

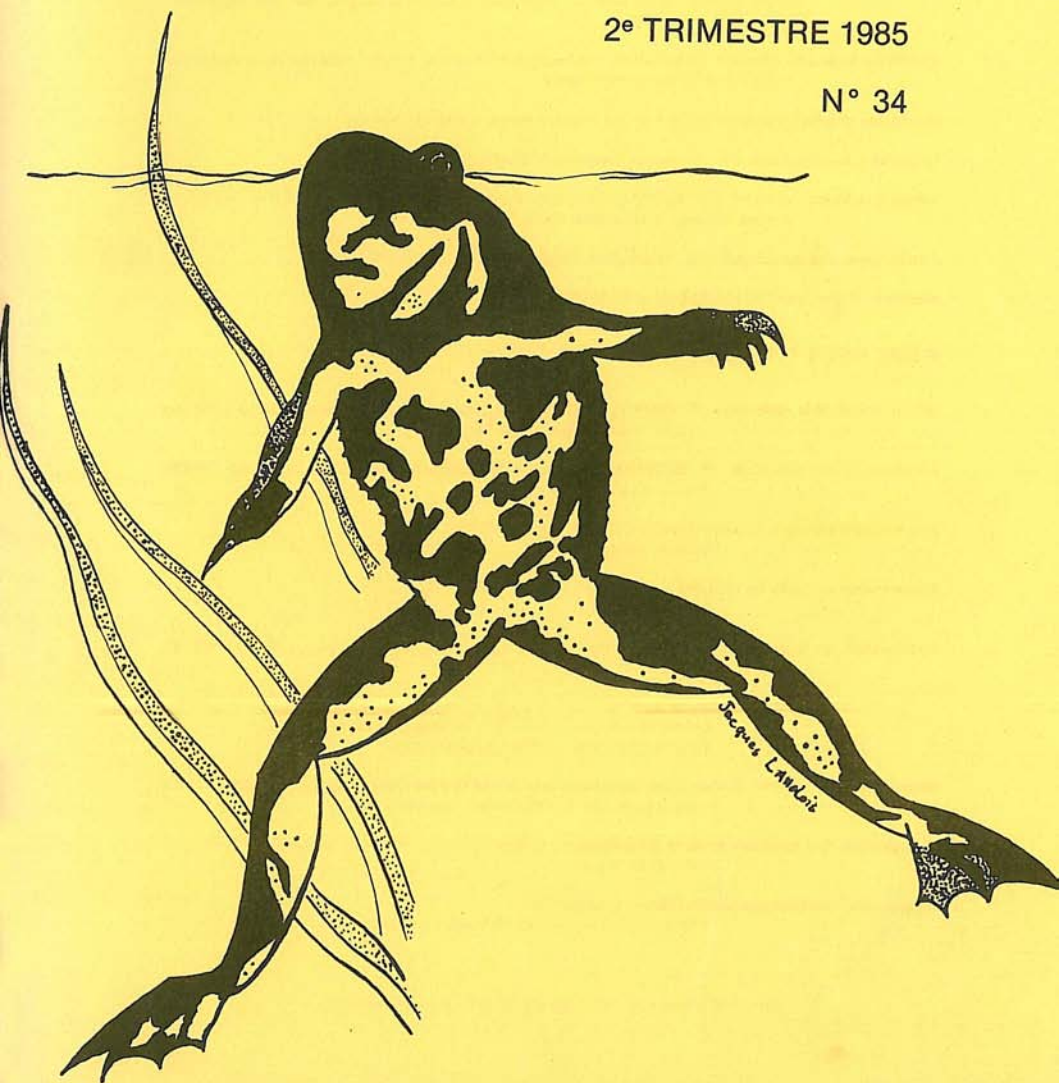
bulletin de la

SOCIÉTÉ HERPÉTOLOGIQUE

DE FRANCE

2^e TRIMESTRE 1985

N° 34



BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ HERPÉTOLOGIQUE DE FRANCE

2^e trimestre 1985 — n° 34

SOMMAIRE

- **Origine et phylogénie des Amphibiens**
J.C. RAGE 1
- **Notes sur les espèces d'Amphibiens et de Reptiles présentes dans le département du Puy de Dôme**
R. DORÉ et D. BRUGIÈRE 20
- **Elevage et reproduction en terrarium intérieur d'*Egernia cunninghami*. Gray (*Reptilia*, *Sauria*, *Scincidae*)**
A. TURBILLON 27
- **Résumés de Thèse** 34
- **Notes, commission de terrariophilie - informations** 39-50

CONTENTS

- **Origin and phylogeny of the *Amphibia***
J.C. RAGE 1
- **Notes on the presence of *Amphibia* and *Reptilia* in the Puy de Dôme department (France)**
R. DORÉ et D. BRUGIÈRE 20
- **Keeping and reproduction in interior terrarium of *Egernia cunninghami*. Gray (*Reptilia*, *Sauria*, *Scincidae*)**
A. TURBILLON 27
- **Thesis summary** 34
- **Notes, informations, announcements** 39-50

ORIGINE ET PHYLOGÉNIE DES AMPHIBIENS

par

Jean-Claude RAGE

Résumé — Urodèles, Anoures et Gymnophiones forment un groupe monophylétique (les Lissamphibiens). Au sein des Lissamphibiens, l'ensemble Urodèles-Anoures est monophylétique. Les relations phylétiques des Urodèles avec les Anoures et les Gymnophiones s'opposent à l'hypothèse de l'origine diphylétique (ou polyphylétique) des Tétrapodes. Les Amphibiens, fossiles (au moins ceux qui sont bien connus) et actuels, sont considérés comme monophylétiques. Dans la nature actuelle, les Dipneustes correspondent au groupe-frère des Tétrapodes. Les Amphibiens, et donc les Tétrapodes, descendent de "Crossoptérygiens" rhipidiens ; plus exactement, les Osteolepiformes semblent représenter leur groupe-souche.

Mots clés : Anoures, Gymnophiones, origine, "Stégocéphales", Tétrapodes, Urodèles.

Summary — *Caudata*, *Anura* and *Gymnophiona* make up a monophyletic group (*Lissamphibia*). Within the *Lissamphibia*, the *Caudata*-*Anura* assemblage is monophyletic. The relationships of the *Caudata* with the *Anura* and *Gymnophiona* contradict the hypothesis of a diphyletic (or polyphyletic) origin of tetrapods. *Amphibia*, both extinct (at least the well known ones) and living, are considered monophyletic. Among the living forms, the Dipnoi seemingly represent the sister group of tetrapods. *Amphibia*, and therefore the whole tetrapods, arose from rhipidistians "Crossopterygians" ; more precisely, the Osteolepiformes could be their stem group.

Key words : *Anura*, *Caudata*, *Gymnophiona*, origin, "Stegocephalians", tetrapods.

La question de l'origine des Amphibiens a soulevé de nombreuses discussions amplifiées par le fait que ce groupe représente les premiers Vertébrés terrestres, les premiers Tétrapodes. Origine des Amphibiens est synonyme d'origine des Tétrapodes. On peut d'ailleurs s'étonner de constater que ce problème n'ait pas connu plus de retentissement puisque tout ce qui est "proto-humain", comme le sont obligatoirement les ancêtres des Amphibiens, est destiné à atteindre une popularité certaine. *Latimeria*, "le" Coelacanth, s'est bâti une réputation sur la simple assertion qu'il serait apparenté à "nos ancêtres", ce qui est d'ailleurs loin d'être démontré.

Les questions qui se posent sont les suivantes : 1) Les Amphibiens, donc les Tétrapodes, descendent-ils tous d'un unique ancêtre ? 2) Quel est, ou quels sont ces ancêtres ? Un autre problème a aussi souvent été abordé : quelles sont les relations existant entre les groupes d'Amphibiens actuels (Urodèles, Anoures, Gymnophiones) et fossiles, autrement dit, quelle est la structure phylétique des Amphibiens ?

Avant de rechercher le ou les ancêtres des Amphibiens, il est nécessaire de connaître cette structure phylétique. Il est évident que si on

arrive à démontrer que les Amphibiens sont monophylétiques ou paraphylétiques (c'est-à-dire qu'ils descendent d'un seul ancêtre), la recherche des formes ancestrales sera très différente de celle qui se présenterait dans le cas où un polyphylétisme serait mis en évidence.

LA STRUCTURE PHYLÉTIQUE DES AMPHIBIENS

Deux hypothèses s'opposent : le diphyllétisme et le monophylétisme ; elles seront examinées successivement.

I. L'HYPOTHÈSE DU DIPHYLLÉTISME ET SES VARIANTES

A. Le diphyllétisme au sens de HOLMGREN et SÄVE-SÖDERBERGH

WINTREBERT (1910) ayant envisagé un certain polyphylétisme des Amphibiens (en particulier, des relations Dipneustes-Urodèles), HOLMGREN (1933, 1949) a supposé que les Amphibiens ne descendraient pas d'un seul et même ancêtre. En se basant sur la structure des membres, il pensait que les Urodèles d'une part et les autres Tétrapodes d'autre part seraient issus de deux groupes de Poissons différents : les premiers descendraient de Poissons (Crossoptérygiens ou plus probablement Dipneustes) dont les nageoires paires présentent une structure bisériée, alors que les autres Tétrapodes descendraient de Poissons (probablement d'autres Crossoptérygiens) dont la nageoire a une disposition dichotomique. Ainsi, les Amphibiens dériveraient de deux ancêtres distincts au stade poisson ; il y aurait diphyllétisme des Amphibiens et, donc, des Tétrapodes.

Ce point de vue a été repris par SÄVE-SÖDERBERGH (1933, 1935) qui a clairement pris parti pour une descendance des Urodèles à partir des Dipneustes.

B. Le diphyllétisme au sens de JARVIK

Le diphyllétisme, sous une forme différente, a été reconnu puis vigoureusement défendu par JARVIK (1942 et travaux ultérieurs, en particulier : 1972, 1975, 1980). En se fondant sur la structure du museau, il a voulu démontrer que les Urodèles d'une part et les Anoures et autres Tétrapodes (Anoures + autres Tétrapodes = Eutétrapodes) d'autre part, descendraient de deux groupes différents de "Crossoptérygiens" rhipidiens : les Porolépiformes et les Ostéolépiformes. Les Dipneustes seraient ainsi écartés de toute proche parenté des Tétrapodes. D'après JARVIK (1942), chez les Anoures et les Ostéolépiformes, les deux cavités nasales seraient contiguës et simplement séparées par un étroit septum nasal : la cavité cérébrale ne pénétrerait pas entre les cavités nasales. Chez les Urodèles et les Porolépiformes, les cavités nasales seraient largement séparées par une cavité internasale s'ouvrant

ventralement et où serait logée la glande internasale (fig.1) ; de plus, la cavité cérébrale pénétrerait entre les cavités nasales. Ce sont là les principales caractéristiques notées par JARVIK ; d'après lui, d'autres particularités de la région nasale concorderaient avec son hypothèse.

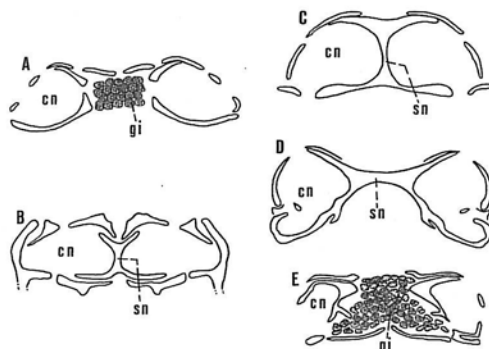


Figure 1 : Région nasale des Urodèles et des Anoures, coupe transversale. A : disposition "typique" chez les Urodèles (*Ambystoma maculatum*). B : Urodèle non "typique" (*Amphiuma means*). C : disposition "typique" chez les Anoures (*Hyla regilla*). D : Anoure non "typique" (*Ascaphus truei*). E : Anoure non "typique" (*Brachycephalus ephippium*). cn : cavité nasale ; gi : glande internasale ; sn : septum nasal. (d'après JURGENS, 1971 ; simplifié).

Par la suite, les travaux de JARVIK ont consisté à confirmer ce point de vue. Cet auteur s'y est d'autant plus employé que son hypothèse a souvent été vertement critiquée ; réagissant contre ces critiques, il s'est enlisé dans un système par lequel il a cherché, par tous les moyens, à justifier son opinion. Poussant même plus loin son point de vue, il n'a pas hésité à envisager une origine indépendante, à partir des Ostéolépiformes, pour les groupes majeurs d'Amniotes (voir ci-dessous).

L'hypothèse du diphyllétisme a été soutenue par HERRE (1935, 1964), STENSIÖ (1963), BERTMAR (1968), LEHMAN (1968), BJERRING (1975, 1984), NIEUWKOOP et SUTASURYA (1976). Ces auteurs ont d'ailleurs parfois simplement suivi l'opinion de JARVIK sans vraiment argumenter leur point de vue.

C. Faiblesses et critique de l'hypothèse du diphyllétisme

Signalons avant tout que, personne ne soutenant désormais la parenté Dipneustes-Urodèles, il ne sera question ici que du diphyllétisme au sens de JARVIK. Nous avons vu que ce dernier a fondé, en 1942, le diphyllétisme sur l'anatomie de la région nasale des Poissons rhipidistiens

(Ostéolépiformes et Porolépiformes), des Anoures et des Urodèles. Première remarque, les Gymnophiones (Amphibiens apodes) ne figurent pas dans ce travail de JARVIK ; ils seront d'ailleurs très généralement négligés dans les travaux ultérieurs. En outre, JARVIK n'a réellement étudié qu'un nombre réduit d'Anoures et d'Urodèles et il a attribué les caractéristiques observées sur les formes étudiées à l'ensemble du groupe concerné. A partir de cette généralisation, JARVIK a "bâti" le diphylétisme des Tétrapodes (qui dérivera plus tard en polyphylétisme). Par la suite, admettant a priori ce diphylétisme, il a simplement cherché des caractères qui, d'après lui, confirmeraient ce point de vue, en jouant largement avec les homologies et sans se préoccuper des caractéristiques qui s'opposent à son hypothèse.

Pourtant, il a été démontré (JURGENSEN, 1971) que des Anoures possèdent une région nasale qui, d'après JARVIK, serait de type urodèle et vice versa. De plus, si *Porolepis* et *Eusthenopteron* (pris respectivement comme types des Porolépiformes et des Ostéolépiformes) sont effectivement différents, la distinction entre ces deux groupes n'est pas aussi tranchée et la structure phylétique des Rhipidistiens ne se résoud pas à une simple "opposition" Porolépiformes-Ostéolépiformes (THOMSON, 1968 ; ANDREWS, 1973). D'autre part, *Eusthenopteron* est un Ostéolépiforme spécialisé : la structure de sa région nasale, que JARVIK a prise comme type pour les Ostéolépiformes, est très loin d'être celle qui existe chez tous les représentants du groupe. Les Ostéolépiformes primitifs sont, à cet égard, comparables aux Porolépiformes (VOROBEJEVA, 1977). Pour le matériel, le choix de JARVIK a donc été non seulement trop restreint, mais aussi malheureux. On comprendra donc que l'on puisse douter des travaux qui, admettant a priori le diphylétisme basé sur la région nasale, ont tenté de confirmer, et seulement de confirmer, cette structure phylétique.

On note aussi que les partisans du diphylétisme font presque tous partie de "l'école suédoise". Ce n'est pas une simple remarque anecdotique. En effet, cette école a fait bloc contre les critiques "venues d'ailleurs" ; les relations personnelles ont joué un rôle certain. Face aux attaques et en réaction, elle s'est enfermée dans son système et a poussé de plus en plus loin sa curieuse façon "d'analyser" les relations phylétiques. En effet, si en paléontologie, la recherche des affinités s'est surtout faite entre ancêtres et descendants (et non sur un plan horizontal comme le fait maintenant le cladisme), les paléontologues suédois sont arrivés à un terme extrême de cette pratique. On peut résumer cette dernière de la façon suivante. Il s'agit de montrer la continuité dans le temps de structures anatomiques ; ceci s'appuie sur une idée mal définie et très large de l'homologie laquelle est, de toute façon, entachée par une préconception : le diphylétisme (voire le polyphylétisme) qu'il faut confirmer. Suivant cette conception, l'histoire d'une structure anatomique se passe toujours dans un cadre vertical et aucune dichotomie marquante ne se produit. La transformation verticale (passage Porolépiformes-Urodèles ou Ostéolépiformes-Eutétrapodes) est considérée comme un processus banal alors qu'une transition entre ces cadres verticaux paraît supposée impensable (JARVIK, 1960, 1964, 1980). Ce point de vue est parfaite-

ment résumé lorsque JARVIK (1960) écrit : "On doit considérer tous les groupes principaux (...) comme d'égale valeur et on doit suivre l'évolution à l'intérieur de chaque groupe. Leur origine est inconnue". Eviter la recherche des relations entre ces groupes verticaux semble être l'un des soucis majeurs. Les dates d'origine estimées pour chacune de ces lignées verticales sont rejetées dans des niveaux géologiques anciens qui ne fournissent pas de Vertébrés. Par exemple, JARVIK place maintenant (1980) l'origine des grands groupes avant l'Ordovicien, c'est-à-dire il y a plus de 500 millions d'années.

