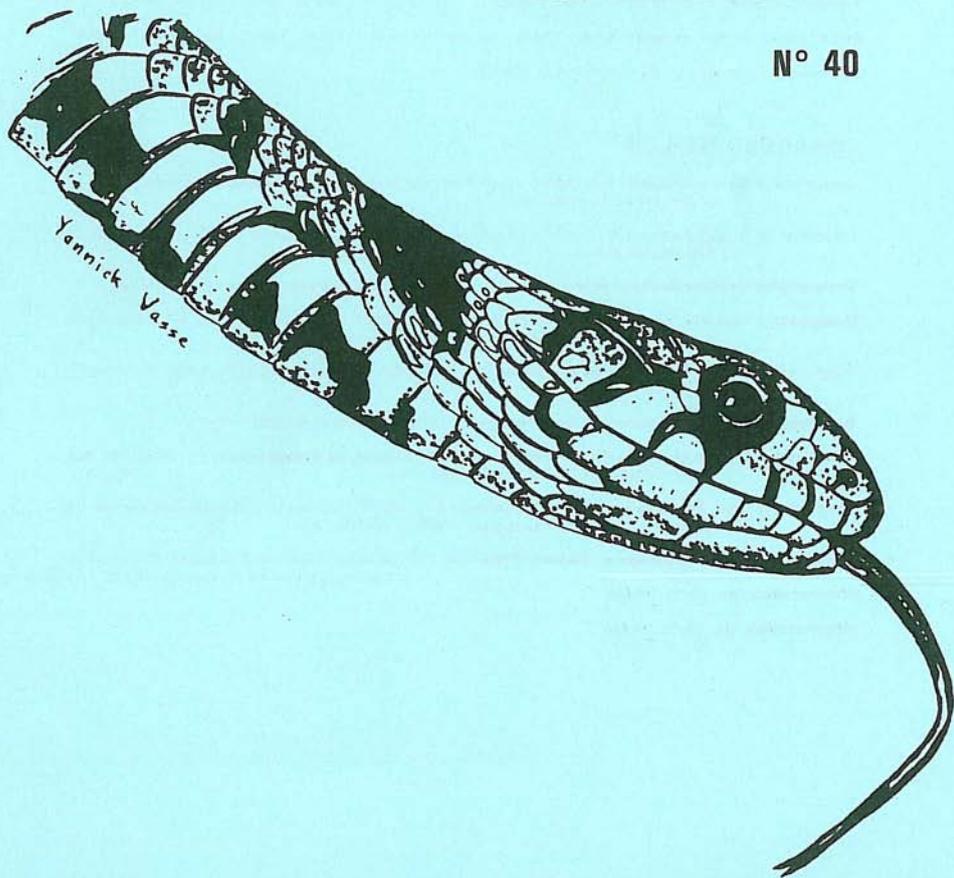


bulletin de la  
**SOCIÉTÉ HERPÉTOLOGIQUE**  
**DE FRANCE**

**4ème TRIMESTRE 1986**

**N° 40**





# BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ HERPÉTOLOGIQUE DE FRANCE

4ème trimestre 1986 — n° 40

## SOMMAIRE

### RENCONTRES HERPÉTOLOGIQUES D'ANGERS (26-29 Juin 1986)

- **Editorial**  
G. MATZ . . . . . 1
- **Les Reptiles vivants dans les ménageries et collections d'animaux en Europe de l'Antiquité au XVIII<sup>e</sup> siècle**  
L. BODSON . . . . . 3
- **Les Discoglosses de la région méditerranéenne occidentale (*Amphibia, Anura, Discoglossidae*)**  
B. LANZA, G. NASCETTI, M. CAPULA et L. BULLINI . . . . . 16
- **Interaction et accouplement du Triton crêté et du Triton marbré (*Urodela, Salamandridae*) : méthodes d'observation**  
A. ZUIDERWIJK . . . . . 28
- **Note préliminaire sur le comportement sexuel du Triton crêté (*Triturus cristatus*) et du Triton marbré (*Triturus marmoratus*) dans des conditions expérimentales**  
M. SPARREBOOM . . . . . 36
- **Données sur la migration de *Triturus cristatus* et *T. marmoratus* (*Urodela, Salamandridae*) dans le département de la Mayenne (France)**  
N. BOUTON . . . . . 43
- **Quelques observations sur la reproduction en élevage de *Typhlonectes compressicaudus*, Amphibien apode vivipare. Possibilités de rythmes endogènes.**  
J.M. EXBRAYAT et M.T. LAURENT . . . . . 52
- **Informations. Vie de la Société . . . . . 63**

**CONTENTS**  
**ANNUAL MEETING**  
**OF THE FRENCH HERPETOLOGICAL SOCIETY**  
**(ANGERS - June 26-29, 1986)**

• <b>Editorial</b> G. MATZ . . . . .	1
• <b>Living Reptiles in menageries and cabinets of animals in Europe, from Antiquity to the XVIIIth century</b> L. BODSON . . . . .	3
• <b>The west Mediterranean <i>Discoglossus</i> (<i>Amphibia</i>, <i>Anura</i>, <i>Discoglossidae</i>)</b> B. LANZA, G. NASCETTI, M. CAPULA and L. BULLINI . . . . .	16
• <b>Interaction and courtship of crested newt and marbled newt (<i>Urodela</i>, <i>Salamandridae</i>): methods of field observation</b> A. ZUIDERWIJK . . . . .	28
• <b>A preliminary note on the sexual behaviour of crested newt (<i>Triturus cristatus</i>) and marbled newt (<i>Triturus marmoratus</i>) under experimental conditions</b> M. SPARREBOOM . . . . .	36
• <b>Notes on the migratory behaviour of <i>Triturus cristatus</i> and <i>Triturus marmoratus</i> (<i>Urodela</i>, <i>Salamandridae</i>) in the Mayenne district (France)</b> N. BOUTON . . . . .	43
• <b>Observations on reproduction of <i>Typhlonectes compressicaudus</i> (viviparous, apodous Amphibian) in laboratory. First evidence of endogenous rythms.</b> J.M. EXBRAYAT et M.T. LAURENT . . . . .	52
• <b>Informations. News from the Society . . . . .</b>	63

## EDITORIAL

Consacrée à la Systématique, à la Biologie de la Reproduction et à la Pathologie, la réunion 1986 vient de s'achever et il est de tradition que l'organisateur devienne ensuite éditorialiste.

