "ligne de métamorphose". Cette ligne de métamorphose est particulièrement bien visible chez l'euprocte de Pyrénées, *Euproctus asper* (Montori, 1989). La résorption endostéale est présente dans les os de *Triturus*. Celle-ci semble cependant moins intense que chez les anoues (voir Hemelaar, 1985 par exemple) et n'affecte le plus souvent que la première LAC. L'interprétation des coupes histologiques peut être réalisée par deux "lecteurs" séparément, qui confrontent par la suite leurs résultats. L'accord entre les lecteurs est de 77,6 % pour Francillon et Pascal (1985) chez *Pleurodeles poireti* et de 58 % pour Verrell et Francillon (1986) chez *Triturus vulgaris*. L'écart maximum observé n'est que de plus ou moins une LAC dans ces deux études et l'accord entre "lecteurs" dépasse 80 % après une première confrontation des résultats (Verrell et Francillon, 1986).

Tableau III. Précision de la méthode squelettochronologique en fonction de l'os utilisé dans différentes études sur des *Triturus*.

espèces	effectifs	os utilisé	% inutilisable	âge estimé à :		auteurs
				l'année	un an près	
<i>T. alpestris</i>	40	fémur	0%	67.5 %	32.5 %	Smirina & Roček, 1976 *
	171	phalange	25%	73%	27%	
<i>T. helveticus</i>	34	humérus	15%	93%	7%	Miaud, 1990
<i>T. cristatus</i>	330	phalange	16%	90%	10%	
<i>T. marmoratus</i>	193	humérus	5.7 %	79%	21%	Caetano et al., 1985 *

* Valeurs calculées d'après les données des auteurs.

LES STRUCTURES D'AGE

Les résultats sur les structures d'âge des *Triturus* sont soit interprétés sous un aspect écologique, par comparaison entre espèces (Dolmen, 1982 ; Miaud, 1990 ; Francillon-Vieillot *et al.*, 1990) ou entre des populations soumises à des environnements différents (Caetano *et al.*, 1985 ; Caetano, 1989), soit reliés à des estimations de la croissance ou de la survie des individus (Hagström, 1977 ; Dolmen, 1982, 1983 ; Verrell et Francillon, 1986 ; Miaud, 1990). Nous n'interpréterons ici que les données concernant l'âge d'acquisition de la maturité sexuelle et la longévité.

L'AGE A LA MATURITE SEXUELLE

Différences entre mâles et femelles

Quand une différence est observée entre les adultes, elle va toujours dans le sens d'un retard de l'acquisition de la maturité sexuelle chez les femelles (figure 1a à c et

figure 2) : on l'observe chez *T. vulgaris* du Sud de l'Angleterre (Verrell et Francillon, 1986), les *T. alpestris* du Nord de la Tchécoslovaquie et du Sud-Est de la France (Smirina et Rocek, 1976 ; cette étude), les *T. cristatus* du Centre-Ouest et du Sud-Est de la France (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990 ; cette étude) et les *T. marmoratus* du Centre-Ouest de la France (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990). Les *T. helveticus* de notre étude sont matures en plus grande proportion à 5 ans pour les femelles et 4 ans pour les mâles. Ce résultat paraît assez étonnant (par comparaison avec *T. vulgaris* par exemple) et nécessite une étude poussée (effectif supérieur et technique squelettechronologique adaptée à la taille très faible des phalanges de cette espèce). Chez *Bolitoglossa subpalmata*, un pléthodontidé néotropical, la maturité sexuelle des femelles est acquise deux fois plus tard que chez les mâles quelles que soient les conditions environnementales (milieu naturel ou élevage) (Houck, 1982). Maiorana (1976, 1977) indique que l'acquisition de la maturité sexuelle des mâles et des femelles *Batrachoseps attenuatus* est retardée dans des environnements défavorables, et pour les adultes qui ont été amputés de la queue (prédation), celle-ci constituant une réserve énergétique importante pour la gamétogenèse. Le retard de l'acquisition de la maturité sexuelle permet aux femelles d'atteindre une taille supérieure au moment de leur première reproduction (la croissance des adultes, bien que très variable, est toujours nettement inférieure à celle des immatures : la taille atteinte à la maturité détermine largement la taille finale d'un individu), avantage qui en terme de contribution à la reproduction est conservé ensuite toute la vie. Y parvenir de cette manière implique une mortalité faible durant la phase immature et l'avantage d'une taille supérieure à la première reproduction doit être d'autant plus grand que le nombre de saisons de reproduction espéré est faible : l'écart le plus faible entre la taille des mâles et des femelles à la maturité sexuelle est observé chez l'espèce la plus longévive, *T. cristatus*, devant les *T. alpestris* et les *T. helveticus* (Miaud, 1990).