Après 1942, JARVIK a fait naître les Amniotes sauropsidés et théropsidés directement à partir des Ostéolépiformes. Les Tétrapodes seraient donc constitués de quatre groupes indépendants (Urodèles, Anoures, Sauropsidés et Théropsidés auxquels pourraient s'en ajouter un cinquième, les Gymnophiones) issus directement des Poissons. S'il y a toujours au moins diphylétisme des Amphibiens, il y a polyphylétisme des Tétrapodes. Cette attitude vient d'être partiellement reprise par BJERRING (1984) qui propose huit "groupes verticaux" (dont six pour les Poissons et Agnathes) dont l'origine, inconnue bien sûr, se situerait avant le Cambrien ; ainsi, Urodèles et Anoures seraient indépendants depuis au moins 570 millions d'années ! Une telle attitude confine, en définitive, au Créationisme.

On s'aperçoit finalement que le diphylétisme des Amphibiens (au sens de JARVIK) ne repose que sur un seul travail mené dans des conditions scientifiques normales ; c'est celui qui porte sur la région nasale. Par la suite, le contexte psychologique a pris le pas sur les autres considérations. Or nous avons vu que le travail sur la région nasale présente de notables faiblesses. Le diphylétisme n'est maintenant pratiquement plus défendu.

II. L'HYPOTHÈSE DU MONOPHYLÉTISME

Ce sont sans doute PARSONS et WILLIAMS (1962) ainsi que SZARSKI (1962) qui ont réalisé les premiers travaux tentant de démontrer le monophylétisme. PARKER (1956) avait ouvert la voie. Le monophylétisme a ensuite été défendu par, entre autres, PARSONS et WILLIAMS (1963), REMANE (1964), REIG (1964), SCHMALHAUSEN (1964), SZARSKI (1977), LOVTRUP (1977), GAFFNEY (1979), RAGE et JANVIER (1982) et GARDINER (1982a, 1982b).

Le meilleur moyen de réfuter l'hypothèse du diphylétisme, telle qu'elle a été présentée, consiste à démontrer que les Amphibiens actuels (= Lissamphibiens) descendent d'un ancêtre commun "situé" au-dessus du grade poisson. Ainsi, il sera montré que Urodèles et Anoures ne sont pas nés de Poissons différents.

A. La monophylie des Lissamphibiens

PARKER (1956) a mis en évidence un caractère commun aux trois groupes d'Amphibiens modernes et connu chez eux seulement : leurs

dents sont pédicellées, elles comprennent deux parties articulées l'une sur l'autre. La signification de ce caractère a parfois été remise en question car de telles dents existeraient aussi dans d'autres groupes (divers Poissons, squamates) ; mais ces réfutations sont manifestement basées sur des références erronées ou mal interprétées. BOLT (1969) a ajouté que ces dents sont bicuspidées. D'autre part, les Lissamphibiens possèdent, dans l'oreille interne, une plage sensorielle qui leur est propre, la *papilla amphibiorum*. Leur accommodation visuelle s'effectue par le déplacement du cristallin vers l'extérieur ou l'intérieur grâce au muscle *protactor lentis* qui n'existe que chez eux. Des corps adipeux sont associés aux gonades des Lissamphibiens ; des corps comparables existent aussi chez des Reptiles, mais leur origine est différente (RAGE et JANVIER, 1982). Les corps adipeux représentent donc un caractère propre aux Lissamphibiens. La peau des Amphibiens modernes contient deux types de glandes pluricellulaires : des glandes séreuses et muqueuses ; une telle association n'est connue que dans ce groupe. Signalons aussi que le canal naso-lachrymal s'ouvre dans un palpe particulier et que la présence de veines musculocutanées semble caractériser les Lissamphibiens (GARDINER, 1982a, 1982b). Il faut ajouter que parmi tous les Vertébrés qui possèdent un canal périotique (c'est-à-dire tous les Tétrapodes), chez les Lissamphibiens seulement ce canal passe postérieurement au labyrinthe. La signification de ce caractère est difficile à interpréter : il pourrait ne représenter qu'un état primitif mais les sept autres caractères signalés ci-dessus apparaissent comme des spécialisations propres aux Lissamphibiens. Il est bien difficile d'imaginer que tous ces caractères aient pu être acquis indépendamment par les différents groupes d'Amphibiens modernes ; il paraît probable que Urodèles, Anoures et Gymnophiones descendent d'un même ancêtre qui possédait déjà ces spécialisations.

B. La structure phylétique des Amphibiens

1. Les Lissamphibiens

Ceci étant admis, c'est-à-dire Urodèles, Anoures et Gymnophiones descendant d'un même ancêtre, il ne faut pas conclure que ces trois groupes ont divergé en même temps à partir de cet ancêtre commun. Si on pousse l'analyse, on s'aperçoit que Urodèles et Anoures partagent des spécialisations qui n'existent pas chez les Gymnophiones.

Un pigment vert est connu dans les bâtonnets de la rétine des Urodèles et Anoures ; il est particulier à ces deux groupes et n'existe chez aucun autre Vertébré. D'autre part, alors que pendant le développement embryonnaire les sclérotomes des Gymnophiones et des Amniotes sont nettement métamérisés et montrent une forte densité cellulaire, chez les Urodèles et les Anoures cette densité est faible et la métamérie presque effacée (WAKE, 1970). L'oreille moyenne des Urodèles et Anoures présente un dispositif extraordinaire : comme chez tous les Tétrapodes, le stapes s'insère dans la fenêtre ovale ; mais derrière cet os un deuxième élément squelettique, l'operculum, contribue à la clôture de la fenêtre

ovale : de plus, l'operculum est relié par des muscles à la ceinture scapulaire. Une ancienne observation de MARCUS (1935) a parfois été interprétée comme la preuve de la présence d'un operculum soudé au stapes chez les Gymnophiones ; en fait, rien ne démontre la présence de cet os chez ces derniers (LOMBARD et BOLT, 1979 ; RAGE et JANVIER, 1982). Enfin, la formation des choanes des Urodèles et Anoures est très particulière. Chez les Amniotes et les Gymnophiones, elles sont formées par une ouverture entre le sac nasal et le stomodaeum, c'est-à-dire deux formations d'origine ectodermique. Chez les Urodèles et Anoures, elles se forment à la suite de la rencontre d'un tube issu de l'archenteron (= intestin primitif), un tube qui est donc d'origine endodermique, et d'un tube ectodermique venu du sac nasal (BERTMAR, 1966, 1968). Là aussi, il est difficile d'admettre que ces quatre spécialisations ont pu apparaître indépendamment à partir d'ancêtres distincts ; il est plus logique de supposer que tous les Urodèles et Anoures descendent d'un même ancêtre qui avait acquis ces quatre spécialisations en plus de celles de tous les Lissamphibiens.

Nous sommes donc conduits à distinguer deux étapes principales dans l'histoire des Lissamphibiens. Un ancêtre a d'abord donné naissance d'une part aux Gymnophiones, d'autre part à la ligne phylétique qui conduit à l'ensemble Urodèles-Anoures. Cette seconde ligne phylétique a abouti à une radiation qui a donné naissance aux Urodèles et aux Anoures (l'ensemble Urodèles-Anoures a été nommé *Paratoidia* par GARDINER, 1982a). La structure de cette radiation reste inconnue. On peut se demander s'il y a eu divergence, à partir d'un même ancêtre, des Urodèles d'une part et des Anoures d'autre part (Urodèles et Anoures étant ainsi deux groupes frères ; fig.2a) ou s'il y a eu radiation des Urodèles d'abord, puis, à partir de l'une des branches d'Urodèles, naissance des Anoures (fig.2b). La première dichotomie, celle qui a donné naissance

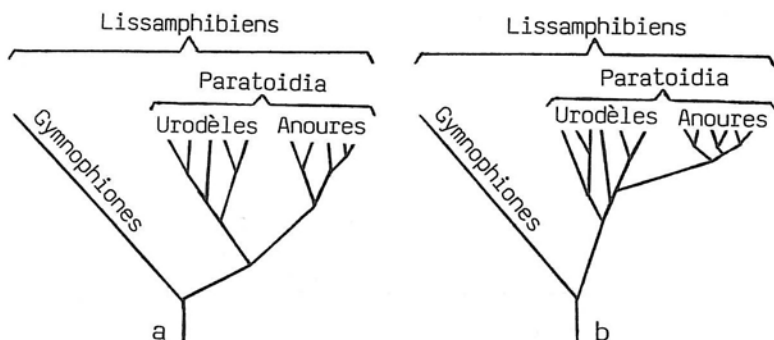


Figure 2 : Phylogénie des Amphibiens modernes (Lissamphibiens). a : hypothèse suivant laquelle les Urodèles et les Anoures seraient deux groupes frères. b : hypothèse suivant laquelle les Urodèles seraient paraphylétiques et constitueraient le groupe souche des Anoures.

aux Gymnophiones et aux *Paratoidia*, ne pose pas de problème car chacune des deux branches est caractérisée par des spécialisations. Nous avons vu que les *Paratoidia* possèdent quatre spécialisations qui leur sont propres ; quant aux Gymnophiones, ils sont bien définis par la perte des ceintures et des membres, l'élongation du corps, l'extrême réduction de la queue et la présence de tentacules. Par contre, si Urodèles et Anoures avaient divergé à partir d'un même ancêtre, chacun de ces deux groupes aurait probablement acquis des spécialisations qui lui seraient propres. C'est le cas pour les Anoures dont la partie précaudale de la colonne vertébrale est raccourcie, l'allongement de l'ilion compensant ce raccourcissement ; en outre, leur région caudale a été intégrée dans la région pelvienne (mais n'a pas disparu contrairement à ce qui est toujours affirmé). L'adaptation au saut constitue aussi une spécialisation des Anoures. En revanche, aucune spécialisation ne caractérise les Urodèles et leur monophylie ne peut être démontrée. Cependant, si elle ne peut pas être démontrée, cette monophylie ne peut pas, non plus, être réfutée et la possibilité de voir, dans les Urodèles et les Anoures, deux groupes frères, ne doit pas être écartée ; de même, on ne peut pas éliminer l'autre possibilité : les Anoures seraient nés après la radiation initiale des *Paratoidia*, à partir d'une branche de ces derniers ; les *Paratoidia* non Anoures, c'est-à-dire plus "primitifs" que ces derniers, constitueraient les Urodèles (qui seraient donc paraphylétiques).

De la structure phylétique des Lissamphibiens on retiendra avant tout l'existence de relations étroites entre Urodèles et Anoures : ces deux groupes se différencient après les Gymnophiones. Comme cet ensemble, Gymnophiones compris, possède des spécialisations inconnues chez les Poissons, on ne peut alors pas considérer comme plausible l'origine distincte des Urodèles et des autres Tétrapodes.

2. Les Amphibiens anciens : les "Stégocéphales"

Si l'analyse phylétique n'a concerné que les Lissamphibiens, il ne faut pas en conclure que ces derniers sont considérés comme un groupe distinct, opposé aux Stégocéphales (Nota : le terme "Stégocéphale" a été utilisé dans un sens plus ou moins restreint : il sera pris ici dans son acception la plus large, c'est-à-dire qu'il désigne tous les Amphibiens non Lissamphibiens). L'analyse a porté sur les Lissamphibiens car ce sont des formes actuelles offrant donc un éventail de caractères beaucoup plus important que les fossiles. Ils ont permis d'opposer des arguments sérieux à l'hypothèse du di- ou polyphylétisme et aussi de dégager une trame phylétique qui pourrait servir de base pour élargir l'arbre phylétique grâce à l'inclusion de différents groupes de Stégocéphales. Des taxons appartenant à ces derniers s'insèrent probablement sur les branches qui conduisent aux trois groupes actuels. Malheureusement, les Stégocéphales sont des Tétrapodes primitifs qui ne présentent pratiquement pas de caractères dérivés se retrouvant chez les Lissamphibiens. Ainsi, les rapprochements entre les taxons fossiles et les différentes lignées phylétiques aboutissant aux Lissamphibiens ne peuvent généralement pas être établis. On notera toutefois que l'existence de dents pédicellées a été

établie chez les Dissorophoïdes (Temnospondyles ; Carbonifère supérieur-Permien inférieur). D'autre part, un operculum pourrait être présent chez *Actiobates* qui est lui aussi un Dissorophoïde (EATON, 1973) ; toutefois, *Actiobates* ne semble pas avoir possédé des dents pédicellées. La présence de ces deux caractères, dérivés typiques des Lissamphibiens, chez des Dissorophoïdes constitue un indice sérieux, voire un argument, pour rapprocher ce groupe des Lissamphibiens. Mais il ne faut pas oublier que l'operculum, présent chez les *Paratoidia*, manque très probablement chez les Gymnophiones. Donc, les Dissorophoïdes pourraient s'insérer sur la branche qui conduit aux *Paratoidia* (fig.3a) ou constituer le groupe souche de ces derniers (fig.3b), sans être étroitement apparentés aux Gymnophiones. Ils ne devraient pas, non plus, être apparentés à la souche de l'ensemble des Lissamphibiens.

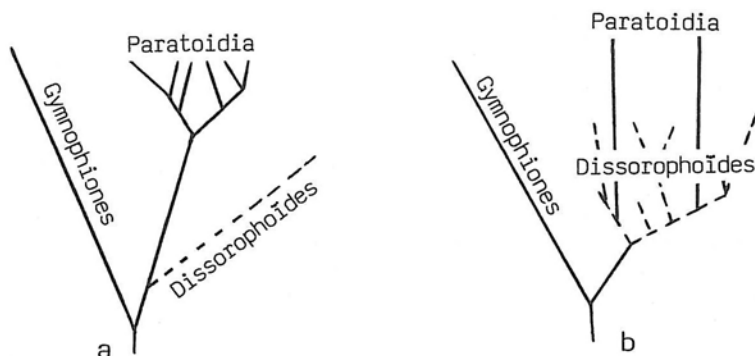


Figure 3 : Relations phylétiques des Dissorophoïdes. a : les Dissorophoïdes s'inséreraient sur la branche qui conduit aux *Paratoidia* (Dissorophoïdes et *Paratoidia* seraient deux groupes frères) ou, b : les Dissorophoïdes (traits discontinus) seraient paraphylétiques et formeraient le groupe souche des *Paratoidia*.

Mais, si on peut rapprocher les Dissorophoïdes des Lissamphibiens, quelle est la position des autres Stégocéphales ? En dehors du fait que ce sont des Tétrapodes anté-Amniotes, donc de grade amphibien, existe-t-il des caractéristiques dérivées permettant de conclure qu'ils descendent tous d'un même ancêtre qui serait aussi celui des Lissamphibiens ? Quelques caractères témoignent dans ce sens. Chez tous les Tétrapodes connus, la liaison osseuse crâne-ceinture scapulaire a disparu. La ceinture pelvienne s'articule avec la colonne vertébrale par l'intermédiaire d'une côte sacrée. L'atlas, inconnu chez les Poissons, représente une spécialisation des Tétrapodes (l'axis, lui n'apparaîtra que chez les Amniotes). La fenêtre ovale et le stapes pourraient être des spécialisations caractérisant les Tétrapodes ; mais on n'a pas pu les mettre en évidence chez certains Amphibiens fossiles, en particulier *Ichthyostega*, et il reste un léger

doute à leur sujet. A ces caractères qui n'existent pas chez les Poissons et qui parlent donc en faveur d'une origine unique des Amphibiens, il faut ajouter le type de respiration. Chez les Lissamphibiens, il n'y a pas de cage thoracique du même type que celle des Amniotes. Le sternum manque, tout au moins entre les côtes (il existe des éléments "sternaux" entre les deux moitiés de la ceinture scapulaire chez les *Paratoidia*) et l'extrémité de ces dernières est libre ; parfois ces côtes sont très courtes, voire absentes. Une partie importante de la cage thoracique est constituée par la ceinture scapulaire, VIALLETON (1924) l'a d'ailleurs qualifiée de "ceinture-thorax". Cette cage thoracique est fixe et ne peut pas intervenir dans le mécanisme du pompage de l'air. Ce pompage est effectué par le système hyobranchial et la musculature intermandibulaire. Ce système assure une ventilation imparfaite des poumons et il est complété par la respiration cutanée qui semble prédominante. S'agit-il d'un système primitif comme on pourrait le penser a priori ? Si on observe le mécanisme respiratoire des Poissons à poumons, on s'aperçoit que le système hyobranchial et la musculature intermandibulaire ne jouent aucun rôle (rappelons qu'il n'y pas de cage thoracique chez les Poissons) ; les Poissons pulmonés utilisent la pression hydrostatique pour faire pénétrer l'air dans leurs poumons (SCHMALHAUSEN, 1964). Chez les Lissamphibiens, il y a donc eu perfectionnement, spécialisation, par rapport aux Poissons. L'absence de sternum et la brièveté des côtes des Stégocéphales font penser que ce même mécanisme, donc cette même spécialisation, existait dans ce groupe comme chez les Lissamphibiens. Il s'agit là encore d'un argument permettant de supposer que Stégocéphales et Lissamphibiens descendent d'un même ancêtre.