Le lieu de la réunion, ANGERS, n'avait pas été choisi par hasard. ANGERS a un passé herpétologique : non seulement la faune herpétologique de l'Anjou, riche ("Triturus blasii", petits "crapauds" comme *Pelodytes punctatus*, *Pelobates cultripipes*, Serpents, etc.) a été bien étudiée jadis déjà et je ne citerais que les travaux de HERON-ROYER (publiés dans le bulletin de la Société d'Etudes scientifiques de l'Anjou, 1884-1885) mais encore, dois-je le rappeler, c'est à ANGERS que notre société a vu sa création légale en 1971.

Quinze ans déjà ! Sans être tout à fait majeure, notre société est déjà adulte. Il n'est pas dans mes intentions de dresser un bilan ; je voudrais seulement me réjouir de la fidélité de ses membres : si en 1970 nous étions une vingtaine penchés sur le berceau, dès 1971, nous nous retrouvions à 100 et on peut constater, en parcourant la liste de membres, que 78 de ces premiers inscrits sont encore membres actifs de la société aujourd'hui. Une deuxième constatation est encourageante : malgré les difficultés du moment, notre réunion a été suivie par une centaine de participants soit 25% de l'effectif, ce qui est remarquable. Par contre, j'ai regretté une désaffection des terrariophiles ; il serait pourtant plus simple et plus logique de se réunir au moment de la réunion annuelle, lieu privilégié pour les rencontres et les discussions, plutôt que d'être obligé d'organiser des réunions spécifiques supplémentaires.

Il est vrai qu'actuellement, le statut de terrariophile n'est pas clair, ni enrichissant. Notre déception et notre découragement sont alimentés par l'attribution d'un unique "certificat de capacité" ; faut-il en conclure que tous les autres éleveurs sont des incapables ? Un arrêté vient d'être promulgué (J.O. du 25 juin 1986) protégeant la faune de la Guyane (plaque tournante il est vrai d'un trafic international) mais pourquoi étendre la portée de cet arrêté à l'ensemble du "territoire national" ? Rédigé ainsi, cet arrêté rendra problématique tout élevage en captivité d'un animal appartenant à une espèce présente en Guyane, même s'il possède une aire de répartition vaste en Amérique du sud ou centrale et même s'il est né en captivité. C'est méconnaître le rôle des terrariophiles et des techniques usuelles d'observation en herpétologie. Si les plantes sont sédentaires et attendent le Botaniste venu les observer et si l'Ornithologiste peut observer les oiseaux à la jumelle, les Amphibiens et les Reptiles ont des moeurs discrètes et pour les observer (et les protéger car on ne peut protéger que ce que l'on connaît) les élevages sont indispensables. Comme pour les Poissons dont les comportements reproducteurs si divers (nids

des Anabantidae, incubation buccale, Copella, etc.) ont été observés et décrits par les aquariophiles, la reproduction et les conditions qui la déterminent, ne peuvent être observées qu'en captivité. Dans cette affaire, les vrais intéressés n'ont pas été consultés et la FFSPN a même failli à sa vocation car une fédération, comme une société, se doit de défendre les intérêts de ses membres et laisser passer "l'ensemble du territoire national" n'est pas une mesure de protection mais une méconnaissance du travail des membres de l'une de ses sociétés. La constitution du Registre, discutée et adoptée lors de la réunion, pourra remédier dans l'immédiat à cette bévue (voir modalités par ailleurs).

Il est un devoir qu'il m'est bien agréable de remplir, c'est de remercier toutes les personnes qui ont contribué au bon fonctionnement, je n'ose dire au succès, de la réunion : les participants et les conférenciers dont plusieurs venaient de l'étranger et parfois de fort loin (Allemagne, Belgique, Italie, Liban, Pays Bas, Suisse), le Professeur B. LANZA (Président d'Honneur de la réunion), Monsieur le Maire et le Conseil municipal d'ANGERS (en particulier M. ROUSSEAU qui nous a reçu en l'Hôtel de Ville), Monsieur le Président du Conseil Général, l'Université d'ANGERS, et en particulier son Président le Professeur G. RIVOIRE, le CROUS et ses filiales (R.U...), la D.C.R.I. du Ministère de l'Education Nationale, l'administration des Monnaies et Médailles, pour leur prêt de médailles "herpétologiques", la Société philatélique de l'Anjou (qui m'a permis et aidé à la réalisation d'une exposition de timbres), Monsieur le Directeur Départemental des PTT et M. le Receveur de Postes de Belle Beille, M. le Président de la S.E.S.A., les aquariophiles angevins ainsi que les journaux et radios locaux. Je m'en voudrais d'oublier de remercier mon épouse qui non seulement soigne avec abnégation mais compétence mes animaux les 365 jours de l'année mais qui fut responsable de la préparation et de l'organisation de la réunion, ainsi que mes enfants qui se sont dépensés pour son bon fonctionnement. Il ne me reste plus qu'à vous donner rendez-vous pour nos 25 ans...