Différences entre populations

En comparant des populations d'altitude et de plaine du Nord du Portugal, Caetano *et al.* (1985) ont montré chez *T. marmoratus*, que la distribution des âges est modifiée par des conditions environnementales différentes : l'acquisition de la maturité sexuelle est retardée en altitude. Cette même comparaison entre des populations de *T. boscai* d'altitudes variées (Caetano, 1989) montre moins de différences (mais une même tendance) entre les distributions d'âges des deux populations. Ce phénomène se retrouve dans les comparaisons entre populations de latitudes différentes (figure 2) : la maturité sexuelle des *T. vulgaris* est acquise à 3 ans en Suède (Hagström, 1977) et en Norvège (Dolmen, 1982) et à 2 ans dans le Sud de l'Angleterre (Verrell et Francillon, 1986). Les *T. cristatus* peuvent devenir matures à 4 ans en Norvège (Dolmen, 1982), 3 ans en Suède (Hagström, 1977), 2 ans dans Centre-Ouest (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990) et le Sud-Est (cette étude) de la France.

Différences entre espèces

Il n'apparaît pas de relation nette entre l'âge d'acquisition de la maturité sexuelle et la taille corporelle spécifique par exemple, celle-ci ayant une valeur évolutive chez les

Triturus. Les grands tritons tels que *T. cristatus* et *T. marmoratus* sont par exemple ceux qui accèdent le plus vite à la reproduction, alors que les plus petits (*T. helveticus*) ont une vie immature particulièrement longue.

Comme la taille et la fécondité sont d'autre part corrélées positivement, on comprend l'importance que revêt la taille corporelle à l'acquisition de la maturité sexuelle. La contribution d'une femelle à la reproduction sera influencée différemment selon que la taille corporelle est fonction de l'âge ou de la croissance durant la phase immature (Halliday et Verrell, 1988) : dans le premier cas, la taille corporelle étant une fonction de l'âge, le succès de la reproduction va augmenter avec l'âge, et la sélection naturelle agira sur la survie des adultes. La faible relation observée entre l'âge et la taille chez les *Triturus* ne constitue pas un argument en faveur de cette hypothèse. Dans le second cas, compte tenu de la variabilité de la taille des animaux dans une même cohorte au moment de la première reproduction (en supposant que leurs taux de survie annuels soient identiques), les plus petits animaux auront une contribution à la reproduction plus faible. La sélection naturelle agirait donc plutôt sur le taux de croissance du début de la vie.

LA LONGEVITE

Différence entre mâles et femelles

La longévité n'apparaît pas différente entre les mâles et les femelles, même si les individus les plus âgés se trouvent toujours parmi les premiers (figure 2).

Différences entre populations

La longévité des individus soumis à des environnements plutôt défavorables (montagne, latitude importante) est augmentée (figure 2 : *T. marmoratus* et *T. boscai* de plaine et de montagne, CAETANO *et al.*, 1985 ; Caetano, 1989).

Différences entre espèces

La longévité des *Triturus* apparaît, ce qui est assez classique pour différents groupes animaux, liée positivement avec la taille corporelle.