Notons que ce dispositif respiratoire des Amphibiens, s'il est une spécialisation par rapport aux Poissons, a fort bien pu donner naissance au mécanisme respiratoire des Amniotes. En effet, la cage thoracique perfectionnée et active peut être dérivée de la ceinture-thorax des Amphibiens ; l'apparition d'une cage thoracique dynamique, et donc l'amélioration de la ventilation pulmonaire, aurait entraîné la diminution du rôle de la respiration cutanée. La dérivation du mécanisme respiratoire des Amniotes à partir de celui des Amphibiens semble confirmée par le fait que de nombreux Reptiles ont conservé les mouvements du plancher intermandibulaire (DRUMMOND, 1946-47) sans que ceux-ci aient gardé un rôle mécanique quelconque dans la respiration. Ainsi, il n'est pas nécessaire d'envisager une dichotomie entre Amphibiens et Amniotes mais comme on l'a toujours supposé ces derniers doivent descendre des Amphibiens qui sont donc paraphylétiques.

L'ORIGINE DES AMPHIBIENS

La recherche de l'ancêtre des Amphibiens, donc des Tétrapodes, passe par la recherche de leur groupe frère. En d'autres termes, il faut chercher quel est le groupe de Poissons qui est le plus étroitement apparenté aux Amphibiens dans la nature actuelle. La connaissance de ce

groupe frère doit en effet apporter des renseignements appréciables sur l'ancêtre commun.

I. LE GROUPE FRÈRE DES TÉTRAPODES

Le point principal concerne ici les choanes. Les Dipneustes possèdent des narines postérieures que JARVIK (1942, 1968) ne considère pas comme homologues des choanes des Tétrapodes. Il s'appuie sur la position de l'ouverture par rapport à la topographie de la région nasale du chondrocrâne. D'autres auteurs ont aussi rejeté l'homologie choane-narine postérieure des Dipneustes (BERTMAR, 1966, 1968 ; THOMSON, 1965 ; PANCHEN, 1967 ; MILES, 1977, entre autres). Par contre l'homologie a été soutenue par, entre autres, SCHMALHAUSEN (1964), MEDVEDEVA (1975), ROSEN *et al.* (1981), GARDINER (1984).

Cette discussion sur la non-homologie des choanes et narines internes est d'ailleurs curieuse lorsqu'elle porte sur les relations topographiques du neurocrâne et de l'orifice choanal ; en effet, JANVIER (1980) a fait remarquer que la narine postérieure des Dipneustes et la choane des Tétrapodes occupent une position similaire alors que c'est la narine antérieure qui, dans ces deux groupes, occupe une position différente ! En fait, il semblerait bien que les Dipneustes possèdent une choane.

En dehors de la présence des choanes, plusieurs caractères dérivés communs aux Dipneustes et aux Tétrapodes ont été cités (ROSEN *et al.*, 1981 ; GARDINER, 1984). Parmi ces caractères, les principaux sont : présence de cinq os couvrant les régions otique et occipitale (deux os latéraux pairs et un central impair), perte du rôle de soutien de l'hyomandibulaire (le palatocarré seul soutient la mandibule : suspension autostylique), fusion des moitiés droite et gauche de la ceinture pelvienne, structure interne des poumons, présence d'une glotte et d'une épiglote... SCHULTZE (1981) a critiqué certains de ces caractères mais les Dipneustes paraissent bien représenter, dans la nature actuelle, le groupe le plus étroitement apparenté aux Tétrapodes (MARTIN, 1982) ; on notera d'ailleurs que, bien que ne reconnaissant pas l'homologie choane/narine postérieure des Dipneustes, MILES (1977) arrive à la même conclusion. Cela ne veut pas dire que les Tétrapodes dérivent d'anciens Dipneustes, mais que ces deux groupes sont nés d'un même ancêtre.

II. LES ANCÊTRES DES AMPHIBIENS

Les ancêtres des Amphibiens sont obligatoirement des Poissons. D'ailleurs les Ichthyostegalia, les plus anciens Amphibiens connus, ont conservé une nageoire caudale à rayons endo- et exo-squelettiques (c'est-à-dire de type ichthyen, à ne pas confondre avec celle de certains Urodèles, simple repli tégumentaire sans squelette), un sous-opercule, un préopercule et des lignes sensorielles partiellement incluses dans les os dermiques. Sachant que tous les Amphibiens descendent d'un même ancêtre, il s'agit de déterminer au sein de quel groupe de Poissons, défini de façon aussi étroite que possible, ils ont pris naissance. Nous avons vu

que les Dipneustes représentent probablement le groupe frère de Tétrapodes ; ils peuvent donc être éliminés de leur ascendance. Mais, ces deux groupes partageant probablement un même ancêtre, les Dipneustes primitifs, proches de cet ancêtre commun, doivent être pris en compte.

Depuis COPE (1892), les Rhipidistiens ont généralement été considérés comme les ancêtres des Tétrapodes. GREGORY (1915), WATSON (1926) puis bien sûr JARVIK à partir de 1942 et WESTOLL (1943) se sont alignés sur ce point de vue. Mais il reste à savoir ce que sont les Rhipidistiens, et comme ce n'est pas le groupe dans son ensemble qui représente l'ancêtre des Tétrapodes, quel Rhipidistien se trouve à l'origine de ces derniers. On doit immédiatement signaler que la réponse précise ne peut pas être donnée mais qu'une approche est possible. Le problème est trop complexe pour être traité ici en totalité, toutefois les grandes lignes de cette question seront exposées.

Notons tout d'abord qu'il est impossible de reconnaître réellement qu'un fossile précis est une forme ancestrale ; la démonstration en est simple (GOUJET *et al.*, 1983). Par contre on peut situer approximativement le fossile au voisinage d'un point d'origine et on peut aussi identifier le "groupe souche", ensemble de taxons dont les relations phylétiques avec les groupes qui en sont issus n'ont pas été reconnues avec précision.

Revenant au problème de l'origine des Amphibiens, et ainsi des Dipneustes, signalons que certains Rhipidistiens, les Ostéolépiformes, possédaient des caractères communs avec les Dipneustes primitifs : structure triradiée du scapulo-coracoïde (JANVIER, 1980) à laquelle il faut ajouter la cosmine à lignes de Westoll qui, connue chez les Dipneustes, existerait chez des Ostéolépiformes (THOMSON, 1975). En outre, chez les plus anciens Amphibiens, les Ichthyostegalia du Dévonien supérieur, la narine externe occupe une position labiale qui se retrouve aussi chez les Ostéolépiformes primitifs et les Dipneustes. D'autre part, des caractères communs aux Tétrapodes et aux Rhipidistiens ont souvent été cités : présence de choanes ; structure de la partie proximale des membres pairs, du toit crânien, du palais ; suspension des mâchoires ; vertèbres des Ostéolépiformes comparables à celles des Tétrapodes primitifs... Notons aussi que des Amphibiens primitifs (les Labyrinthodontes) possédaient des dents à structure plissée qui se retrouvent chez les Rhipidistiens. On peut même préciser que les dents des Labyrinthodontes correspondent au type polyplacodonte connu chez certains Ostéolépiformes (SCHULTZE, 1970).

Certains de ces caractères ont été discutés. En particulier, la présence de choanes chez les Rhipidistiens a été fortement mise en doute, même chez *Eusthenopteron* (ROSEN *et al.*, 1981 ; GARDINER, 1984). Il a aussi été montré qu'un Rhipidistien (*Youngolepis*) ne possède pas de choanes (ZHANG, 1982) et il ne s'agit pas ici d'une simple mise en doute. Certains Rhipidistiens ne possédaient donc pas de choanes, mais tous les membres du groupe en étaient-ils dépourvus ? Il ne paraît pas possible de donner une réponse sûre mais on retiendra que, de toute façon, les ancêtres des Amphibiens ne possédaient pas nécessairement des choanes.

Il est très difficile d'ordonner tous ces caractères, mais ils constituent un faisceau de preuves montrant les affinités entre Dipneustes, Tétrapodes et Rhipidistiens ostéolépiformes. Les Dipneustes étant le groupe frère des Tétrapodes dans la nature actuelle, que se passe-t-il quand on se place à l'époque de la dichotomie ? En effet, Dipneustes et Tétrapodes peuvent descendre d'un même ancêtre qui est un Ostéolépiforme, ou descendre d'Ostéolépiformes distincts ; cette dernière différence serait gommée dans la faune actuelle lors de l'analyse (fig.4).

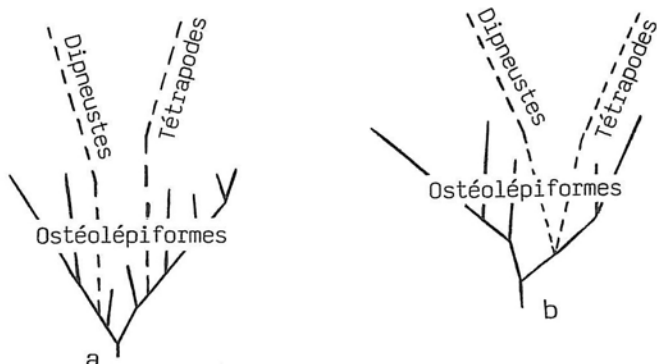


Figure 4 : Relations Ostéolépiformes (traits continus), Dipneustes, Tétrapodes (traits discontinus). a : les Dipneustes et les Tétrapodes descendraient d'Ostéolépiformes différents ou, b : les Dipneustes et les Tétrapodes descendraient d'un même Ostéolépiforme. Dans les deux cas, si on ne tient compte que de la faune actuelle, Dipneustes et Tétrapodes apparaissent comme deux groupes frères.

On notera que les Dipneustes doivent prendre naissance à partir d'Ostéolépiformes qui possédaient de la cosmine, donc d'Ostéolépiformes anciens. Remarquons aussi que les Dipneustes et les Tétrapodes possèdent des caractères évolués inconnus chez les Ostéolépiformes (l'autostylie avec réduction concomitante de l'hyomandibulaire). On peut donc penser que Tétrapodes et Dipneustes seraient réellement des groupes frères et qu'ils s'enracinent dans les Ostéolépiformes primitifs. De toute façon, on remarquera que même dans les hypothèses où les Dipneustes ne descendent pas d'Ostéolépiformes (par exemple SCHULTZE, 1981), ces derniers sont malgré tout considérés comme les formes les plus proches de l'origine des Tétrapodes.

Que devient maintenant *Eusthenopteron* ? Cet Ostéolépiforme, qui a été considéré par JARVIK comme l'image-type du groupe, est en fait un Ostéolépiforme spécialisé (VOROBEVA, 1977). Il est trop dérivé pour pouvoir être placé à l'origine des Tétrapodes. Les Ostéolépiformes

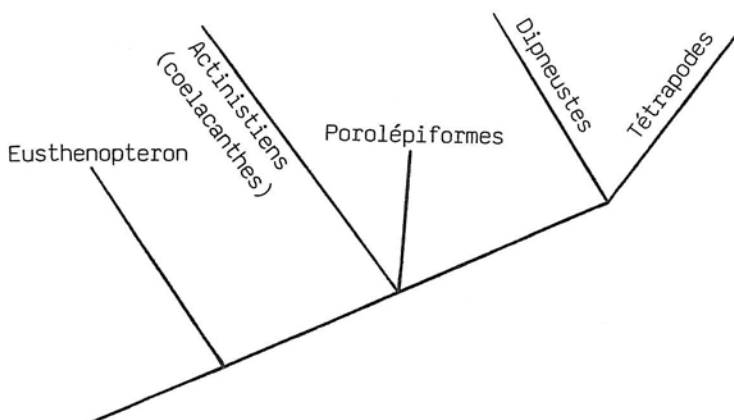


Figure 5 : La position phylétique d'*Eusthenopteron* d'après ROSEN *et al.* (pour ces auteurs, la position des Porolépiformes est problématique).

forment un groupe souche paraphylétique ; Tétrapodes et Dipneustes peuvent dériver de membres primitifs de ce groupe mais pas de formes évoluées. Quant à ROSEN *et al.* (1981), ils rejettent très bas l'enracinement d'*Eusthenopteron* dans la phylogénie, nettement avant l'origine des Tétrapodes (fig.5). Il faut aussi aborder la question d'une autre forme célèbre : *Latimeria chalumnae*, "le" Coelacanthe. Pendant longtemps, un groupe de Poissons, les "Crossoptérygiens", a été défini par la présence d'un joint intracrânien et de nageoires à lobe basal. *Latimeria* qui possède ces deux caractères a été reconnu, dès sa découverte, comme le seul représentant actuel des "Crossoptérygiens". Comme on considèrerait que les Tétrapodes, qu'ils soient monophylétiques ou diphylétiques, descendent des "Crossoptérygiens", il a été conclu que *Latimeria* est le plus proche parent actuel des Tétrapodes et par un raccourci étonnant il a même pu se dire qu'il serait notre ancêtre lointain ! En fait, il a été montré que le joint intracrânien n'a pas une grande signification (BJERRING, 1973 ; MILES, 1977) et, sans vouloir passer en revue toutes les phylogénies proposées, il faut constater que *Latimeria* est maintenant considéré comme relativement éloigné de l'origine des Tétrapodes, les Dipneustes étant généralement admis comme plus proches parents, dans la nature actuelle, des Tétrapodes.

CONCLUSION

Les Urodèles et les Anoures sont étroitement apparentés, ils représentent deux groupes frères formant l'ensemble des *Paratoidia*. Les Gymnophiones ont pris naissance avant l'individualisation des Urodèles et des Anoures. Ainsi, l'hypothèse du diphylétisme des Tétrapodes, d'après laquelle les Urodèles d'une part et les autres Tétrapodes d'autre part seraient nés de groupes de Poissons différents, ne peut pas être soutenue. L'ensemble des Amphibiens, actuels et fossiles (tout au moins en ce qui concerne ces derniers, les formes bien connues), paraît former un groupe monophylétique. Tous les Amphibiens, donc tous les Tétrapodes, doivent descendre d'un unique ancêtre. Dans la nature actuelle, ce sont probablement les Dipneustes qui représentent le groupe le plus étroitement apparenté aux Tétrapodes. Les Amphibiens, et par conséquent tous les Tétrapodes, descendent des "Crossoptérygiens" rhipidiens ; plus précisément, leur groupe souche semble être constitué par les Ostéolépiformes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDREWS, S.M. (1973) — Interrelationships of crossopterygians. *In* : GREENWOOD, P.H., MILES, R.S. et PATTERSON, C., *Interrelationships of Fishes, Suppl. Zool. J. Linn. Soc.*, 53 : 138-177.
- BERTMAR, G. (1966) — The development of skeleton, blood vessels and nerves in the dipnoan snout, with a discussion on the homology of the dipnoan posterior nostrils. *Acta Zool.*, 47 : 81-150.
- BERTMAR, G. (1968) — Lungfish phylogeny. *In* : Orvig, T. ed., *Current problems of Lower Vertebrate phylogeny*. Almqvist et Wiksell, Stockholm, p.259-283.
- BJERRING, H.C. (1973) — Relationships of coelacanthiforms. *In* : GREENWOOD, P.H., MILES, R.S. et PATTERSON, C., *Interrelationships of Fishes, Suppl. Zool. J. Linn. Soc.*, 53 : 179-205.
- BJERRING, H.C. (1975) — Contribution à la connaissance de la neuro-épiphyse chez les Urodèles et leurs ancêtres Porolépiformes. Colloque intern. CNRS 218, Paris, p.231-256.
- BJERRING, H.C. (1984) — Major anatomical steps toward cranioteness : a heterodox view based largely on embryological data. *Journ. Vert. Paleont.*, 4 : 17-29.
- BOLT, R.J. (1969) — Lissamphibians origins : possible protolissamphibian from the Lower Permian of Oklahoma. *Science*, 166 : 888-889.
- COPE, E.D. (1892) — On the phylogeny of the Vertebrata. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 30 : 279-281.