G. MATZ

# LES REPTILES VIVANTS DANS LES MÉNAGERIES ET COLLECTIONS D'ANIMAUX EN EUROPE DE L'ANTIQUITÉ AU XVIII<sup>e</sup> SIÈCLE

par

Liliane BODSON

*Résumé* — Dans la longue histoire des animaux captifs, les Reptiles vivants ont été traditionnellement moins importants que les autres animaux, tels que - notamment - les Mammifères et les Oiseaux. Cette situation résultait de facteurs spécifiques aux Reptiles et à la maintenance en captivité d'organismes ectothermes. Des progrès spectaculaires ont été réalisés en ce domaine au cours des dernières décennies. Mais les collections modernes de Reptiles vivants qui ont été organisées dans la plupart des jardins zoologiques occidentaux à partir du milieu du XIX<sup>e</sup> siècle, particulièrement en Europe, ne constituèrent pas des essais inédits. Directement ou indirectement, elles dérivèrent de celles réunies par et pour les princes et les rois entre le XVI<sup>e</sup> et le XVIII<sup>e</sup> siècle et même plus tôt, non seulement au Moyen Age, mais dès l'Antiquité.

L'objet du présent article est d'esquisser les principales phases et tendances de l'histoire des collections de Reptiles vivants et de montrer comment elles ont évolué au cours des âges.

**Mots-clés** : Reptiles vivants en captivité - jardins zoologiques - Antiquité - Moyen Age - Renaissance - histoire de l'herpétologie.

*Summary* — In the long history of captive animals, collections of living Reptiles were traditionally less important than those of other animals, especially mammals and birds. This situation resulted from some factors specific to Reptiles including the problems of maintenance of ectothermal organisms. After the spectacular progress made in this matter in the past few decades, Reptiles exhibits and displays in the most important zoos have been brought to a qualitative and quantitative level never reached before. But the modern collections of living Reptiles which were set up in most of the Western zoos from the mid-XIXth century on, especially in Europe, were not the first attempt in this field. Directly or indirectly, they were connected with the former collections gathered for kings and princes between the XVIth and the XVIIIth century and even earlier not only in the Middle Ages but in the Antiquity.

This article outlines the first two chapters of the history of captive Reptiles, its main phases, trends and extent, and shows how it evolved up to the beginning of the modern era of reptiles maintenance.

**Key words** : Living reptile maintenance - zoological gardens - Antiquity - Middle Ages - Renaissance - History of Herpetology.

De tout temps, les Reptiles ont occupé une place à part dans l'opinion publique et même scientifique (MORRIS, 1965 ; ENGELMANN et OBST, 1981). La grande ancienneté des animaux rampants dans la chaîne de l'évolution, les problèmes particuliers que pose leur maintien en captivité, le statut traditionnellement négatif qui est le leur, du moins dans le monde occidental, - tous ces facteurs ont affecté les études et les recherches à leur sujet. Ils ont aussi, jusqu'à un passé récent, limité le

nombre et même la simple présence de reptiles vivants dans les collections privées et publiques (LOISEL, 1912 ; LOEVENBRUCK, 1955). La situation n'a guère commencé à évoluer que dans la seconde moitié du XIX<sup>e</sup> siècle (LOISEL, 1912 ; KIRSCHSHOFER, 1968 ; ZUCKERMAN, 1979). Alors en effet, de nombreux jardins zoologiques furent organisés ou réorganisés selon les critères modernes inspirés par le développement de la zoologie. Cependant, il fallut atteindre les progrès des dernières décennies en matière de biologie de la reproduction (CONANT, 1980) pour voir se manifester une réelle amélioration des conditions de captivité pour les reptiles (GANS et VAN DEN SANDE, 1976). Aujourd'hui, le public visite les collections de reptiles vivants autant, voire même davantage, que celles des autres animaux (GANS et VAN DEN SANDE, 1976 ; GANS, 1979). Elles ne sont toutefois pas nées de rien à partir du siècle dernier. Leur histoire remonte loin dans le temps : elle commence dans l'antiquité.

Les plus anciens témoignages faisant état de reptiles en captivité concernent le monde égyptien. Parmi les nombreuses espèces d'animaux que les Egyptiens vénéraient dans l'antiquité, les serpents et les crocodiles n'étaient pas les moins importants. Dans les régions où le crocodile était sacré (BRUNNER-TRAUTE, 1980), il faisait l'objet d'un culte (KAKOSY, 1980). Grâce à l'historien grec Hérodote (1) et à d'autres auteurs (LLOYD, 1976), on sait que, à Arsinoé (région du Fayoum), des crocodiles étaient gardés dans l'enceinte du sanctuaire du dieu Sobek. Ses prêtres, aidés par les offrandes et les dons des pèlerins, prenaient soin d'eux (2). A l'époque romaine, les crocodiles apprivoisés d'Egypte constituèrent même une véritable attraction touristique. Après leur mort, ils étaient momifiés et inhumés dans de véritables nécropoles (GAILLARD et DARESSY, 1905).

Deux serpents venimeux - *Naja haje* et *Cerastes cerastes* - jouent aussi un rôle dans la religion égyptienne. Le premier, - le Cobra, - est un des plus importants symboles du pouvoir divin et royal. Il figure sur d'innombrables objets et monuments. Aux dires de plusieurs auteurs anciens (3), le Cobra était accueilli dans les maisons privées comme un bon présage et traité avec des égards particuliers, sans crainte du danger qu'il pouvait, par ailleurs, constituer. Les Vipères à cornes étaient, elles, associées, à Thèbes, aux divinités tutélaires (4) et là, comme à Arsinoé, prises en charge par les prêtres (KEIMER, 1941 ; LLOYD, 1976). Les anciens Egyptiens étaient renommés pour leur aptitude à attraper et à charmer les serpents, opérations dans lesquelles excellaient les Psylles (KEIMER, 1947).