Les espèces les plus grandes (*T. cristatus*, *T. marmoratus*) peuvent dépasser 15 ans dans la nature (avec un maximum de 18 ans observé pour un mâle *T. cristatus* du Sud-Est de la France) alors que *T. alpestris* et *T. vulgaris* atteignent 10 ans et *T. helveticus* 8 ans (figure 2). Smith (1969) cité par Hagström (1977) signale, pour des animaux élevés en captivité, un âge de 27 ans chez *T. cristatus* et, plus étonnamment, de 20 ans chez *T. vulgaris*. La longévité de l'euprocte des Pyrénées (*Euproctus asper*) atteint 26-27 ans (Montori, 1989).

Les espèces les plus grandes (*T. cristatus*, *T. marmoratus*) peuvent dépasser 15 ans dans la nature (avec un maximum de 18 ans observé pour un mâle *T. cristatus* du Sud-Est de la France) alors que *T. alpestris* et *T. vulgaris* atteignent 10 ans et *T. helveticus* 8 ans (figure 2).

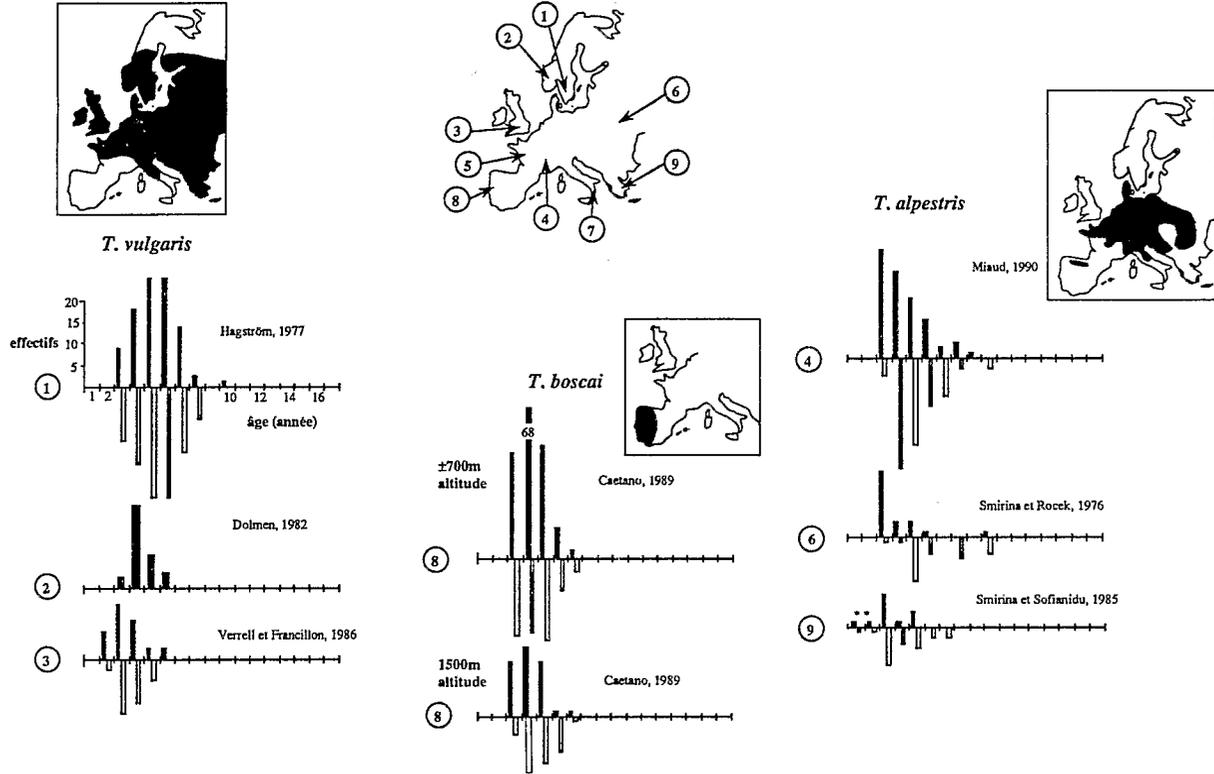


Figure 2a. Structures d'âge observées chez différentes espèces et différentes populations de *Triturus*, obtenues à l'aide de la technique squelettochronologique. En haut, les mâles et en bas les femelles. * Individus néoténiques. Les chiffres cerclés indiquent la situation géographique de l'étude. Les aires de répartition des espèces (zones noires) sont également indiquées.