- DRUMMOND, F.H. (1946/1947) — Pharyngo-oesophageal respiration in the lizard *Trachysaurus rugosus*. *Proc. Zool. Soc. London*, 116 : 225-228.
- EATON, T.H. (1973) — A pennsylvanian Dissorophid Amphibian from Kansas. *Occ. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, 14 : 1-8.
- GAFFNEY, E.S. (1979) — Tetrapod monophyly : a phylogenetic analysis. *Bull. Carnegie Mus. nat. Hist.*, 13 : 92-105.
- GARDINER, B.G. (1982a) — Tetrapod classification. *Zool. J. Linn. Soc.*, 74 : 207-232.
- GARDINER, B.G. (1982b) — Mammals, Birds and Mammal-like Reptiles. In : JAYAKAR, S.D. et ZONTA, L., Evolution and the genetics of populations. *Suppl. Atti Ass. Genet. Ital.*, 29 : 11-17.
- GARDINER, B.G. (1984) — Fish-Tetrapod relationships. *Proc. 27th Intern. Geol. Congress*, 2 : 35-44.
- GOUJET, D., JANVIER, P., RAGE, J.C. et TASSY, P. (1983) — Structure ou modalités de l'évolution : point de vue sur l'apport de la paléontologie. Colloque intern. CNRS 330, Dijon, p.137-143.
- GREGORY, W.K. (1915) — Present status of the problem of the origin of the Tetrapoda, with special reference to the skull and paired limbs. *Ann. New York Acad. Sci.*, 26 : 317-383.
- HERRE, W. (1935) — Die Schwanzlurche der Mitteleozänen (oberlutetischen) Braunkohle des Geiseltales und die Phylogenie der Urodelen unter Einschluss der fossilen Formen. *Zoologica*, 33 : 1-85.
- HERRE, W. (1964) — Zum Abstammungsproblem von Amphibien und Tylophen sowie über Parallelbildungen und zur Polyphyliedebate. *Zool. Anz.*, 173 : 66-98.
- HOLMGREN, N. (1933) — On the origin of the Tetrapod limb. *Acta Zool.*, 14 : 185-295.
- HOLMGREN, N. (1949) — Contributions to the question of the origin of Tetrapods. *Acta Zool.*, 30 : 458-484.
- JANVIER, F. (1980) — L'origine des Tétrapodes : nouveaux aspects du problème. 105^e Congr. Soc. sav., Sect. Sci., 3 : 35-46.
- JARVIK, E. (1942) — On the structure of the snout of crossopterygians and lower gnathostomes in general. *Zool. bidr.*, 21 : 235-675.
- JARVIK, E. (1960) — Théories de l'évolution des Vertébrés. Masson, Paris, 104 p.
- JARVIK, E. (1964) — Specializations in early Vertebrates. *Ann. Soc. R. zool. Belg.*, 94 : 1-95.
- JARVIK, E. (1968) — Aspects of Vertebrate phylogeny. In : ORVIG, T., Current problems of Lower Vertebrate phylogeny. Almqvist et Wiksell, Stockholm, p. 497-527.

- JARVIK, E. (1972) — Middle and Upper Devonian Porolepiformes from East Greenland with special reference to *Glyptolepis groenlandica* n.sp. *Medd. Gronland*, 187 : 1-307.
- JARVIK, E. (1975) — On the saccus endolymphaticus and adjacent structures in Osteolepiforms, Anurans and Urodeles. Colloque intern. CNRS 218, Paris, p.191-211.
- JARVIK, E. (1980) — Basic structure and evolution of Vertebrates. Academic Press, Londres, vol.2, 338 p.
- JURGENS, J.D. (1971) — The morphology of the nasal region of Amphibia and its bearing on the phylogeny of the group. *Ann. Univ. Stellenbosch*, A, 46 : 1-146.
- LEHMAN, J.P. (1968) — Remarques concernant la phylogénie des Amphibiens. In : ORVIG, T., Current problems of Lower Vertebrate phylogeny. Almqvist et Wiksell, Stockholm, p.307-315.
- LOMBARD, R.E. et BOLT, J.R. (1979) — Evolution of the Tetrapod ear : an analysis and reinterpretation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 11 : 19-76.
- LOVTRUP, S. (1977) — The Phylogeny of Vertebrata. Wiley and Sons, New York, 340 p.
- MARCUS, H. (1935) — Zur Entstehung der Stapesplatte bei *Hypogeophis*. *Anat. Anz.*, 80 : 142-146.
- MARTIN, M. (1982) — Les Dipneustes : des cousins des quadrupèdes ? *Pour la Science*, 59 : 12-23.
- MEDVEDEVA, J.M. (1975) — L'organe olfactif chez les Amphibiens et sa signification phylétique. *Trudy Zool. Inst. A. N. SSSR*, 58 : 1-174 (en Russe).
- MILES, R. (1977) — Dipnoan (lungfish) skulls and the relationships of the group : a study based on new species from the Devonian of Australia. *Zool. J. Linn. Soc.*, 61 : 1-328.
- NIEUWKOOP, P.D. et SUTASURYA, L.A. (1976) — Embryological evidence for a possible polyphyletic origin of the recent amphibians. *J. Embryol. exp. Morphol.*, 35 : 159-167.
- PANCHEN, A.L. (1967) — The homologies of the Labyrinthodont centrum. *Evolution*, 21 : 24-33.
- PARKER, H.W. (1956) — Viviparous Caecilians and amphibian phylogeny. *Nature*, 178 : 250-252.
- PARSONS, T.S. et WILLIAMS, E.E. (1962) — The teeth of Amphibia and their relation to Amphibian phylogeny. *J. Morphol.*, 110 : 375-389.
- PARSONS, T.S. et WILLIAMS, E.E. (1963) — The relationships of the modern Amphibia : a reexamination. *Quart. Rev. Biol.*, 38 : 26-53.
- RAGE, J.C. et JANVIER, P. (1982) — Le problème de la monophylie des Amphibiens actuels, à la lumière des nouvelles données sur les affinités des

Tétrapodes. In : BUFFETAUT, E., JANVIER, P., RAGE, J.C. et TASSY, P.,
Phylogénie et paléobiogéographie. *Geobios*. mém. sp. 6 : 65-83.

REIG, O.A. (1964) — El problema del origen monofilético o polifilético de los Anfibios, con consideraciones sobre las relaciones entre Anuros. *Ameghiniana*, 3 : 191-211.

REMANE, A. (1964) — Das Problem Monophylie-Polyphylie mit besonderer Berücksichtigung der Phylogenie der Tetrapoden. *Zool. Anz.*, 173 : 22-49.

ROSEN, D.E., FOREY, P.L., GARDINER, B.G. and PATTERSON, C. (1981) — Lungfishes, Tetrapods, paleontology, and plesiomorphy. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 167 : 163-275.

SÄVE-SÖDERBERGH, G. (1933) — The dermal bones of the head and the lateral line system in *Osteolepis macrolepidotus* A.G. *Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsala*, 9 : 1-130.

SÄVE-SÖDERBERGH, G. (1935) — On the dermal bones of the head in labyrinthodont Stegocephalians and primitive Reptilia. *Medd. Gronland*, 98 : 1-211.

SCHMALHAUSEN, I.T. (1964) — L'origine des Vertébrés terrestres. Izdatel'stvo Nauka, Moscou (en Russe). Traduction anglaise :
(1968) — The origin of Terrestrial Vertebrates. Academic Press, Londres et New York, 314 p.

SCHULTZE, H.P. (1970) — Folded teeth and the monophyletic origin of Tetrapods. *Amer. Mus. Novitates*, 2048 : 1-10.

SCHULTZE, H.P. (1981) — Hennig und der Ursprung der Tetrapoda. *Paläont. Z.*, 55 : 71-86.

STENSIÖ, E. (1963) — The brain and the cranial nerves in fossil craniate Vertebrates. *Skr. norske Vidensk-Akad. Math. Naturw. Kl.*, 13 : 5-120.

SZARSKI, H. (1962) — The origin of Amphibia. *Quart. Rev. Biol.*, 37 : 189-241.

SZARSKI, H. (1977) — Sarcopterygii and the origin of Tetrapods. In : HECHT, M.K., GOODY, P.C. et HECHT, B.M., Major patterns in Vertebrate Evolution, Plenum Press, New York et Londres, p.517-540.

THOMSON, K.S. (1965) — The comparative anatomy of the snout in the rhipidistian fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 131 : 313-357.

THOMSON, K.S. (1968) — A critical review of the diphyletic theory of rhipidistian-amphibian relationships. In : ORVIG, T., Current problems of Lower Vertebrate phylogeny. Almqvist et Wiksell, Stockholm, p.286-306.

THOMSON, K.S. (1975) — On the biology of cosmine. *Bull. Peabody Mus. nat. Hist.*, 40 : 1-59.

VIALLETON, L. (1924) — Membres et ceintures des Vertébrés tétrapodes. Doin, Paris, 710 p.

- VOROBJEVA, E.I. (1977) — Morphologie et diversification évolutive des poissons crossoptérygiens (en russe). *Trudy Paleont. Inst. SSSR*. 163 : 1-240.
- WAKE, D.B. (1970) — Aspects of vertebral evolution in the modern Amphibia. *Forma et Functio*, 3 : 33-60.
- WATSON, D.M.S. (1926) — The evolution and origin of the Amphibia. *Phil. Trans. Roy. Soc., B*, 214 : 189-257.
- WESTOLL, T.S. (1943) — The origin of the tetrapods. *Biol. Rev.*, 18 : 78-98.
- WINTREBERT, P. (1910) — L'origine des Urodèles. *Mém. Soc. biol. Paris*, 69 : 172-174.

J.C. RAGE
 Université de Paris 6
 Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés
 4 Place Jussieu
 75230 PARIS Cedex 05

NOTES SUR LES ESPÈCES D'AMPHIBIENS ET DE REPTILES PRÉSENTES DANS LE DÉPARTEMENT DU PUY-DE-DÔME

par

Robert DORÉ et Dominique BRUGIÈRE

Résumé — Douze espèces de Reptiles et quinze espèces d'Amphibiens ont été dénombrées dans le département du Puy-de-Dôme (Auvergne, France), lequel a été divisé en treize zones naturelles. Les auteurs précisent la répartition des espèces à l'intérieur de chacune de ces zones.

Mots clés : Amphibiens, Reptiles, répartition, Puy de Dôme, Auvergne, France.

Summary — Twelve species of *Reptilia* and fifteen species of *Amphibia* have been inventoried in the department of Puy de Dôme (Auvergne, France). This department has been divided into thirteen natural areas. The authors have precised the repartition of the species inside of each area.

Key words : *Amphibia*, *Reptilia*, repartition, Puy de Dôme, Auvergne, France.

I. INTRODUCTION

Cette publication vient en complément de celle parue précédemment (DORÉ, 1983). Elle a été complétée par de nouvelles observations des deux auteurs et fait ressortir les répartitions en fonction des zones naturelles du département comme cela a déjà été fait dans l'Isère (NOBLET, 1983).

Les différentes zones auraient pu être divisées chacune en plusieurs sous-zones, compte-tenu de la grande variété des biotopes que l'on trouve dans le Puy-de-Dôme ; mais, pour simplifier, nous en avons retenu seulement treize.

Dans le tableau, figurent quelques points d'interrogation : ils concernent des espèces qui sont probablement présentes dans les zones considérées, mais que nous n'avons pas encore trouvées.

II. NOTES SUR LES ESPÈCES PRÉSENTES

A. Reptiles

— Cistude d'Europe (*Emys orbicularis*) : commune dans de nombreux étangs de la Sologne bourbonnaise (03) et aussi dans quelques autres à l'ouest de la rivière Allier, on la retrouve très accidentellement

dans quelques "boires" (ex-bras de la rivière) du département de l'Allier, aux confins de celui du Puy-de-Dôme. Notre collègue Christian Bouchardynous a signalé deux sujets dans le Puy-de-Dôme, en 1984, au bord de l'Allier, à Beauregard-l'Evêque.

- Lézard des murailles (*Lacerta muralis*) : commun dans la plaine jusqu'à 800-900 mètres avec de rares populations jusqu'à 1100 mètres dans les rochers.

- Lézard vivipare (*Lacerta vivipara*) : inféodé aux zones de callunes et de tourbières au-dessus de 800 mètres.

- Lézard des souches (*Lacerta agilis*) : son habitat normal se situe entre 700 et 1100 mètres ; toutefois, il existe quelques stations beaucoup plus basses, vers 400-500 mètres, dans le bassin d'Ambert et au pied de la Montagne Bourbonnaise.

- Lézard vert (*Lacerta viridis*) : commun en plaine vers 800-900 mètres et exceptionnellement 1000 mètres.

- Orvet (*Anguis fragilis*) : partout, jusque vers 1200-1300 mètres.

- Couleuvre à collier (*Natrix natrix*) : partout, en fonction des zones humides, surtout en plaine, mais aussi, sporadiquement, jusqu'à 1200 mètres.

- Couleuvre vipérine (*Natrix maura*) : jadis signalée abondante sur la rivière Allier (EUSEBIO, 1922), on ne la retrouve plus que dans la partie amont et dans ses affluents : Dore, Morge, Sioule, notamment, où elle est de plus en plus rare.

- Couleuvre lisse (*Coronella austriaca*) : présente de la plaine à la montagne en effectifs réduits, jusqu'à 1000 mètres au moins.

- Couleuvre d'Esculape (*Elaphe longissima*) : localisée à quelques stations du Comté et des Couzes.

- Vipère aspic (*Vipera aspis*) : se rencontre de la plaine (où elle devient rare après avoir été abondante il y a moins de vingt ans) jusque vers 800-900 mètres, voire exceptionnellement 1000 mètres ; elle se raréfie, même en terrains accidentés, comme toutes les autres espèces du reste.

- Vipère péliade (*Vipera berus*) : montagnes au-dessus de 800-900 mètres : Dômes, Dore, Cézallier, Artense, Forez et probablement Livradois. Son avenir est gravement compromis par un enrésinement de plus en plus généralisé.

B. Amphibiens

- Sonneur à pieds épais (*Bombina variegata*) : il devient très rare. C'est un habitant de la plaine qui ne dépasse guère 600 mètres d'altitude. Il a la mauvaise habitude de séjourner et même de pondre dans les ornières de chemins où il se fait écraser par les engins agricoles : ceci est certainement une des causes non négligeables de sa raréfaction.

- Alyte accoucheur (*Alytes obstetricans*) : présent dans la quasi-totalité des zones naturelles de la plaine jusque vers 1200 mètres, d'une manière très discontinue ; exceptionnel dans le Val d'Allier.

- Rainette des arbres (*Hyla arborea*) : commune dans les Varennes et dans la moitié Nord du Val d'Allier. Présente, mais localisée dans le bassin d'Ambert ; à noter un individu vers Manzat (Les Noyers) dans les

Combrailles, en une localité éloignée de toutes autres stations connues : c'est la raison pour laquelle nous ne l'avons pas reprise dans le tableau.

- Crapaud commun (*Bufo bufo*) : commun partout, sauf en Limagne, jusque vers 1200 mètres.

- Crapaud calamite (*Bufo calamita*) : assez commun jusque vers 1200 mètres.

- Grenouille agile (*Rana dalmatina*) : commune en plaine, mais se raréfie rapidement en altitude pour disparaître au-dessus de 800 mètres.

- Grenouille rousse (*Rana temporaria*) : surtout commune en altitude jusqu'aux sommets ; beaucoup plus rare en plaine.

- Grenouille verte (*Rana esculenta*) : surtout commune en plaine.

- Grenouille rieuse (*Rana ridibunda*) : trouvée dans une gravière du Val d'Allier, à la Roche Noire, où elle a été introduite.

- Salamandre terrestre (*Salamandra salamandra*) : commune de la plaine à la montagne jusque vers 950 mètres au moins.

- Triton palmé (*Triturus helveticus*) : très commun ; partout en plaine, plus rare en montagne.

- Triton alpestre (*Triturus alpestris*) : Forez, Livradois, Bois Noirs, Montagne Bourbonnaise, cette espèce descend à 500 mètres dans le bassin d'Ambert et aussi, sporadiquement, dans les Varennes où elle est, malgré tout, exceptionnelle.

- Triton à crête (*Triturus cristatus*) : habitant de la plaine jusque vers 700-800 mètres.

- Triton marbré (*Triturus marmoratus*) : la vallée de la Sioule constitue approximativement la limite orientale de cette espèce. On retrouve dans ce secteur, le Triton de Blasius.