---

(1) HERODOTE, II, 69.

(2) ELIEN, *Nat. Anim.*, X, 21.

(3) PLINE L'ANCIEN, *Hist. nat.*, X, 208 ; ELIEN, *Nat. Anim.*, XVII, 5.

(4) HERODOTE, II, 74.

Les serpents associés à certains cultes en Grèce et à Rome sont des Colubridés, qui interviennent notamment auprès du dieu de la médecine Asclépios (lat. Esculape). La Couleuvre à quatre raies (*Elaphe quatuorlineata*) et la Couleuvre d'Esculape (*Elaphe longissima*) n'étaient pas seulement représentées sur les bas-reliefs et les statues consacrées à ce dieu (KERENYI, 1956). A Rome comme à Epidaure, elles étaient présentes dans ses sanctuaires et vénérées comme des auxiliaires privilégiés de la divinité (BODSON, 1981). Des couleuvres intervenaient encore auprès d'autres figures du Panthéon grec. Les fidèles du dieu Dionysos en manipulaient lors des cérémonies en son honneur (BODSON, 1978) et, à Athènes, les prêtres en élevaient une sur l'Acropole, en l'honneur d'Athéna (BODSON, 1973). En Grèce et à Rome, les couleuvres étaient, d'autre part, considérées comme l'incarnation du Bon génie et, à ce titre, elles étaient bienvenues dans les maisons où elles éliminaient les souris et les petits rongeurs (BRENTJES, 1970 ; BODSON, 1978). L'usage s'est perpétué en Grèce (SPYRIDAKI, 1960) et dans d'autres régions (LACEPEDE ; LOISEL, 1912). Ces serpents finissaient même, à l'occasion, par s'approprier. Ils circulaient entre les convives lors des festins (5), les femmes les portaient autour du cou, en guise de collier (6). Quant aux empereurs romains, Tibère (7) et Héliogabale (8), ils en possédaient dans leurs ménageries privées. Pline l'Ancien (9) atteste que, au I<sup>er</sup> siècle de notre ère, si les incendies qui ravageaient régulièrement des quartiers entiers de Rome n'avaient pas détruit les oeufs des serpents, ceux-ci seraient devenus, en raison de leur nombre, une véritable peste pour les habitants.

Comme d'autres animaux, les serpents fournissaient les substances nécessaires à la confection de certains remèdes. On sait, par Aristote lui-même (10), que les apothicaires en conservaient vivants dans leurs boutiques, d'autant plus aisément qu'ils supportent d'être longtemps privés de nourriture.

Enfin, les Marses étaient, en Italie, les homologues des Psylles égyptiens. Ils étaient spécialisés dans la capture des vipères et dans les soins aux personnes mordues par des serpents venimeux (11).

Divers autres reptiles et amphibiens étaient encore associés au culte grec et romain (BODSON, 1978). Mais les témoignages les plus significatifs pour mon propos concernent les reptiles exotiques que les souverains antiques se plaisaient à introduire dans leurs ménageries. A

---

(5) SENEQUE, *La colère*, II, 31, 6.

(6) MARTIAL, *Épigrammes*, VII, 87, 7.

(7) SUETONE, *Tibère*, 72, 2.

(8) AELIUS LAMPRIDIUS, *Héliogabale*, 23, 2 ; 28, 3.

(9) PLIN L'ANCIEN, *Hist. nat.*, XXIX, 72.

(10) ARISTOTE, *Hist. anim.*, VIII, 4.

(11) PLIN L'ANCIEN, *Hist. nat.*, VII, 15.

Alexandrie, Ptolémée II Philadelphe (règne 285-246) récompensa royalement l'équipe de chasseurs qui parvint à lui procurer, non sans peine, un *Python sebae* capturé au Soudan (BODSON, 1980). Il en fit un des clous de son jardin zoologique personnel. D'autres spécimens lui furent, comme à son successeur Ptolémée Evergète (règne 145-116), offerts par la suite (12). Quelques dizaines d'années plus tard, le roi de l'Inde envoya à l'empereur Auguste (règne 31 avant J.-C. - 14 après J.-C.) de grandes vipères, un python et une grande tortue. On ne sait ce qu'il advint de ces animaux dont la présence est signalée, pour la dernière fois, à Antioche de Syrie (13). En revanche, c'est à l'initiative du même empereur qu'un énorme serpent fut exposé, à Rome, à la curiosité des habitants (14). Ceux-ci furent cependant surtout attirés par les crocodiles, comme en témoignent les diverses mentions d'expositions et de spectacles dont ces animaux étaient l'attraction (15).

Les premières collections d'animaux vivants réorganisées en Europe après le Moyen Age appartiennent à des Princes de la Renaissance. Dès le XV<sup>e</sup> siècle, les relations commerciales qui s'établissent entre l'Italie et le reste du monde donnent à ceux-ci l'occasion de se procurer les espèces rares et précieuses qu'ils aiment, à l'image des souverains antiques, présenter dans leurs parcs. La préférence va aux mammifères (félins, éléphant, girafe, etc.) et aux oiseaux (autruches, paons, etc.) (LOISEL, 1912). Les reptiles y sont en général rares et isolés. La présence d'un serpent dans la ménagerie de la duchesse Yolande de Savoie, soeur du roi de France Louis XI, est suffisamment exceptionnelle pour justifier qu'elle soit mentionnée par les chroniqueurs (LOISEL, 1912). Les caméléons ont davantage la faveur (Fig. 1). Guillaume V, Stathouder des Pays-Bas, en reçoit un couple vers 1590 (LOISEL, 1912). Le futur Louis XIII en a un dans sa ménagerie privée (LOISEL, 1912). Au début du XVIII<sup>e</sup> siècle, le Prince électeur Auguste II de Dresde envoie une expédition à Alger pour se procurer des animaux africains, notamment des caméléons. Le naufrage du bateau qui les amenait en Europe empêcha ce prince d'être satisfait (LOISEL, 1912).