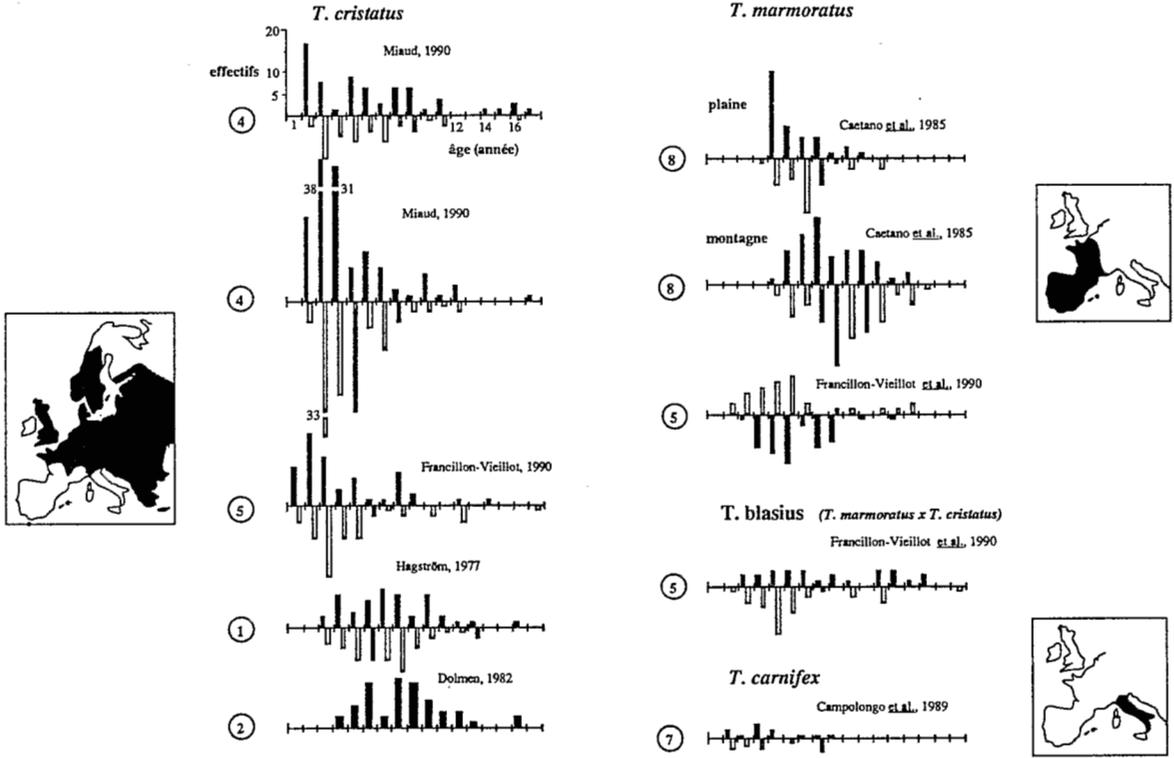


Figure 2b. Structures d'âge observées chez différentes espèces et différentes populations de *Triturus*, obtenues à l'aide de la technique squelettochronologique. En haut, les mâles et en bas les femelles. * Individus néoténiques. Les chiffres cerclés indiquent la situation géographique de l'étude. Les aires de répartition des espèces (zones noires) sont également indiquées.

Smith (1969) cité par Hagström (1977) signale, pour des animaux élevés en captivité, un âge de 27 ans chez *T. cristatus* et, plus étonnamment, de 20 ans chez *T. vulgaris*. La longévité de l'euprocte des Pyrénées (*Euproctus asper*) atteint 26-27 ans (Montori, 1989).