III. COMMENTAIRES

L'examen du tableau risque de donner un aperçu trop optimiste de la réalité. Aussi, tenons-nous à préciser que toutes les espèces se raréfient chaque année davantage ou ont même totalement disparues de beaucoup de stations, comme par exemple le sonneur à pieds épais, pour ne citer que lui.

A notre avis, la protection des Reptiles et Amphibiens de France passe obligatoirement par la création de réserves de superficie restreinte, de préférence à l'écart de lieux de fréquentation des touristes, où les écosystèmes seraient conservés intacts. Ce ne serait pas parfait, car il subsisterait néanmoins d'autres facteurs néfastes : destructions, à l'échelle planétaire, de la végétation terrestre et marine (ralentissement de la photosynthèse d'où augmentation du taux de gaz carbonique accompagnée de l'effet de serre avec réchauffement du climat), pluies acides, détérioration de la couche d'ozone, eaux de ruissellement polluées, pollution de l'atmosphère, radioactivité artificielle, isolement des populations et probablement bien d'autres causes encore, mais ce serait tout de même un gros progrès si nous tenons à ne pas exclure définitivement les Reptiles et Amphibiens de notre pays. Précisons que ce sont les régions de plaine, c'est-à-dire celles où les Reptiles et Amphibiens étaient abondants autrefois, qui sont les plus menacées par notre type de civilisation.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- DORÉ, R. (1983) .— Les Reptiles et Batraciens d'Auvergne. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 26 : 29-33.
- EUSÉBIO, A. (1922) .— Tableau dichotomique des Reptiles d'Auvergne. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Auvergne*, 2 : 35-38.
- NOBLET, J.F. (1983) .— Troisième synthèse des observations de Reptiles et Batraciens pour le département de l'Isère. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 27 : 7-42.

R. DORÉ
73 avenue du Mont-Dore
63110 BEAUMONT - FRANCE

D. BRUGIÈRE
39 rue Sidi Brahim
03200 VICHY - FRANCE

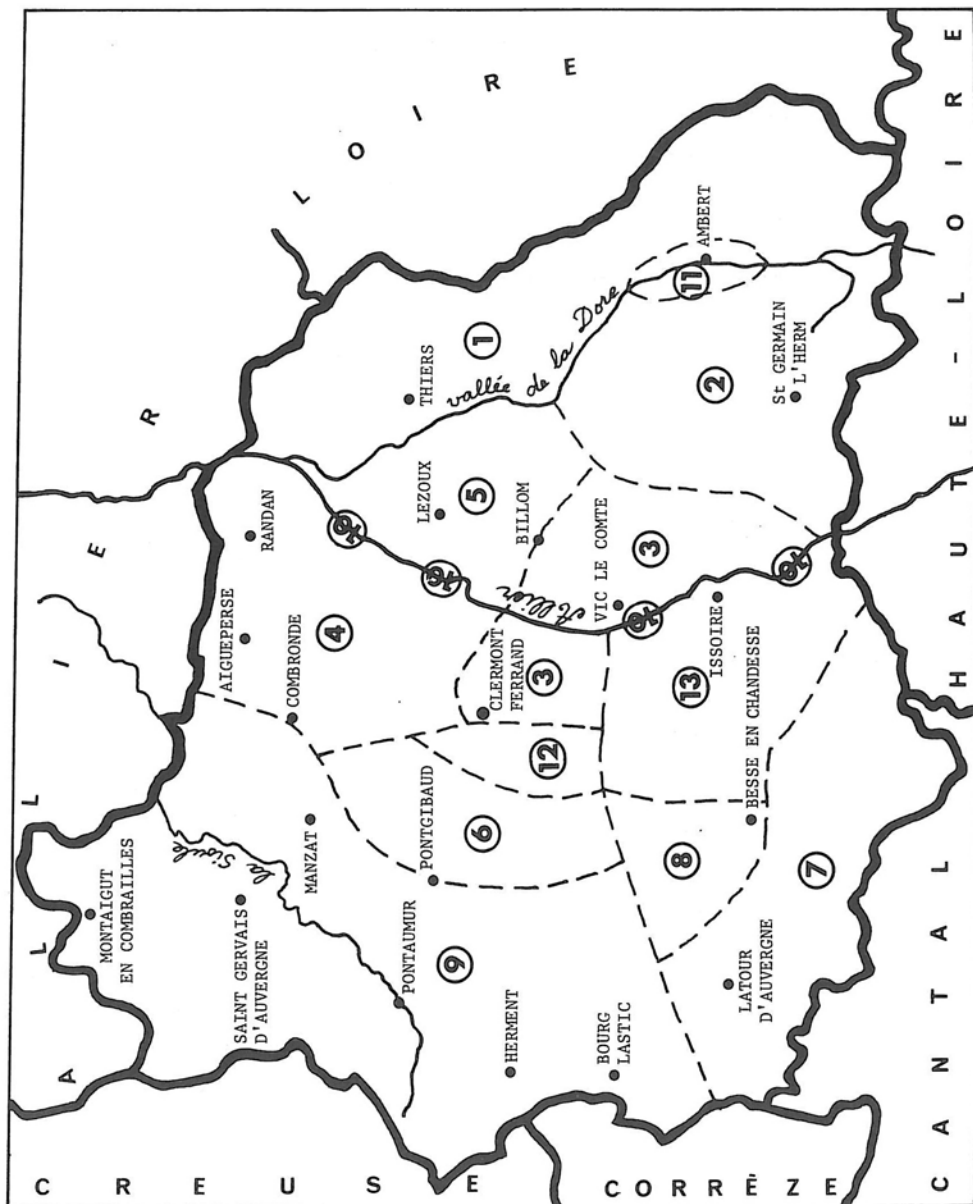
TABEAU I
Répartition des Reptiles et Amphibiens selon les zones naturelles

Espèces	Numéros des zones naturelles												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Cistude d'Europe (<i>Emys orbicularis</i>)										?			
Lézard des murailles (<i>Lacerta muralis</i>)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Lézard vivipare (<i>L. vivipara</i>)	X	X				X	X	X	X				
Lézard des souches (<i>L. agilis</i>)	X	X				X	X	X	X	X	X	X	X
Lézard vert (<i>L. viridis</i>)	X	X	X	X	X				X	X	X	X	X
Orvet (<i>Anguis fragilis</i>)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Couleuvre à collier (<i>Natrix natrix</i>)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Couleuvre vipérine (<i>Natrix maura</i>)	X	X			X				X	X	X		X
Couleuvre lisse (<i>Coronella austriaca</i>) ⁽¹⁾	X	X	X	X	X	X	?	?	X	X	?	X	X
Couleuvre d'Esculape (<i>Elaphe longissima</i>) ⁽²⁾			X							X			X
Vipère aspic (<i>Vipera aspis</i>) ⁽³⁾	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Vipère péliade (<i>V. berus</i>)	X	?				X	X	X	X				
Sonneur à pieds épais (<i>Bombina variegata</i>)			X	X	X				X		?		
Alyte (<i>Alytes obstetricans</i>)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	?	X	X
Rainette des arbres (<i>Hyla arborea</i>)					X					X	X		
Crapaud commun (<i>Bufo bufo</i>)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Crapaud calamite (<i>Bufo calamita</i>)	X	?	X	X	X	X	X	X	X	X	X	?	X
Grenouille agile (<i>Rana dalmatina</i>)	X	X	X	X	X				X	X	?		X
Grenouille rousse (<i>R. temporaria</i>)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Grenouille verte (<i>R. esculenta</i>)	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X		X
Grenouille rieuse (<i>R. ridibunda</i>)										X			
Salamandre terrestre (<i>Salamandra salamandra</i>)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	?	X	X	X
Triton palmé (<i>Triturus helveticus</i>)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	?	X
Triton alpestre (<i>T. alpestris</i>)	X	X			X						X		
Triton à crête (<i>T. cristatus</i>)				X	X	X			X	?	?	?	X
Triton marbré (<i>T. marmoratus</i>)									X				
Triton de Blasius (<i>T. blasiei</i>)									X				

(1), (2), (3) : Coronelle lisse, Couleuvre d'Esculape et Vipère aspic = ces trois espèces se trouvent dans le Val d'Allier mais uniquement dans les zones accidentées et non en plaine.

ZONES NATURELLES

- | | | |
|--|---|---|
| 1. MONTS DU FOREZ et BOIS NOIRS (versant occidental, le versant oriental appartenant au département de la Loire) | } | montagnes granitiques, alt. : 450 à 1640 mètres |
| 2. MONTS DU LIVRADOIS | | |
| 3. COMTÉ et PLATEAUX BASALTIQUES de la LIMAGNE | : | plateaux de 600 à 800 mètres d'altitude avec pentes calcaires descendant jusqu'en plaine de Limagne |
| 4. GRANDE LIMAGNE | : | plaine sédimentaire, alt. environ 400 mètres |
| 5. VARENNES | : | plaine argilo-siliceuse avec mares et étangs, alt. environ 400 mètres |
| 6. MONTS DÔMES | : | altitude de 900 à 1465 mètres |
| 7. CEZALLIER/ARTENSE | : | plateaux couverts de laves, alt. de 1000 à 1200 mètres |
| 8. MONTS DORES | : | alt. de 900 à 1886 mètres |
| 9. COMBRAILLES | : | pénéplaine granitique avec gorges et ravins s'abaissant de 900 mètres au sud à 500 mètres au Nord |
| 10. VAL d'ALLIER | : | alt. environ 350 mètres |
| 11. LIMAGNE d'AMBERT | : | bassin sédimentaire alt. environ 500 mètres |
| 12. PÉRIPHÉRIE ORIENTALE des DÔMES | } | zone de transition allant des Monts-Dores et Monts-Dômes jusqu'en Limagne |
| 13. ZONE des COUZES | | |



ÉLEVAGE ET REPRODUCTION EN TERRARIUM INTÉRIEUR d'*Egernia cunninghami* (Gray) (*Reptilia, Sauria, Scincidae*)

par

Alain TURBILLON

Résumé — Cet article traite des conditions d'élevage et de la reproduction en captivité d'un Scinque vivipare australien : *Egernia cunninghami*. Quelques aspects de sa biologie sont également évoqués.

Mots clés : *Egernia cunninghami*, élevage, reproduction, comportement.

Abstract — This article deal with the keeping conditions and the reproduction in captivity of a viviparous australian Skink : *Egernia cunninghami*. Also some aspects of its biology are given.

Key words : *Egernia cunninghami*, rearing, reproduction, behaviour.

I. DESCRIPTION DE L'ESPÈCE

Egernia cunninghami est un scinque vivipare australien dont l'aire de répartition s'étend des zones montagneuses du Sud-est du Queensland à la Nouvelle-Galle du Sud et aux états de Victoria et d'Australie du Sud, pouvant atteindre 45 cm (Swanson, 1976), possédant un corps massif, des membres robustes munis de doigts longs aux griffes acérées, une peau rugueuse dont chaque écaille se termine en pointe fine. Les écailles de la queue sont plus importantes que celles du corps.

La coloration varie suivant le biotope des animaux (WORREL, 1970 ; SWANSON, 1976). Elle va du brun uniforme au brun ponctué de noir et de blanc. On peut trouver des individus dont le corps et la queue sont noirs ponctué de blanc et la tête de couleur brun-rouge. Mon élevage se compose de 11 animaux (3 adultes et 8 jeunes) ayant ce type de coloration.

La coloration varie également d'un sexe à l'autre : la femelle est plus sombre, son corps est moins ponctué de blanc que celui des mâles ; chez celle-ci, également, le dessus de la tête est plus foncé, plus rouge, et la face ventrale est blanche parsemée de taches noires, alors qu'elle est immaculée chez les mâles. Chez les deux sexes, les points blancs forment des lignes transversales sur le dos et des anneaux autour de la queue.

Lors de leur acquisition en octobre 1981, les 3 adultes (2 mâles et 1 femelle) n'étaient âgés que de 2 ans environ et mesuraient en moyenne 24 cm. Actuellement ils atteignent 40 et 39 cm pour les mâles

et 37,5 cm pour la femelle. Le mâle a une tête plus massive et est plus grand que la femelle.

J'ai pu remarquer, chez des jeunes âgés de 3 mois, le même dimorphisme concernant la coloration mais également la grandeur de la tête. HITZ (communication personnelle, et NIEKISCH (1975-1980), dont les animaux appartiennent à une forme différente (brune ponctuée de blanc et de noir), n'ont jamais remarqué de différences de coloration ou de grandeur entre les sexes chez les jeunes. NIEKISCH (1980) indique cependant que les mâles sont facilement différenciables des femelles vers l'âge de 3 ans par leur tête plus massive.

II. LES TERRARIUMS

Les terrariums sont en bois aggloméré de 20 mm et leur dimension est de 1 × 0,60 × 0,60 m (L × l × H). La façade est vitrée et chaque côté est muni d'une porte grillagée. La lumière est fournie par un tube "True-Lite" de 0,60 m. Une lampe Philips TUV 6W, installée à environ 35 cm du sol, est allumée trente minutes par jour. Le chauffage du sol est assuré par un câble chauffant Réna 7m/50W enroulé entre les barreaux d'une grille de 30 × 20 cm et fournissant une température locale de 40°C. Le chauffage de l'air est assuré par une ampoule "Mazdasol" de 40 ou 60 W, et contrôlé par un thermostat. Une horloge électrique commande les chauffages et l'éclairage, lesquels possèdent néanmoins en aval leur propre interrupteur. Le substrat est composé de gravillons de 5 à 10 mm, renouvelés tous les semestres. Des pierres non tranchantes, cimentées entre elles, forment des grottes où les animaux peuvent s'isoler. Un petit récipient de verre est rempli d'une eau renouvelée tous les jours. Les *Egernia cunninghami* boivent peu, sinon le matin au réveil, et ne se baignent jamais avant la mue ; celle-ci se déroule sans problème : en un quart d'heure l'animal, en se frottant, s'est débarrassé de son exuvie.

III. RYTHME ANNUEL

Du 16 octobre au 15 avril, c'est-à-dire pendant le printemps et l'été australs, le terrarium des 3 adultes est chauffé et éclairé 12 heures par jour. Les températures diurnes se situent entre 32 et 35°C, et nocturnes entre 15 et 18°C. La nourriture est donnée deux fois par semaine et en grandes quantités.

Du 16 avril au 24 août, automne et hiver australs, l'éclairage et le chauffage-sol sont abaissés à 8 heures par jour, et la lampe "Mazdasol" est supprimée. Températures diurnes entre 25 et 28°C, nocturnes entre 14 et 18°C. La nourriture est donnée une fois par semaine et en petites quantités.

Du 25 au 31 août, semaine de préparation au repos hivernal : suppression de la nourriture, du chauffage-sol et de l'éclairage UV, seul le tube "True-Lite" reste allumé.

A partir du 1er septembre jusqu'au 8 octobre, repos hivernal : suppression des chauffages et de tous les éclairages ainsi que de la nourriture. Températures diurnes entre 15 et 18°C, nocturnes entre 9 et 12°C. Afin d'obtenir une obscurité complète, un drap épais recouvre la vitre.

Pendant la semaine du 9 au 15 octobre, rétablissement progressif de la durée de l'éclairage et des températures estivales. Durant cette semaine, aucune nourriture n'est offerte, afin de permettre aux animaux de recouvrer les moyens d'une digestion normale. A partir du troisième jour du rétablissement, un peu de sucre en poudre ou de sirop de menthe blanche est dissous dans l'eau fraîche donnée chaque matin. D'après HITZ (communication personnelle), ce sucre aide à la reconstitution de la flore intestinale. Les fruits, particulièrement les bananes et les raisins (fruits riches en sucre), représentent la première nourriture offerte.

Les jeunes et les sub-adultes ne sont pas soumis au repos hivernal ; leur terrarium est toute l'année chauffé et éclairé douze heures par jour.

IV. NOURRITURE

Egernia cunninghami accepte sans problème des Vers de farine, des Blattes, des Grillons, Criquets, Chenilles de *Galleria* ; viande hachée mélangée à du jaune d'oeuf et à des flocons "Ali-Floc Special" ⁽¹⁾, qui contiennent les vitamines A, D3, E, B1, B2, B3, B6, B12, etc... ainsi que des minéraux ; nourriture sans colorant en boîte pour chats ou chiens ; souriceaux ; divers fruits : bananes, mélangées à des flocons "Ali-Floc Special", raisins, cerises, ananas, pêches, abricots, etc. ; divers légumes : endives, carottes, laitue, champignons, etc. ; tous fruits et légumes lavés à grande eau ; gâteau de riz, pain d'épice, confiture, etc...

Une fois par semaine, une dose de "Vionate" ⁽²⁾, correspondant à celle indiquée pour les oiseaux, est mélangée à la nourriture.