La création, sous le règne de Louis XIV, de la Ménagerie royale de Versailles donne une impulsion nouvelle à l'organisation des collections d'animaux vivants, puisque celles-ci doivent à la fois manifester la grandeur du souverain, servir les objectifs de la science et contribuer à instruire le grand public qui est admis à les visiter. Les Mémoires de l'Académie des Sciences de Paris contiennent l'inventaire des reptiles qui rejoignent les autres animaux acquis ou reçus en cadeau par le roi : un

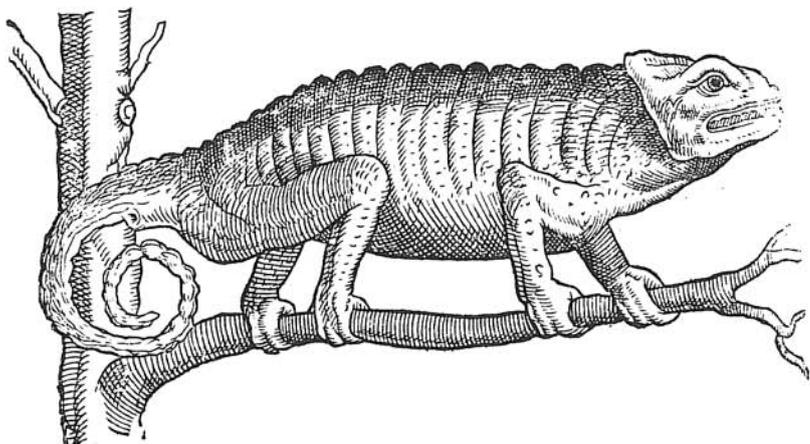
---

(12) ELIEN, *Nat. anim.*, XVI, 39.

(13) STRABON, XV, 1, 73.

(14) SUETONE, *Auguste*, 43, 4.

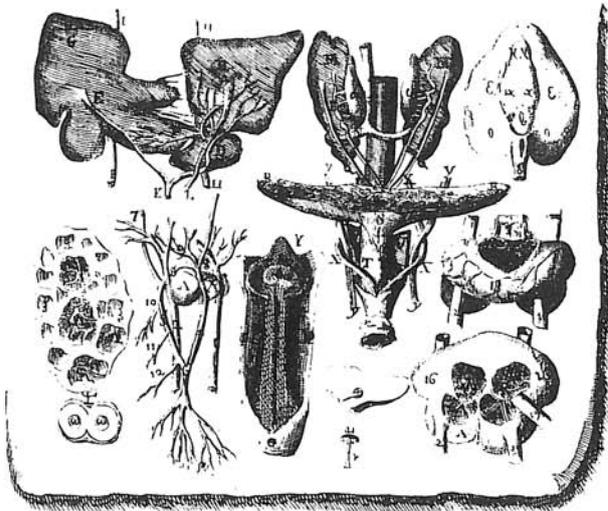
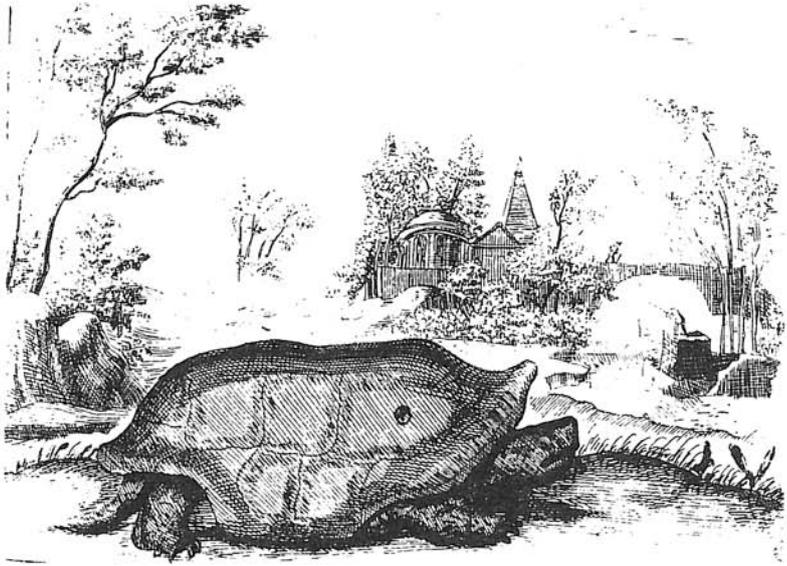
(15) STRABON, XVII, 1, 44 ; PLINE L'ANCIEN, *Hist. nat.*, VIII, 96.