LE TAUX DE SURVIE DES ADULTES

Les hypothèses contraignantes nécessaires à la construction des tables de survie nécessitent la prudence lors de l'interprétation des taux de survie calculés. Les résultats permettent cependant des comparaisons avec des études identiques et d'autres méthodes d'estimations : le taux de survie annuel des adultes (mâles et femelles) *T. cristatus* et *T. vulgaris* valent respectivement 0,78 et 0,49 (Hagström, 1977) par analyse des structures d'âge, et 0,80 pour *T. cristatus* (Miaud, données non publiées) par captures-recaptures.

CONCLUSION

La squelettochronologie s'avère particulièrement efficace pour la détermination de l'âge individuel des Urodèles du genre *Triturus*. Les phalanges sont utilisables chez les grandes espèces (*T. cristatus* et *T. marmoratus*) et les espèces de taille moyenne (*T. alpestris*). La technique que nous avons utilisée ne permet cependant pas (ou difficilement) d'utiliser les phalanges de *T. helveticus*. Des précautions importantes doivent être prises au moment de la lecture des LAC et de l'interprétation pour l'estimation des âges individuels (emplacement de la première LAC, non colorée ou érodée par la résorption endostéale, prise en compte de la périphérie de la coupe, LAC dédoublées). Comme le souligne Francillon-Vieillot (1987, p. 10) : " La méthode squelettochronologique (...) ne peut en aucun cas être considérée comme une technique de routine ".

Les caractéristiques histologiques des os des Urodèles et l'utilisation croissante de l'utilisation de la technique squelettochronologique font que les structures d'âge de six espèces de tritons sont maintenant bien connues, ce qui permet des comparaisons interpopulationnelles et interspécifiques de l'âge à la maturité sexuelle, de la longévité et des taux de survie des adultes. De telles études de démographie comparée apparaissent d'autant plus intéressante chez les tritons que plusieurs espèces vivent souvent, en Europe, en situation de sympatrie.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier Mr J. Castanet, qui m'a enseigné la technique squelettochronologique pour son accueil dans le laboratoire d'Anatomie Comparée de L'Université Paris 7 et pour ses commentaires sur ce manuscrit, Mr P. Joly du Laboratoire de Biologie Animale et Ecologie de l'Université Lyon I qui est à l'origine de ce travail sur les tritons.

REFERENCES

- BARBAULT R., 1981. Ecologie des populations et des peuplements. Masson (Ed.), Paris : 200 p.
- BARBAULT R., CASTANET J., FRANCILLON H., RICQLES A. de, 1979. Détermination de l'âge chez un anouère déserticole *Bufo pentoni*, Anderson 1893. *Terre et vie, Rev. Ecol.*, 33 : 129-141.
- BEGON M, MORTIMER M. 1981. Population Ecology. A unified study of Animals and Plants. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 200 p.
- CAETANO M.H., 1989. Age, growth in *Triturus marmoratus* and *Triturus boscai* from different populations. Abstracts of The First World Congress of Herpetology, 11-19 sept. 1989, University of Kent at Canterbury, U. K.
- CAETANO, M.H., CASTANET, J., FRANCILLON H., 1985. Détermination de l'âge de *Triturus marmoratus marmoratus* Latreille 1800 du Parc National de Peneda Gêres Portugal par squelettochronologie. *Amphibia-Reptilia*, 6 : 117-132.
- CAMPOLONGO P., FRANCILLON-VIELLOT H., GIACOMA C., ROSSI, F. TRIPEPI S. 1989. Age, growth and longevity of *Triturus carnifex*. In : Abstracts of The First World Congress of Herpetology, 11-19 sept. 1989, University of Kent at Canterbury, U. K.
- CASTANET J., MEUNIER F. J. et RICQLES A. de, 1977. L'enregistrement de la croissance cyclique par le tissu osseux chez les vertébrés poïkilothermes : données comparatives et essais de synthèse. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 111 : 183-202.
- DOLMEN D. 1982. Skeletal growth marks and testis lobulation as criteria for age in *Triturus* spp. Amphibia in Central Norway. *Acta Zool.* Stockholm, 632 : 73-80.
- DOLMEN D., 1983. Growth and size of *Triturus vulgaris* and *T. cristatus* Amphibia in different parts of Norway. *Holarct. Ecol.*, 6 : 356-371.
- 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 de l'âge individuel. *Acta Zool.* Stockholm, 60 : 223-232.
- FRANCILLON-VIELLOT H. 1987. La croissance des os longs chez les amphibiens. Son utilisation comme critère d'âge. *Thèse de doctorat ès Sciences Naturelles*, Université Paris VII : 174 p.
- FRANCILLON-VIEILLOT H., ARNTZEN J. W., GERAUDIE J. 1990. Age, growth and longevity of sympatric *Triturus cristatus*, *T. marmoratus* and their hybrids Amphibia, Urodela. A skeletochronological comparison. *J. Herpetol.*, 241 : 13-22.