V. VIE DU GROUPE

Dans la nature les *Egernia cunninghami* vivent en petits groupes hiérarchisés. Approximativement une semaine après l'arrivée des animaux en élevage, des poursuites et des morsures eurent lieu dans le terrarium, mais plus particulièrement entre les deux mâles ; la femelle resta cachée sous une pierre. Le lendemain, seul un mâle était visible : le dominant. La femelle osa une courte sortie en fin d'après-midi, ce qui lui valut d'être à nouveau poursuivie par le mâle dominant ; mais les morsures à la tête me semblaient plus douces. Le mâle dominé ne se montra que 2 jours plus tard et fut aussitôt poursuivi par le dominant.

(1) "Ali-Floc special" (sans colorant) fabriqué en Suisse et importé par G. SOREAU S.A., trouvable dans les magasins pour animaux et dans les grandes surfaces.

(2) "Vionate", poudre minéralo-vitaminée pour petits animaux et oiseaux, fabriquée par les Laboratoires Squibb, trouvable en Suisse et en R.F.A., malheureusement non encore disponible en France.

Les 3 ou 4 jours qui suivirent, le mâle dominé ne sortit plus de sa cachette ; la femelle, sans doute encouragée par l'évidente douceur des morsures, fit plusieurs sorties, de plus en plus longues, et accepta de s'alimenter.

Au début de la semaine suivante, le calme revint dans le terrarium : le mâle dominé et la femelle allaient et venaient et s'alimentaient normalement.

J'ai fréquemment remarqué que les mâles dominés attendaient patiemment que le mâle dominant ait fini de manger avant de s'approcher du plat, ou de s'approprier des Insectes ou des Souriceaux. Les femelles ne prennent aucune précaution de ce genre.

La liberté surveillée offerte aux dominés par les dominants n'empêche nullement les morsures (mais elles sont moins fréquentes) ni les poursuites (qui deviennent plus brèves) de continuer. La scène est toujours la même : le dominant s'approche brusquement du mâle dominé et le mord au flanc, ce qui provoque toujours la fuite du dominé. Le mâle dominant le poursuit alors jusque dans sa cachette, mais ne le mord plus, frétille de la queue pendant quelques secondes et s'en retourne. Le mâle dominé ressort quelques instants plus tard et semble normalement actif, jusqu'à la prochaine crise hiérarchique du dominant !

Chez les femelles, en dehors de la période de reproduction, les morsures deviennent très rares et elles ne provoquent plus leur fuite. Le dominant s'approche tranquillement de la femelle, leurs deux corps formant un angle droit, et semble hésiter à la mordre ; s'il le fait, c'est toujours avec beaucoup de douceur et uniquement à la tête.

Les dominants maintiennent ainsi l'ordre dans le terrarium, un ordre établi une fois pour toutes.

Dans mes terrariums, seuls les mâles dirigent les groupes.

Je n'ai jamais observé une femelle mordant un mâle ou des femelles se querellant.

Tableau récapitulatif :

— Dominant envers mâles dominés : morsures au flanc et à la base de la queue = démonstrations de supériorité (HITZ, communication personnelle, et NIEKISCH (1975-1980) : mêmes constatations).

— Dominant envers femelles : morsures au flanc = cours, recherches d'accouplements.

— Dominant envers femelles : morsures à la tête = démonstrations (modérées) de supériorité, et peut-être — sans anthropomorphisme exagéré ! — d'attachement, ceci explique le fait que ces morsures à la tête n'interviennent jamais envers les mâles dominés.

Chez les jeunes, les premières réactions hiérarchiques ont été observées dès l'âge d'un an.

Les nouveau-nés sont très craintifs et fuient dès que l'on s'approche de la vitre. Cette "crainte de la tête inconnue" s'estompe après une ou deux semaines. Elle revient au galop dès qu'une personne qui leur est étrangère, ou du moins qu'ils voient moins souvent, pénètre dans la salle où ils se trouvent. J'ai également observé cette réaction chez les *Tiliqua* et les *Egernia* adultes et semi-adultes ; ce qui tendrait à prouver que ces lézards reconnaissent leur soigneur.

VI. REPRODUCTION

Deux naissances ont été obtenues dans mes élevages. La première eut lieu le 13 août 1982 ; la deuxième, le 25 février 1984.

Lors de la première reproduction, ni les accouplements ni la naissance n'ont pu être observés. Le matin du 13 août, le premier jeune a été trouvé inerte sur le sol, une petite goutte de sang à chaque narine — sans doute avait-il été écrasé par le corps d'un adulte ? ; les 2 autres jeunes, trouvés cachés derrière les pierres, furent aussitôt isolés.

En revanche, toutes les étapes de la deuxième reproduction ont pu être observées.

Les accouplements sont précédés d'une "cour" du mâle. Celui-ci s'approche du côté de la femelle, puis il la mord au flanc, ce qui provoque toujours sa fuite. Il la poursuit alors jusqu'à pouvoir l'immobiliser en la mordant fermement derrière la tête, à la hauteur des pattes avant. L'accouplement proprement dit dure moins d'une minute. Après l'accouplement, le mâle maintient la femelle encore pendant quelques secondes. Celle-ci, dans sa fuite, peut le trainer sur quelques centimètres.

Le premier accouplement a été observé le 18 octobre. Tous ceux qui furent observés ont eu lieu entre le dominant et la femelle, jamais le mâle dominé n'essaya de courtiser la femelle. Ils eurent lieu en fin de matinée, en fin d'après-midi ou peu de temps après l'extinction des lumières. Le dernier accouplement observé se produisit le 30 octobre.

La gestation dura presque 4 mois.

Les petits naissent la tête la première, reliés par le cordon ombilical au placenta, de la grosseur d'une noisette, qu'ils mangent dès qu'ils sont parvenus à s'en libérer. NIEKISCH (1980) observa que certains de ses jeunes naissaient déjà entièrement libres, le placenta étant expulsé après la naissance.

Les jeunes de la première naissance mesuraient 13 cm ; ceux de la deuxième, 11,5 cm en moyenne.

SETTLER (1953) a obtenu une naissance chez ses *Egernia cunninghami* après 4 mois de repos hivernal dans une cave, à une température de 15°C. HITZ (communication personnelle) observa, après plus de quatre semaines de repos hivernal (à température ambiante, sans nourriture ni lumière), que ses animaux avaient cherché à s'accoupler. Mais des reproductions sans repos hivernal sont également possibles. MATZ (1979) obtint plusieurs naissances en reproduisant dans ses terrariums un cycle journalier (température diurne : 29 à 39°C, nocturne : 24 à 25°C) mais non annuel. NIEKISCH (1980), après plusieurs années d'élevage d'*Egernia cunninghami*, a observé deux périodes de reproduction bien distinctes, intervenant même sans repos hivernal. La première de celles-ci se situe à la fin de l'hiver et au printemps (automne austral) ; la deuxième à la fin de l'automne (printemps austral). Mes animaux se sont donc accouplés durant la première période la première fois qu'ils se sont reproduits. Il est fort possible d'ailleurs que le changement de terrarium et de conditions d'élevage, suivi de luttes pour la dominance du groupe, ait favorisé ces accouplements.

VII. ELEVAGE DES JEUNES

L'élevage des jeunes ne pose aucun problème. 3 ou 4 jours après leur naissance, les *Egernia cunninghami* acceptent de petits Insectes, de la nourriture en boîte et de la banane. A 6 mois, des Souris nouveau-nées sont déjà acceptées. La nourriture est offerte tous les jours.

Les jeunes ne se mélangent pas aux adultes ; ils restent la plupart du temps cachés sous ou derrière des pierres. Lorsqu'un adulte rencontre un jeune, aucune agressivité n'apparaît, l'adulte continue son chemin, indifférent. Pour éviter un retournement de situation, dès le cinquième jour, les 6 jeunes furent isolés. Leur croissance est très rapide. 52 jours après la naissance, les 2 jeunes de la première reproduction atteignaient déjà 21 cm. A un an d'âge, le mâle mesurait 30 cm ; la femelle, 28 cm. Actuellement, soit un peu plus de dix-huit mois après leur naissance, ils mesurent respectivement : 33,5 cm et 30 cm.

VIII. MATURITÉ SEXUELLE

MATZ (1979) obtint la naissance d'un unique jeune à partir d'un couple d'animaux nés en captivité et âgés de deux ans et demi. NIE-KISCH (1980) eut deux reproductions de deux couples d'animaux nés en captivité et âgés respectivement de 4 et 3 ans. Les animaux de mes élevages se sont reproduits pour la première fois à l'âge de 3 ans et 4 mois : accouplements intervenus sans doute fin mars début avril, donc à l'âge de 3 ans.

IV. LONGÉVITÉ

Elle dépasse sans doute 20 ans. HITZ (communication personnelle) possède un *Egernia cunninghami* mâle depuis dix-sept ans. MATZ, dans son article daté de 1979, nous dit élever ces lézards, acquis à l'âge adulte, depuis plus de dix-sept ans.

X. CONCLUSION

Les *Egernia cunninghami* sont d'un élevage assez facile et très passionnant ; et, ce qui ne gâche rien, ils sont vraiment très beaux ! Bien qu'ils ne recherchent pas particulièrement les contacts avec leur soigneur, j'ai pu remarquer néanmoins une différence de "caractère" entre des animaux de sexe différent : les femelles, appartenant au groupe des adultes et à celui des semi-adultes, sont beaucoup moins craintives que les mâles ; elles ne fuient pas lorsque la porte du terrarium est ouverte et acceptent même de manger dans la main et d'être caressées — mais pas plus de quelques secondes !

Remerciements

L'auteur remercie M. Gilbert MATZ pour son aide.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- COGGER, H.G. (1967) — Australian Reptiles in colour. Reed, Wellington, 112 p.
- HONEGGER, R. et SCHMIDT, R. (1964) — Herpetologisches aus dem Züricher Zoo. *D.A.T.Z.*, 17 : 339-342.
- MATZ, G. (1968) — Les Scinques australiens. *Aquarama*, 1 : 27-29.
- MATZ, G. (1979) — Observations sur la reproduction de *Egernia* Gray. *Aquarama*, 13 : 43-44.
- NIEKISCH, M. (1975) — Pflege und Nachzucht von *Egernia cunninghami*. *Salamandra*, 11 : 130-135.
- NIEKISCH, M. (1980) — Terraristische Beobachtungen zur Biologie von *Egernia cunninghami*. *Salamandra*, 16 : 162-176.
- STETTLER, P.H. (1953) — Die kalte Überwinterung südaustralischer Gross-Echsen. Ein Beitrag zur Haltung von *Tiliqua nigrolutea* und von *Egernia cunninghami*. *D.A.T.Z.*, 6 : 321-324.
- SWANSON, S. (1976) — Lizards of Australia. Angus & Robertson, Londres, 152 p.
- WORREL, E. (1970) — Reptiles of Australia. Angus & Robertson, Londres, 207 p.

Alain TURBILLON
246, rue de Bellevue
92700 COLOMBES

BIBLIOGRAPHIE

Résumés de Thèse

Jacqueline GAVAUD (1985) — Rôle de l'hibernation dans le déterminisme de la vitellogenèse de *Lacerta vivipara* Jacquin (Reptile Squamate) : études morphologiques, endocrines et biochimiques.
Thèse Doctorat d'Etat. Université Pierre et Marie Curie. Publ.Lab.Zool., ENS, (1985) 27, 276 p.

Les populations du Massif Central (1000-1200m) du lézard vivipare présentent un cycle écologique saisonnier très marqué. La reprise de l'activité ovarienne (printemps) succède à l'hibernation vraie et dépend de celle-ci. En effet, les femelles *Lacerta vivipara* maintenues artificiellement en activité pendant l'hiver (températures élevées pendant 6 heures par jour, températures nocturnes jamais inférieures à 15°C, photopériode naturelle et alimentation) s'avèrent incapables d'effectuer la vitellogenèse. L'étude de l'influence du froid hivernal sur la cyclicité du développement ovarien a été entreprise.

Ces recherches ont nécessité : 1) la mise au point d'une méthode d'immunodétection de la vitellogénine plasmatique, la vitellogenèse étant utilisée comme critère ultime de la réactivation annuelle du système reproducteur, 2) l'étude comparée du cycle sexuel normal obtenu dans les conditions du laboratoire (quand les femelles sont soumises à une hibernation artificielle) et des perturbations dues à la suppression de l'hibernation, et 3) des expérimentations sur l'animal afin de déterminer quel stéroïde ovarien induit la synthèse de vitellogénine, le degré de dépendance fonctionnelle du tissu ovarien vis-à-vis du froid et les conditions de l'hypothermie permettant la reprise de l'activité ovarienne après transfert des femelles aux températures élevées.

Mise au point de l'immunodétection de la vitellogénine

La vitellogénine de *Lacerta vivipara* a été isolée, identifiée et un immunosérum spécifique a été généré sur lapins. La présence du précurseur des protéines vitellines dans la circulation sanguine est strictement limitée à la vitellogenèse, elle peut être provoquée par traitement par l'oestradiol-17 β chez les femelles comme chez les mâles et s'accompagne d'une hypercalcémie ainsi que d'une hypertrophie hépatique. Le complexe vitellogénine de *Lacerta vivipara* circule soit sous une forme unique très labile, soit sous deux formes natives distinctes par leurs

propriétés immuno-électroporétiques. Quel que soit le nombre de formes natives de la vitellogénine, le squelette polypeptidique est constitué de deux chaînes phosphorylées (β -mercaptoéthanol), SDS, 100°C pendant 5 minutes) qui diffèrent par leurs poids moléculaires : $Vg\beta$ 1-1,1 $\times 10^5$ daltons et $Vg\alpha$ 2-2,2 $\times 10^5$ daltons. Une hypothèse a été émise : $Vg\beta$ serait le constituant unitaire de la vitellogénine et deux chaînes $Vg\beta$ liées par des ponts disulfures, formeraient $Vg\alpha$. La vitellogénine isolée s'est avérée être d'une pureté suffisante pour obtenir un immunosérum antivitellogénine de bonne spécificité.

Le cycle reproducteur de la femelle *L. vivipara* en laboratoire

Dans l'ovaire, entre la parturition (été) et l'hibernation (début de l'automne), la croissance affecte toutes les catégories de follicules mais le taux d'atrésie augmente. Les concentrations plasmatiques en stéroïdes ovariens sont faibles (progestérone, testostérone, estradiol-17 β < 1 ng/ml). Pendant l'hibernation artificielle en laboratoire (4 mois à 6°C), la folliculogenèse comme le processus de dégénérescence folliculaire est interrompu. Il est vraisemblable que l'activité endocrine de la gonade soit elle aussi considérablement réduite. La vitellogenèse démarre après le séjour au froid quand les femelles sont de nouveau placées dans les conditions d'élevage permettant la vie active. Ce processus affecte les follicules dominants par la taille et sont déjà présents avant l'hibernation. Les ovocytes en croissance incorporent simultanément des triglycérides et des phospholipides liés aux protéines vitellines. La progestérone, la testostérone, l'androsténone, le 17 α -épitestostérone et le 5 α -androstane-3 α -diol ne possèdent pas la capacité intrinsèque d'induire la synthèse hépatique de vitellogénine. L'oestradiol-17 β reste le seul stéroïde inducteur. Cependant les concentrations plasmatiques de cet oestrogène pendant la vitellogenèse n'ont pu être évaluées par dosage radioimmunologique.

Hibernation et induction de la vitellogenèse

L'approche de l'hiver reste perçue par les femelles en élevage. Ceci se traduit par une tendance accrue à l'inactivité et une certaine anorexie. Il en résulte une utilisation partielle des réserves énergétiques totales et hépatiques qui s'accroît pendant l'hypothermie à 6°C ou s'arrête, au début de l'hiver, si les femelles sont maintenues en activité. Le coût énergétique de 4 mois d'hypothermie à une température basse et constante, 6°C, est moindre que pendant l'hibernation naturelle.

L'aptitude des femelles à effectuer la vitellogenèse, après leur transfert aux conditions d'élevage autorisant l'activité, dépend de la "quantité totale de froid" subie par l'individu, pendant la période normale d'hibernation soit de la durée du séjour des individus à une température inférieure à 8-10°C. Le besoin en froid varie d'une femelle à l'autre. Plus le séjour à une température basse se prolonge, plus la réactivation du système reproducteur suivant l'hibernation expérimentale est rapide et

synchrone entre les individus. Certaines observations laissent penser que l'induction de la vitellogenèse a pu avoir lieu avant la fin de l'hypothermie. L'ensemble de ces résultats tendrait à prouver l'existence d'un rythme interne impulsé au cours de l'hibernation.

Etat réfractaire du système reproducteur

Plusieurs observations ont conduit à postuler l'existence d'un état réfractaire du système reproducteur de la femelle *Lacerta vivipara* après la parturition, aux températures élevées. Cette situation se prolonge, peut-être indéfiniment, pour au moins 90% des femelles maintenues en activité au lieu d'hiberner.