**Fig. 1 :** Le Caméléon

BELON, P. (1588) — Les observations de plusieurs singularitez et choses mémorables trouvées en Grèce, Asie, Judée, Egypte, Arabie et autres pays estranges, Paris, H. de Marnef - Veuve G. Cavellat, p.278.  
(Cliché Nadine BODSON).

crocodile du Nil (*Crocodilus niloticus*), une tortue de l'Inde (*Cylindraspis indica*), la fameuse *Testudo indica* (Fig. 2-3) disséquée par Claude Perrault dont la dossière est conservée au Muséum national d'histoire naturelle sous le numéro d'inventaire 7819 (BOUR, 1980 et 1984), une salamandre (*Salamandra salamandra*) (LOISEL, 1912). Ils furent, en outre, dessinés et peints par les artistes animaliers auxquels on doit les fameux "Vélins du Roi" (LAISSUS, 1967, 1969), tandis qu'après leur mort, les dépouilles étaient confiées aux savants anatomistes qui, sous la conduite de Claude Perrault, en effectuaient la dissection. Leurs observations, qui sont, pour l'histoire de l'anatomie, de précieux témoignages (COLE, 1944), ont été publiées dans les Mémoires de l'Académie royale des Sciences de Paris. A défaut d'éclairer les lecteurs d'aujourd'hui sur les conditions dans lesquelles les animaux étaient gardés à Versailles, ces travaux conservent au moins le détail des spécimens d'herpétofaune qui rehaussaient la ménagerie royale alors à son sommet. Quand, en 1794, elle devint la "Ménagerie du Jardin des Plantes", elle ne contenait plus aucun reptile de la collection primitive (DELEUZE, 1823). Il fallut attendre 1838 pour y trouver à nouveau des reptiles vivants : les deux



**Fig. 2-3 :** *Testudo indica* (*Cylindraspis indica*)  
 Planches reproduites d'après VALENTINI, M.B. (720).  
 — Amphitheatrum zootomicum, Zunner et Muller, pl. XLIV.  
 (Cliché Nadine BODSON).

pythons et les trois caïmans achetés par Constant Duméril à un montreur d'animaux itinérant (VAILLANT, 1897).

A l'exemple de la ménagerie fondée par Louis XIV, d'autres collections d'animaux vivants furent constituées en Europe, mais en général, les reptiles furent les derniers à y prendre place. Ainsi, à Londres, la ménagerie de la Tour, créée au XIVE siècle, n'inclut des serpents qu'à partir de 1839 (LOISEL, 1912).

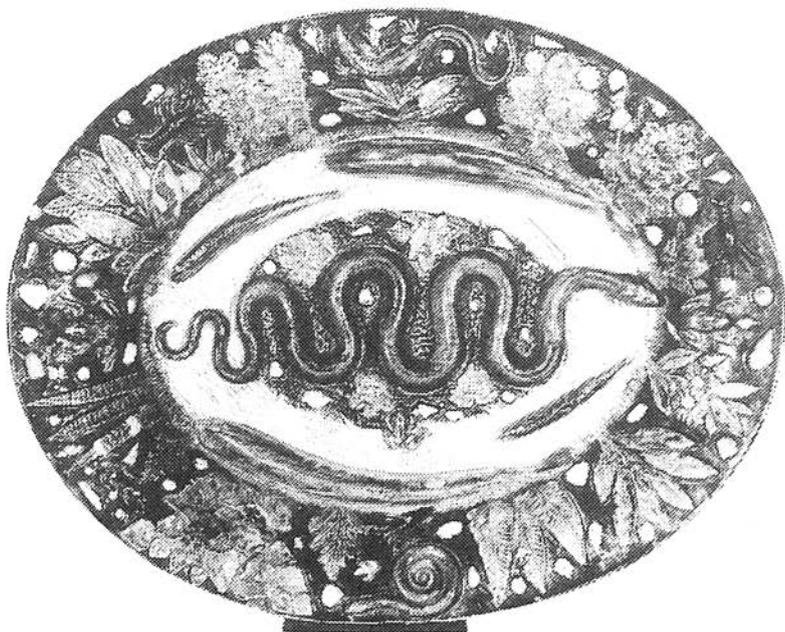
Parallèlement au goût des monarques pour les collections d'animaux vivants qui servaient aussi à l'instruction du grand public, des naturalistes - voyageurs, encyclopédistes, peintres, - contribuèrent autant, dès le début de la Renaissance, à faire redécouvrir le profit qu'il y a à observer et à étudier l'animal vivant. Au milieu du XVIe siècle, Pierre Belon du Mans s'intéressa notamment, durant son voyage de deux ans environ dans les pays d'Europe orientale et du Proche Orient, aux serpents de ces régions. Sa mort prématurée l'empêcha de rédiger à leur sujet l'ouvrage qu'il projetait et pour lequel il avait rassemblé d'abondantes notes dont certaines figurent dans ses récits de voyage. Elles attestent son désir de constituer une collection de reptiles vivants à partir des spécimens qu'il capturait en chemin. La difficulté de les acheminer en Europe dans de bonnes conditions le fit renoncer à ce projet. Il se borna à "anatomiser", c.à.d. disséquer les exemplaires les plus importants et à les naturaliser sommairement (BELON, 1588).