- FRANCILLON H., CASTANET J., 1985. Mise en évidence expérimentale du caractère annuel des lignes de croissance squelettique chez *Rana esculenta* Amphibia, anura. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 300, Série III, n° 8 : 327-332.
- FRANCILLON H., PASCAL M., 1985. Présence de lignes d'arrêt de croissance dans les os longs de *Pleurodeles poireti* Gervais. Leur éventuelle utilisation comme indicateur de l'âge individuel. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 1102 : 223-240.
- HAGSTRÖM T., 1977. Growth studies and ageing methods for adult *Triturus vulgaris* L. and *T. cristatus* Laurenti Urodela, Salamandridae. *Zoologica Scripta*, 6 : 61-68.
- HALLIDAY T. R., VERRELL P., 1988. Body size and age in amphibians and reptiles. *J. Herpetol.* 223 : 253-265.
- HEMELAAR A.S.M., 1985. An improved method to estimate the number of year rings resorbed in phalanges of *Bufo bufo* L. and its application to populations from different latitudes and altitudes. *Amphibia-Reptilia* , 6 : 323-341.
- HOUCK L.D., 1982. Growth rates and age at maturity for the plethodontid salamander *Botiglossa subpalmata*. *Copeia* 2 : 474-478.
- KAZMER D.J., 1986. Age determination of urodele amphibians by bone growth annuli. Thèse non publiée présentée à "The Graduate School of Clemson University", Aout 1986, 118 p.
- MAIORANA V.C., 1976. Size and environmental predictability for salamanders. *Evolution* 30 : 599-613.
- MAIORANA V.C., 1977. Tail autotomy, functional conflicts and their resolution by salamander. *Nature* 265 : 533-535.
- MONTORI A., 1989. Skeletochronological results in the pyrenean newt *Euproctus asper* DUGES, 1852 in two pre-pyrenean populations. Abstracts of The First World Congress of Herpetology, 11-19 sept. 1989, University of Kent at Canterbury, U. K.
- MIAUD C., 1990. La dynamique des populations subdivisées : étude comparative chez trois Amphibiens Urodèles *Triturus alpestris*, *T. helveticus* et *T. cristatus*. Thèse de Doctorat, Université Cl. Bernard LYON I : 205 p.
- RICKER W.E., 1980. Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de poissons. Traduction française de "Computation and Interpretation of Biological Statistics of fish Populations" W. E. Ricker, 1975, Ministère des pêches et des Océans, Ottawa : 409 p.

- SMIRINA E.M., ROCEK Z., 1976. On the possibility of using annual bones layers of alpine newts, *Triturus alpestris* Amphibia : Urodela for their age determination. Vest. Cs. Spol. Zool., 403 : 232-237.
- SMIRINA, E.M., SOFIANIDU T., 1985. On the life span of the neotenic and metamorphosed Alpine Newts *Triturus alpestris* from high mountains of Greece. Zool. Zh., 64 : 311-315.
- VERRELL P., FRANCILLON H., 1986. Body size , age and reproduction in the smooth newt, *Triturus vulgaris*. J. Zool. London, 210 : 89-100.