La suppression de l'hibernation ne bloque pas la folliculogénèse continue mais se traduit par la dégénérescence des follicules dominants par la taille et ayant atteint leur maximum de développement prévitellogénique après la parturition. La non-induction de la vitellogenèse n'est pas due aux propriétés intrinsèques du tissu ovarien : les follicules dominants par la taille ne perdent jamais la capacité à répondre à des concentrations élevées de o-FSH pendant plusieurs jours. Ils produisent l'oestradiol-17 β nécessaire à la synthèse de vitellogénine et incorporent le complexe vitellin ainsi formé.

Conclusions

Des températures inférieures à 8-10°C pendant plusieurs mois et suivies par les températures douces du printemps sont essentielles à la reprise de l'activité ovarienne chez le lézard vivipare. Il semble que l'on doive essentiellement situer l'action du froid à un niveau très central, le complexe neurohypophysaire. L'hibernation synchronise les individus entre eux et pourrait participer à l'impulsion d'un rythme interne. Du fait du rôle essentiel de l'hibernation dans la rythmicité du cycle reproducteur, la femelle *Lacerta vivipara* a été qualifiée d'hibernant obligatoire. On peut alors s'interroger sur les bases cellulaires et moléculaires d'un tel processus ainsi que sur le rôle des températures basses dans la mesure du temps chez les Reptiles.

(communiqué par l'auteur)

Mots clés : Lézard, *Lacerta vivipara*, hibernation, vitellogenèse

J. GAVAUD
WA 686 du CNRS
Ecole Normale Supérieure
46 rue d'Ulm
75230 PARIS Cedex 05

Virginie LEVRAT-CALVIAC (1985) — Structure et minéralisation des ostéodermes chez deux Gekkonidés : *Tarentola mauritanica* (Linné, 1758) et *T. neglecta* (Strauch, 1887), Squamates.
Thèse de 3^e cycle. Université Paris VII. 52 p. 24 planches.

La mise en oeuvre des techniques actuelles de l'anatomie microscopique (microscopie photonique, microscopie électronique à balayage et à transmission, marquage vital, microanalyse) a apporté des précisions sur la structure des ostéodermes de deux Gekkonidés : *Tarentola mauritanica* et *Tarentola neglecta*.

Les ostéodermes sont caractérisés par la présence de deux types de minéralisation qui correspondent à l'existence de deux matrices organiques différant par leur aspect et leurs caractères histochimiques. L'une, formée par des fibrilles de collagène orientant le dépôt des cristaux essentiellement constitués d'hydroxyapatite, induit une minéralisation de type inotropique. Dans l'autre matrice, de nature microfibrillaire, les cristaux sont organisés en globules ; la minéralisation est donc de type sphéritique.

Dans les ostéodermes, la répartition de ces deux matrices semble être en relation avec l'organisation du derme avoisinant. La partie basale insérée dans le derme dense est essentiellement constituée, comme ce dernier, par des faisceaux de fibrilles de collagène, alors que la partie superficielle, située dans le derme lâche, est traversée par des faisceaux de collagène plus rares, issus de la partie basale et reliant l'ostéoderme au derme sus-jacent. L'espace entre ces faisceaux de collagène est rempli par la matrice microfibrillaire. De ce fait, les deux types de minéralisation inotropique et sphéritique coexistent à la surface de l'ostéoderme.

Les ostéodermes semblent être formés par métaplasie osseuse du derme préexistant.

Malgré ce mode de formation commun, les ostéodermes de *Tarentola mauritanica* et de *Tarentola neglecta* présentent des différences de structure liées à des modes de croissance distincts.

L'étude comparée des ostéodermes de ces deux espèces met donc en évidence, à l'intérieur d'un même genre, la diversité que peuvent présenter les ostéodermes chez des Reptiles.

Cette variété de structure est un argument en faveur de l'apparition indépendante et répétée des ostéodermes des Reptiles. Elle plaide aussi en faveur d'une origine secondaire qui serait l'expression de la potentialité conservée par le derme, de former des structures minéralisées, en

réponse à des contraintes imposées par l'adaptation des organismes à des situations écologiques diverses, adaptation qu'il conviendrait d'analyser en détail pour chaque espèce.

(Communiqué par l'auteur)

Mots clés : Collagène, Gekkonidés, Microanalyse, Minéralisation, Ostéodermes, Ultrastructure.

V. LEVRAT-CALVIAC
U.A. n° 041137. Equipe des formations squelettiques
Université Paris 7
2 Place Jussieu
75251 PARIS Cedex 05

BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ HERPÉTOLOGIQUE DE FRANCE

2^e trimestre 1985 — n° 34

Bulletin de liaison

NOTES

- Elevage de *Testudo marginata* (Schoepff)
(*Reptilia*, *Testudinae*)
G. RENON 40

COMMISSION DE TERRARIOPHILIE

- Observations sur des reproductions obtenues chez
les Reptiles
M. LAMOUILLE, D. LOGEROT, G. MATZ et G. RENON 43
- Alimentation artificielle pour les serpents
E. RAUBER 47

INFORMATIONS

- Une étude expérimentale du traitement par le "Venom Ex"
de l'envenimation
G. MATZ 49

LISTE DES NOUVEAUX MEMBRES 50

APPEL AUX DESSINATEURS 50

NOTES

Elevage de *Testudo marginata* (Schoepff) (*Reptilia*, *Testudinae*)

par

Guy RENON

Résumé — Dans cette note sont décrits quelques aspects de l'élevage de *T. marginata*, en particulier l'hibernation et la reproduction. Deux points importants sont mentionnés : l'hibernation est peu profonde, les jeunes de coloration identique aux autres espèces européennes présentent déjà une carapace plus longue, caractéristique des adultes.

Mots clés : *Testudo marginata*, élevage, reproduction, hibernation.

Summary — Few aspects of the breeding of *T. marginata*, in particular remarks on hibernation and reproduction are described. Major points are : hibernation is rather superficial, the young animals have a colour similar to that of the other european species but they already have a longer shell, characteristic of the adults.

Key words : *Testudo marginata*, rearing, reproduction, hibernation.

Testudo marginata a une aire de distribution restreinte, puisque limitée à la Grèce, au Sud du Mont Olympe, et à la Sardaigne où elle a été vraisemblablement introduite.

Les animaux qui constituent le groupe de reproduction (3 mâles et 2 femelles) proviennent du commerce, ce qui fait que j'ignore leur origine exacte. Ils sont élevés toute l'année en plein air à La Rochelle où l'ensoleillement atteint 2320 heures par an. Ils disposent d'un parc de 2m sur 5m exposé sud-ouest et d'un abri garni de paille où les animaux se réfugient le soir et y hibernent. La nourriture est identique à celle des autres tortues européennes (*T. graeca* et *T. hermanni*) : salades, fruits, pissenlits, etc...

I. REPRODUCTION

Les accouplements, comme pour les autres espèces, ont lieu principalement au printemps (sortie de l'hibernation) et à l'automne.

Les tentatives d'accouplement sont généralement précédées de chocs assez violents vu la taille et le poids des reproducteurs (jusqu'à 30 cm pour 3 kg) ainsi que de morsures sur les pattes antérieures des femelles. Je n'ai jamais observé de combats entre mâles.

Il y a, en principe, deux pontes par femelle. La première, début juin, la seconde, environ trois semaines plus tard. Une ponte comporte de 6 à 9 oeufs (moyenne 7). Les oeufs, d'un poids moyen de 20g et d'une longueur moyenne de 35mm, sont placés dans une couveuse où ils effleurent à la surface d'une couche de 8 cm de sable. Le chauffage est assuré par une ampoule de 40w permettant une température de 27°C environ (réglée par thermostat). Ce chauffage est éteint la nuit (de 20h à 8h). L'humidité est assurée par un bac rempli d'eau situé au dessous du récipient à sable, mais, d'après mes observations, il semble que même un milieu sec ne nuit pas au bon déroulement de l'incubation.

Dans ces conditions, il faut environ 86 jours pour obtenir l'éclosion. Il faut cependant tenir compte d'une proportion moyenne de 1/6 d'oeufs non fécondés. Par exemple, en 1984, sur 29 oeufs, 24 petits sont nés, le reste étant constitué d'oeufs clairs.

Alors que leurs parents sont pratiquement entièrement noirs, les jeunes possèdent une coloration identique à celle des jeunes de *T. graeca* ou *T. hermanni*. Leur poids moyen à la naissance est de 13,4g et ils présentent déjà une carapace longue, caractéristique de l'espèce, comme le montre la valeur du rapport long.dossier (voir tableau).

larg.dossier

Dès leur naissance, les jeunes sont placés dans un terrarium intérieur où la température au point le chaud est de 28°C (sous une ampoule de 25w). Le reste du terrarium n'étant pas chauffé, sa température est d'environ 20°C (température de la pièce). Le chauffage (ampoule) est éteint la nuit. Les jeunes sont uniquement nourris de végétaux : mâche, pissenlit, chou, etc...

Début décembre, après un jeûne d'une semaine accompagné d'un arrêt progressif du chauffage, les jeunes tortues sont placées dans des récipients plastiques remplis d'un mélange de terre et de sable de rivière, très humide. L'ensemble est placé dans une pièce non chauffée, mais où il ne gèle pas. C'est là qu'elles passeront leur premier hiver. Dès qu'une reprise d'activité se manifeste, début mars, elles rejoignent alors, définitivement, un parc extérieur, sans protection particulière.

II. HIBERNATION

Dans l'élevage, les animaux adultes hibernent sous une couche de 40cm de paille, sans jamais s'enfoncer dans la terre sous-jacente, contrairement aux autres espèces (*hermanni* et *graeca*) élevées dans les mêmes conditions.

En captivité, la durée de l'hibernation est nettement plus courte que chez les autres espèces européennes. Elle commence début novembre pour finir début mars. C'est une hibernation peu profonde surtout en ce qui concerne les mâles. Dès que la température extérieure dépasse 10-12°C, on peut observer de brèves sorties au soleil chez des animaux en bonne santé apparente.

Ces tortues, dans la partie la plus septentrionale de leur aire de distribution, peuvent se rencontrer, d'après M. KLEINER, sur les pentes du Mont Olympe (Grèce) à une altitude de 1600 m (habitat sans doute le

plus élevé). A cette altitude, toujours d'après KLEINER, la température moyenne en janvier varie de -1°C (moyenne maxi.) à -7°C (moyenne mini.).

Il est donc peut-être possible d'expliquer le comportement hivernal des animaux d'élevage par la relative douceur du climat rochelais (janvier : moyenne maxi. 8°C ; moyenne mini. $3,4^{\circ}\text{C}$).

III. CONCLUSION

Comparativement aux autres espèces européennes, il semble donc que *T. marginata* demande une exigence thermique moins importante (abstraction faite du développement des pontes, problème facilement résolu en ayant recours à l'incubation artificielle des oeufs), ce qui laisse espérer un bon développement de l'espèce, au moins en captivité.

Remerciements

L'auteur tient à remercier Mr. BARON qui, par ses conseils judicieux, a permis une bonne progression de l'élevage.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

KLEINER, M. (1983) — Zur haltung und zucht von *T. marginata*. *Herpetofauna*, 23 :

MATZ, G. et VANDERHAEGE, M. (1978) — Guide du terrarium. Delachaux Niestlé, Neuchâtel, 349 p.

G. RENON
12 rue des Glacis
17000 LA ROCHELLE

Caractéristiques des dossières de différentes tortues ♂ et ♀, en élevage. [L = longueur (en ligne droite) en mm. I = largeur (en ligne droite, au niveau de la troisième vertébrale) en mm]

	<i>T. marginata</i>			<i>T. graeca</i>			<i>T. hermanni</i>		
	L	I	$\frac{L}{I}$	L	I	$\frac{L}{I}$	L	I	$\frac{L}{I}$
Naissance	35,5	30,6	1,16	34,3	31,2	1,10	32,8	30,3	1,08
Un an	63,9	50,7	1,26	53,9	48,2	1,12	54,2	47,4	1,14
Adulte	270	151,4	1,78	160,5	119,5	1,34	154,3	119,7	1,29

COMMISSION DE TERRARIOPHILIE

Observations sur des reproductions obtenues chez les Reptiles

par
LAMOUILLE M., LOGEROT D., MATZ G. et RENON G.

Les reproductions en captivité sont encore trop rares et les conditions de leur détermination encore imparfaitement connues. Il serait souhaitable que les membres de la société fassent connaître leurs observations sur les reproductions obtenues, avec un maximum de précisions et selon les modalités indiquées dans le Bulletin 1983 (28) : 54-55.

Nous rendons compte ici de quelques reproductions observées dont une hybridation subsppécifique chez *Corallus enydris*, 4 portées obtenues à partir d'une même femelle de *Boa constrictor*, une reproduction, la 4^e seulement à notre connaissance, de *Eryx johni* et un nombre important de naissances chez les tortues *Testudo marginata* et *Mauremys leprosa*.

Date de naissance ou origine du couple reproducteur	Longueur des reproducteurs	Poids des reproducteurs	Accouplement date(s)	Date de ponte ou de parturition	Nombre d'oeufs	Taille des oeufs (x cm)	Durée d'incubation (en jours) avec t° ou de gestation	Nombre d'éclosions ou de nouveau-nés	Longueur des nouveau-nés	Poids des nouveau-nés	Première prise de nourriture	Première mue
---	----------------------------	-------------------------	----------------------	---------------------------------	----------------	-------------------------	---	--------------------------------------	--------------------------	-----------------------	------------------------------	--------------

Bos constrictor. M. LAMOUILLE

1978

♀ : 9.71	155cm	5 kg	22.10.77	11.4.78	7 (non fécondés)	5 x 3 à 7 x 4 cm	172 j à 30 à 35°	15 dont 1 mort-né et 1 mal formé	12:47-48 cm 1 : 40cm 1 : 41cm	les 12 : 50-60 gr	25.4.78	24.4 (sauf 1 le 16.5.78)
♂ : 9.72 (achats en magasin)												

1981

♀ : 9.71		7 kg		5.4.81 (nuit)				7 dont 1 mort-né		1 : 50 gr 4 : 60 gr 1 : 70 gr	22.23.4.81	5 : 15 au 17.4.81 1 : 7.5.81
♂ : 4.74		12 kg										

1983

♀ et ♂ : id		♀ : 9kg ♂ : 12kg	21.12.82	22.5.83	12 non fécondés	6,5-7 x 3-4 cm	154 j., ♀ se tenant au point le plus chaud : 30-35°	18 dont 1 mort-né	48-56cm	67-82 gr	5.6.83	4.6.83
-------------	--	---------------------	----------	---------	-----------------	----------------	---	-------------------	---------	----------	--------	--------

1984

♀ et ♂ : id		♀ : 9,5kg ♂ : 12,5kg		8.7.84 (17h)	7 non fécondés	5 x 4cm		27 dont 1 mort-né	46-50cm	65-80gr	23-24.7.84	16-19.7.84
-------------	--	-------------------------	--	--------------	----------------	---------	--	-------------------	---------	---------	------------	------------

Date de naissance ou origine du couple reproducteur	Longueur des reproducteurs	Poids des reproducteurs	Accouplement date(s)	Date de ponte ou de parturition	Nombre d'oeufs	Taille des oeufs (x mm)	Durée d'incubation (en jours) avec t° ou de gestation	Nombre d'éclosions ou de nouveau-nés	Longueur des nouveau-nés	Poids des nouveau-nés	Première prise de nourriture	Première mue
---	----------------------------	-------------------------	----------------------	---------------------------------	----------------	-------------------------	---	--------------------------------------	--------------------------	-----------------------	------------------------------	--------------

Corallus enydris cooki x *C.e enydris* D. LOGEROT
1984

♂ : 7 ans	150cm	410gr	25-26.7.83	30.12.83			159 j.	8	47-53cm	15-20gr	Gavage à 3 sem. : puis seul naissance le	1 semaine après
♀ : 7 ans	165cm	440gr									25.3.84	

Eryx johni G. MATZ
1984

♂ et ♀ importés adultes du Pakistan en 1970	♂ : 75cm ♀ : 83cm	340gr 405gr après mise bas		25.3.84				6	25-29cm		1 à 16j 5 à 18j	11-12 4.84 soit 17-18 jours
---	----------------------	----------------------------------	--	---------	--	--	--	---	---------	--	--------------------	-----------------------------------

Timeresurus alboblebrus M. LAMOUILLE
1984

♂ et ♀ nés en captivité	♂ : 70cm ♀ : 80cm	75gr 155gr	3.12.83 11.12.83 (6h)	24.5.84			165 ou 174 j	15 dont 2 mort-nés	21-22cm	4gr	Gavage le	6-7.6.84 16.6.84
-------------------------	----------------------	---------------	--------------------------	---------	--	--	--------------	--------------------	---------	-----	-----------	---------------------

Date de naissance ou origine du couple reproducteur	Longueur des reproducteurs	Poids des reproducteurs	Accouplement date(s)	Date de ponte ou de parturition	Nombre d'œufs	Taille des œufs (x mm)	Durée d'incubation (en jours) avec t°, ou de gestation	Nombre d'éclosions ou de veau-nés	Longueur des veau-nés	Poids des veau-nés	Première prise de nourriture	Première mue
---	----------------------------	-------------------------	----------------------	---------------------------------	---------------	------------------------	--	-----------------------------------	-----------------------	--------------------	------------------------------	--------------

Mauremys leprosa
1984 G. RENON

♀ 1	166mm	710 gr		24.6.84	8	33-37mm	94 j	7	28,5mm	5,7 gr		
♀ 8	161mm	735 gr		1.7.84	5	30-33mm	100 j	3	27,2mm	4,75 gr		
♀ 5	153mm	590 gr		6.7.84	5	34-37mm	94 j	4	28,8mm	5,5 gr		
♀ 2	165mm	700 gr		8.7.84	6	28-34mm	89 j	6	26,5mm	4,4 gr		

Pseudemys scripta elegans
1984 G. RENON

♀ 2	191mm	1380 gr	17.1.84	22.6.84	12	27-31mm	t°: 27°C	0				
♀ 1	169mm	1300 gr		7.7.84	5	23-29mm		0				
♀ 3	199mm	1400 gr		8.7.84	10	25-30		0				

Testudo marginata
1984 G. RENON

♀ 1 (environ 30 ans)	255mm	2400 gr	fréquents	1.6.84 21.6.	7 6	env. 33.5 34	88 83	5 6	35 35.8	13.5 13.7		
♀ 2 (environ 30 ans)	263mm	2250gr	fréquents	8.6.84 1.7.	7 9	33-35.5 33.5-36	85 87 t°: 27°C	7 6	34.8 36.6	12.7 13.7		

Une alimentation artificielle pour les Serpents

par

Eric RAUBER

Un des principaux obstacles au maintien des serpents en captivité est bien souvent l'alimentation. Tout herpétologue se devant de proposer à ses animaux une nourriture en quantité suffisante, il faut élever des rongeurs ce qui suppose une disponibilité de temps, de place et d'argent non négligeable.