Pendant longtemps, les problèmes inhérents à l'élevage des animaux à sang froid représentèrent un obstacle difficilement surmontable et retardèrent, quand ils ne les faisaient pas échouer, le développement des collections de reptiles vivants aussi bien exotiques qu'euro péens. Le premier serpent à sonnettes fut importé en Europe en 1657, mais il ne survécut guère (KLAUBER, 1956). La médiocrité des techniques et des procédés de conservation des spécimens naturalisés ne facilitait pas, dans la plupart des cas, la constitution de collections zoologiques. Les reptiles, cependant, qui peuvent être simplement séchés, furent ainsi, comme les coquillages, les fossiles, etc., réunis et introduits en assez grand nombre dans les cabinets de sciences naturelles, où ils figurèrent au titre de curiosités avant de faire l'objet d'études et de recherches (LAISSUS, 1964) (Fig. 4). Au XVIIe-XVIIIe siècle, la collection de reptiles naturalisés de Seba fut une des plus complètes et des plus justement célèbres d'Europe (HOLTHUIS, 1969 ; BOESEMAN, 1970). Quand il s'agissait de garder en captivité des espèces indigènes, le taux de réussite était plus élevé, surtout si la collection était temporaire et limitée à la période durant laquelle son propriétaire se livrait sur elle à des observations scientifiques. On sait ainsi que les amis et collègues de Conrad Gessner avaient capturé à son intention des vipères européennes pour étudier leur cycle de reproduction et lui communiquer des indications de première main pour la partie de son *Historia animalium* consacrée aux reptiles (GESSNER, 1621). Mais d'autres motifs que la zoologie ont pu inspirer le goût ou la nécessité de garder des reptiles en captivité. Léonard de Vinci avait réuni des collections de serpents, lézards, grenouilles, etc., qui lui



**Fig. 4 :** Cabinet de curiosités et de sciences naturelles.  
 IMPERATO, F. (1599) - Dell'Historia naturale libri XXVIII,  
 C. Vitale, Naples. Hors-texte.  
 (Cliché Nadine BODSON).

servaient de modèles pour ses peintures de la tête de Méduse (VASARI, 1568) et de sujets d'analyse pour ses recherches en anatomie comparée de la locomotion (HUARD et GRMEK, 1962). Dans le même temps, Bernard Palissy empruntait à l'herpétofaune les motifs dont il ornait ses célèbres "rustiques figulines", ces plats et assiettes de céramique où serpents, lézards, grenouilles, etc. sont, à peu de chose près, figurés en trois dimensions (Fig. 5). Le même Palissy envisageait aussi de placer dans le "Jardin délectable" qu'il rêvait de créer des représentations en céramique des animaux qu'il désirait le plus y attirer. Lézards, grenouilles, tortues, serpents y sont mentionnés en bonne place (PALISSY, 1563). Aurait-il réussi à concrétiser son plan, les objets de céramique n'auraient pas eu sur la faune l'effet escompté par leur créateur.



**Fig. 5 :** Plat en céramique de Bernard PALISSY.  
Musée d'Ecouen. Inv. n° CL 1143  
Cliché des Musées nationaux - Paris

Néanmoins, Palissy a formulé l'idée de collections d'animaux vivants maintenus captifs dans des conditions aussi proches que possible de celles du milieu naturel. Elle fut reprise et réalisée dès le XVIIe-XVIIIe siècle. Dufay, pour son étude de la Salamandre, conservait deux cents de ces animaux au Jardin des Plantes (DUFAY, 1729). Demours, qui fut le premier à étudier le comportement reproducteur d'*Alytes obstetricans*, en gardait des spécimens pour lesquels il avait reconstitué leur milieu naturel (DEMOURS, 1778). Valmont de Bomare (1768) et Bosc (1817) firent de même, respectivement pour la couleuvre d'eau (*Natrix natrix*) et pour le Crocodile de Caroline du Sud. Ces naturalistes et ceux qui les suivirent accomplirent ainsi véritablement une oeuvre de pionnier qui devait permettre de maîtriser tous les facteurs liés à la conservation des reptiles vivants en captivité.

Si l'on se remémore les circonstances qui, dans l'antiquité, ont conduit à garder des reptiles en captivité, on voit qu'elles répondent à deux séries de motivations. La première est d'origine religieuse et inspirée par

le rôle que ces animaux jouaient dans de nombreux cultes. La deuxième tient au goût universellement partagé pour les espèces rares, spectaculaires, indigènes et surtout exotiques. Elles constituaient une manifestation supplémentaire de la puissance de leurs possesseurs en même temps que, pour les plus éclairés d'entre eux, un moyen d'instruire les foules. La Renaissance et les Temps modernes souscrivirent à cette manière de voir. Mais, assez vite, aux badauds qui se bornaient à une observation superficielle, se joignirent des naturalistes curieux de mieux connaître l'anatomie et le comportement d'animaux souvent difficiles à étudier dans la nature. Leurs travaux, encore isolés et souvent incomplets, ont préparé les recherches qui devaient ultérieurement conduire à connaître la biologie des reptiles et à fixer les règles fondamentales de toute collection de ces animaux vivants.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BELON, P. (1588) — Les observations de plusieurs singularitez et choses mémorables trouvées en Grèce, Asie, Judée, Egypte, Arabie et autres pays estranges, Paris, G. Cavellat, 462-464 (entre autres).
- BODSON, L. (1973) — Gai, gai ! Sauvons-nous. Procédés et effets du comique dans *Lysistrata*, 740-752. *L'Antiquité classique*, 42 : 17-22.
- BODSON, L. (1977) — De la symbolique religieuse à l'herpétologie : les serpents sacrés de Marcopoulo (Céphalonie). *Bull. Soc. Zool. France* 101 : 485-487.
- BODSON, L. (1978) — Hiera Zoia. Contribution à l'étude de la place de l'animal dans la religion grecque ancienne, Académie royale de Belgique, Bruxelles, 59-92.
- BODSON, L. (1980) — Réalité et fiction dans le récit antique d'une chasse au Python. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 16 : 4-11.
- BODSON, L. (1981) — Les Grecs et leurs serpents. Premiers résultats de l'étude taxonomique des sources anciennes. *L'Ant. class.*, 50 : 57-78.
- BOESEMAN, M. (1970) — The Vicissitudes and Dispersal of Albertus Seba's Zoological Specimens. *Zoologische Mededelingen*, 44 : 177-206.
- BOSC, L. (1817) — art. Crocodile, *In Nouveau Dictionnaire d'histoire naturelle*, VIII (Paris, Déterville) : 459.
- BOUR, R. (1980) — Systématique des Tortues terrestres des îles Mascareignes : genre *Cylindraspis* Fitzinger, 1835 (Reptilia, Chelonii). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 4e série, 2 : 985-904.
- BOUR, R. (1984) — L'identité de *Testudo gigantea* Schweigger, 1812 (Reptilia, Chelonii). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 4e série, 6 : 159-175.
- BRENTJES, B. (1970) — Zur Rolle der Schlangen in den alten Kulturen des ostmediterranen Raumes. *Wissensch. Zeitschr. Philosoph. Beiträge*, 19 : 731-746.