C'est au prise avec des difficultés semblables que je me suis décidé à réaliser une nourriture artificielle, me permettant de disposer en permanence d'aliments pour mes serpents sans subir les contraintes d'un élevage annexe.

Une des premières expériences de mise au point d'une telle alimentation sous forme de saucisses a été réalisée avec succès en 1976 au Gladys Porter Zoo au Texas (U.S.A.).

J'ai donc fait analyser qualitativement et quantitativement les différents composants d'un rongeur commun : la souris blanche. A partir de ces données, j'ai fabriqué après de nombreux essais et contrôles des saucisses de viande additionnées de vitamines, de sels minéraux...

La forme et la consistance de ces saucisses permettent, de les stocker et de les congeler facilement. De plus, il est aisé d'y adjoindre des produits complémentaires.

La Composition qualitative et quantitative de ces saucisses est :

Protéines brutes :	min. 19,00 %
Graisses :	min. 12,00 %
Fibres animales :	max. 1,50 %
Cendres :	max. 4,00 %
Calcium :	min. 0,60 %
Phosphore :	min. 0,50 %
Humidité :	max. 62,00 %
Vitamines A et D ₂	

J'ai personnellement obtenu l'alimentation des serpents suivants à l'aide de ces saucisses : *Corallus enhydris*, *Naja nigricollis atriceps*, *Agkistrodon bilineatus*, *Agkistrodon contortrix*, *Agkistrodon piscivorus*,

Crotalus atrox, *Crotalus horridus horridus*, *Crotalus horridus atricaudatus*, *Crotalus viridis oreganus* et *Sistrurus miliarius barbouri*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

An experimental artificial diet for captive snakes. *Zoological Yearbook*, n° 17.

Eric RAUBER
La Gelière
01440 VIRIAT

INFORMATIONS

Une étude expérimentale du traitement par le "Venom Ex" de l'envenimation

par

Gilbert MATZ

Dans un récent bulletin (Bull. Soc. herp. Fr., 1984 (30) 52-53), j'avais attiré l'attention des éleveurs de serpents venimeux dangereux sur un appareil, le "Venom Ex", mis au point par A. BIRCHMEIER. Une étude expérimentale de l'envenimation de lapins avec du venin de Cobra *Naja haje annulifera* et de traitement avec le "Venom Ex" vient de paraître :

REITZ C.J., GOOSEN D.J., ODENDAAL M.W., VISSER L. et MARAIS T.J., 1984 — Evaluation of the Venom Ex apparatus in the treatment of Egyptian cobra envenimation. A study in rabbits. *S. Afr. Med. J.*, 66, 135-138.

Du venin radioactif de Cobra a été injecté à des lapins ensuite traités ou non avec le "Venom Ex" qui envoie de fines lames dans les tissus entourant le point d'impact des crochets du serpent (ou ici le point d'injection), les exsudats étant ensuite aspirés.

Les 8 témoins (injection de venin, sans utilisation du "Venom Ex") sont tous morts dans les 4 heures suivant l'injection. Après injection d'une dose double de la dose létale mais avec utilisation précoce (5 minutes) du "Venom Ex", 7 animaux sur 8 ont survécu. Par contre, l'injection d'une dose forte ou un retard dans l'emploi de l'appareil (30 minutes) réduisent le pourcentage de survivants. Les cas de traitement chez l'Homme présentés par BIRCHMEIER, observations médicales à l'appui, pouvaient éventuellement prêter à contestation car il ne faut pas oublier que le serpent, lors de la morsure, peut injecter de 0 à bien plus de 50% du venin disponible dans ses glandes donc une quantité incontrôlable. En l'absence d'une expérimentation scientifique rigoureuse chez l'Homme (faute de volontaires sans doute !!), cette série expérimentale sur le lapin semble apporter des résultats significatifs. Les auteurs précisent que les blessures occasionnées par les lames envoyées dans les tissus semblent être plus efficaces que la récupération du venin par aspiration. Cet appareil me semble intéressant et ne doit pas être ignoré des éleveurs de serpents dangereux.

Liste des nouveaux membres

Admis à la réunion du conseil du 6 octobre 1984 :

Mme ALION Annick (75) ; Mr AVRIL Michel (35) ; Mr DUPRÉ Alain (93) ; Mr FARRUGIA Guy (26) ; Mr SARNIER Frederic (24) ; Mr LEFEUVRE Jean-Claude (35) ; Mr LEMOIGNE Jean-Louis (29) ; Mme MARECHAL-LORE Solange (76) ; Mr de REL Richard (06) ; Mr SARAN Jean-Louis (93) ; Mr SARTORETTO Stephane (49) ; Mlle VENTURINO Laura (79).

Admis à la réunion du conseil du 13 janvier 1985 :

Mr et Mme BAIERLEIN Roy (84) ; Mlle BALTUS Isabelle (Belgique) ; Mr BELLANGER Stephan Ch. (92) ; Mr BULTEL Christophe (95) ; Mr CARVALHO Philippe (94) ; Mr et Mme CHARRIER Henri (85) ; Mr JORIEUX Gilles (80) ; Mr LACOMBE Eric (75) ; Mr LAYAT Daniel (77) ; Mr LE COMPAGNON Jérôme (91) ; Mr MALHEIRO William (95) ; Mr MONGEOT Marc (91) ; Mr MULLARKY Andrew George (75) ; Mr TEYNIE Alexandre (78).

Admis à la réunion du conseil du 23 mars 1985 :

Mr GARRIGUES Thomas (75) ; Mr GIACOLETTO Ivan (06) ; Mr GROSS Alain (67) ; Mr HOUDEVILLE Remy (94) ; Mr LEON Christian (75) ; Mr MAGNE Jean (31) ; Mr MARIEUX-CHEVROT Philippe (71) ; Mr MAUR Hervé (75) ; Mlle MOLLIER Pascale (75) ; Mr MORFOISSE Jean-Jacques (31) ; Mr POTREAU Alain (86) ; Mr TAVERNIER Raymond (80) ; Mlle VASSE Yannick (75) ; Mr ASSEROT Jean (29) ; Mr VAUTHIER Roger (75).

Appel aux dessinateurs

L'Atlas de Répartition des Reptiles et Amphibiens de France doit être publié en 1986. Il sera vraisemblablement illustré par des dessins d'espèces au trait. Alors amateurs... à vos crayons ! Envoyez-nous vos épreuves avant le 15 octobre 1985 (copies dans un premier temps). Un choix sera fait pour publication par le comité de rédaction et le conseil d'administration selon la qualité et les contraintes de la mise en page. Les originaux retenus seront réclamés par la suite.



The
University of Texas
at
Arlington

W.W. Lamar

Department of Biology
UTA Box 19498
Arlington, TX 76019
817/273-2871 (Metro)

5 June, '85

Dear Dr.

In company of Dr. J. A. Campbell, I am writing a book on venomous snakes of Latin America. The publisher has given us permission to include color photographs of as many taxa as possible, and I am writing to see if you might have any transparencies of venomous snakes from Central or South America which we might be able to borrow.

All contributors will be given full photo credits and acknowledgements as well as a copy of the book. Photographic materials will be handled with utmost care and returned to you as quickly as possible. We are particularly in need of Micrurus and South American Bothrops.

Unfortunately, we have a deadline of 1 September in order to complete the manuscript, so our request for photographs is urgent. Should you or any of your colleagues wish to contribute, simply mail your material to either one of us at the above address.

With best regards,

A handwritten signature in cursive script, reading "William W. Lamar", is written over the typed name. The signature is fluid and extends to the right.

William W. Lamar
Department of Biology

P.S. I have enclosed some recent reprints and would like to take this opportunity to request copies of your work for our museum library.

Paris, le 29 Juin 1985

Chers Amis,

L'année 1984 s'est terminée par un équilibre des recettes et des dépenses, avec un excédent du compte Société de 722,00 Frs, et du compte bulletin de 161,00 Frs.

Les ventes de livres et de brochures sont égales à celles de 1983. A noter une nette progression des ventes d'anciens numéros du bulletin, passées de 667,10 Frs en 1983, à 3.023,10 Frs en 1984 (Saluons au passage l'action de notre Président !).

L'action efficace et sympathique de Messieurs JOLY et LE GARFF nous a permis de bénéficier d'une subvention exceptionnelle et les dépenses engagées au titre des journées de Rennes ont pu être compensées.

Nos charges de fonctionnement sont restées proportionnelles à celles de l'année précédente et même un peu inférieures.

Les résultats de l'exercice 1984 sont donc, dans leur ensemble, satisfaisants.

Cependant, la subvention 1984 du Ministère de l'Environnement prévue pour les enquêtes de répartition n'a été versée qu'en Avril 1985.

Compte tenu des engagements prévus, l'équilibre de l'exercice 1985 s'avère plus difficile :

- Remboursement du solde du prêt d'honneur accordé par la Société de Mycologie.
- Subvention pour les journées annuelles d'Orléans inférieure de près de 80 % à celle de Rennes.
- Déséquilibre de trésorerie dû au retard d'encaissement de la subvention "Enquête Répartition" et de quelques créances.

Il me paraît en conséquence prudent d'entériner l'augmentation de la cotisation annuelle envisagée à la fin de l'exercice précédent.

Ce réajustement portera le montant de la cotisation à 95,00 Frs au 1er Janvier 1986 ; cotisation qui, permettez-moi de vous le rappeler bien amicalement, est payable en début d'année, pour le bon fonctionnement de notre Société.

Le Trésorier,


JP. BELLOY

SOCIÉTÉ HERPÉTOLOGIQUE DE FRANCE

COMPTE SOCIÉTÉ

1984

COMPTE BULLETIN

1984

COMPTE SOCIÉTÉ		COMPTE BULLETIN		1984	
DETAIL DES RECETTES DE L'ANNEE		DETAIL DES RECETTES DE L'ANNEE		DETAIL DES RECETTES DE L'ANNEE	
• VENTES DE LIVRES ET BROCHURES Lézards de France Livre rouge Bibliographie "Parent" ROLLINAT ROLLINAT Viri. Cpte souscript. Rept. et Amph. Ouest-France Rept. et Amph. Cours Sorbonne La Hulotte Colloque Pathologie Rept. et Amph.	1 590,00 740,00 500,00 3 870,00 4 000,00 240,00 280,00 200,00 440,00	• Remboursement emprunt • ACHATS LIVRES ET BROCHURES Lézards de France La Hulotte Colloque Pathologie rept. et Amph. • REMBOURSEMENTS AU S.F.F. Livre rouge Bibliographie "Parent" Autocallants S.H.F. Fournitures administratives	2 500,00 1 000,00 233,33 1 131,00 300,00 300,00	• Abonnements • Part bulletin sur collation	1 282,31 1 715,00 13 360,00 400,00
	400,00 126,00 3 023,10	• AUTRES SERVICES EXTERIEURS Honoraires Avocat Frais de conseil Frais postaux et télécommunication Services bancaires et assimilés Journées rencontres annuelles Collocations et concours divers	1 470,00 4 811,75 3 280,90 7,00 3 563,12 680,00	Année 1983 Année 1984 Année 1985	2 194,93 2 041,57
	10 000,00 2 465,00 13 339,17 410,00	• ACTIVITES INTEGRIEES Section Parisienne S.H.F. Enquête répartition Reptiles Enquête répartition Amphibiens Stages Herpétologie S.H.F. Commissions Atlas Européen	992,00 4 407,00 407,00 10 742,52 502,42 417,00	• AUTRES PRODUITS Insertions publicitaires Sur bulletins 1983 Sur bulletins 1984	250,00 252,00
	TOTAL RECETTES 41 703,27	TOTAL DEPENSES 40 981,54	TOTAL RECETTES 17 259,31	TOTAL DEPENSES 17 098,47	12 471,17
• SURVENTIONS D'EXPLOITATION Ministère de l'Urbanisme (Singes) Collations 1983 Collations 1984 Collations 1985	160,44 15 803,68 1 427,91 311,61	• Avoir disponible Trésorerie : Solde C.C.P. 31.12.84 Caisse ou 31.12.84 Solde C.N.E. 31.12.84 Solde trésorerie	9 356,05 1 330,00 7 939,52 18 425,57	• FACTURES DES BULLETINS 1983 • Impression des N° 26 et 27 • Envoi et affranchissement des N° 25 - 26 - 27 • Charges des N° 25 - 26 - 27 • Comité de lecture (Frais d'affr.) • Sommaire des N° 1 à 24 • TOTAL DES FACTURES DES N° 1983 REGLEES EN 1984 • FACTURES DES BULLETINS 1984 Impression du N° 29 (1er tr. 84)	7 065,00 2 168,32 930,00 151,30 2 156,55
• VENTES DIVERSES Affiches Rept. et Amphibiens Autocallants S.H.F. Publications	160,44 15 803,68 1 427,91 311,61	• Versement du Bulletin • Solde C.C.P. au 31.12.83. • Solde C.N.E. au 31.12.83 • Intérêts C.N.E. 1984	• Versement à la Société	160,44	17 259,31
TOTAL GENERAL 59 407,11	TOTAL GENERAL 59 407,11	TOTAL GENERAL 17 259,31	TOTAL GENERAL 17 098,47	TOTAL GENERAL 17 259,31	17 259,31

**Criquets - Cétoines - Vers à soie - Phasmes
Blattes exotiques - Tribolions - Vers de
farine - Drosophiles - Dermestes - Grillons
Sauterelles - Enchytrées - Vers de terre
Noctuelles - Teignes de ruche... etc...
et des Insectes dans l'alcool pour T.P.**

insectarium

Documentation - Références - Tarif gratuit

**Domaine de Grand-Clos
B.P. n° 1 - CHATONNAY
38440 St-JEAN-DE-BOURNAY
Tél. (74) 58 34 70 Producteur n°38 455 463**



La rédaction n'est pas responsable des textes et illustrations, publiés qui engagent la seule responsabilité des auteurs. Les indications de tous ordres, données dans les pages rédactionnelles, sont sans but publicitaire et sans engagement.

La reproduction, de quelque manière que ce soit, même partielle des textes, dessins et photographies publiées dans le Bulletin de la Société Herpétologique de France est interdite sans l'accord écrit du directeur de la publication. La S.H.F. se réserve la reproduction et la traduction ainsi que tous les droits y afférant, pour le monde entier. Sauf accord préalable, les documents reçus ne sont pas retournés.