- BRUNNER-TRAUTE, E. (1980) — art. Krokodil. *In* Lexikon der Aegyptologie, III (Harrassowitz, Wiesbaden) : 791-801.
- COLE, F.J. (1944) — A History of Comparative Anatomy from Aristotle to the Eighteenth Century, Macmillan, Londres : 393-442.
- CONANT, R. (1980) — The Reproductive Biology of Reptiles : an Historical Perspective. *SSAR Contributions to Herpetology. I. Reproductive Biology and Diseases of Captive Reptiles.* J.B. MURPHY - J.T. COLLINS, éd. : 3-18.
- DELEUZE, J.-P. (1823) — Histoire et description du Muséum royal d'histoire naturelle, L.T. Cellot, Paris.
- DEMOURS, P. (1778) — Sur le Crapaud qui accouche sa femelle. *Mém. Ac. royale des Sc. Paris* (1781) : 13-19.
- DUFAY, C.F. (1729) — Sur plusieurs Salamandres des environs de Paris. *Mém. Ac. royale des Sc. Paris* (1731) : 135-153.
- ENGELMANN, W.E. et OBST, F.H. (1981) — Mit gespaltener Zunge. Aus der Biologie und Kulturgeschichte der Schlangen, Herder, Freiburg - Bâle - Vienne : 7, 11, 175-195.
- GAILLARD, C. et DARESSY, G. (1905) — Catalogue général des Antiquités égyptiennes. La faune momifiée de l'antique Egypte, Le Caire : 152-153.
- GANS, C. et VAN DEN SANDE, p. (1976) — The Exhibition of Reptiles : Concept and Possibilities. *Acta Zool. path. Antwerp.*, 66 : 3-51.
- GANS, C. (1979) — On Exhibiting Reptiles. *1979 International Zoo Yearbook*, 19 : 1-14.
- GESSNER, C. (1621) — *Historiae Animalium Liber V. Qui est de Serpentium natura*, Francfort/Main, H. Laurent : 129, lignes 14-21.
- HOLTHUIS, L.B. (1969) — Albertus Seba's "Locupletissimi rerum naturalium thesauri..." (1734-1765) and the "Planches de Seba" (1827-1831). *Zoologische Mededelingen*, 43 : 239-252.
- HUARD, P. et GRMEK, M.D. (1962) — Léonard de Vinci. Dessins scientifiques et techniques. Dacosta, Paris (*passim*).
- KAKOSY, L. (1980) — art. Krokodilskulte. *In* Lexikon der Aegyptologie, III (Harrassowitz, Wiesbaden) : 801-811.
- KEIMER, L. (1941) — Etudes d'égyptologie. *Zoologica*, III (Le Caire, Institut français d'archéologie orientale) : 1-52.
- KEIMER, L. (1947) — Histoires de serpents dans l'Egypte ancienne et moderne, Le Caire, Mémoires de l'Institut d'Egypte, 50 : 1-39.
- KERENYI, K. (1956) — Der gottliche Arzt. Studien zur Asklepios und seine Kultstätten, 3e éd., Wissensch. Buchgesellschaft, Darmstadt : 1-48.
- KIRCHSHOFER, R. (1968) — The World of Zoos. A Survey and Gazetteer, Batsford, Londres (*passim*).

- KLAUBER, L.M. (1956) — Rattlesnakes. Their Habits, Life Histories, and Influence on Mankind, Univ. of California Press, Berkeley - Los Angeles : II, 1203.
- KLINGENDER, F. (1971) — Animals in Art and Thought to the End of the Middle Ages, Routledge and Kegan Paul, Londres : 210-225 (notamment).
- LACEPEDE (sans date) — Histoire naturelle des Quadrupèdes ovipares, des serpents, des poissons et des cétacés, Librairie de l'Encyclopédie du XIXe siècle, Paris : 261, 263, 270, 291.
- LAISSUS, Y. (1964) — Les Cabinets d'histoire naturelle. *In* Enseignement et diffusion des sciences en France au XVIIIe siècle, Hermann, Paris : 659-712.
- LAISSUS, Y. (1967) — Les vélins du Muséum. Conférence du Palais de la découverte. D 111. Paris.
- LAISSUS, Y. (1969) — Les vélins du Muséum et l'expédition d'Egypte. *Compte rendu du 92e Congrès national des Sociétés savantes - Strasbourg 1967* : 267-300.
- LLOYD, A.B. (1976) — Herodotus. Book II. Commentary 1-98, Brill, Leyde : 305-310.
- LOEVENBRUCK, P. (1955) — Les animaux sauvages dans l'histoire, Payot, Paris (les reptiles ne sont même pas mentionnés).
- LOISEL, G. (1912) — Histoire des ménageries de l'antiquité à nos jours, Doin et Laurent, Paris (*passim*).
- MORRIS, R. et D. (1965) — Men and Snakes, Hutchinson, Londres : 200-215.
- PALISSY, B. (1563) — Recepte veritable, par laquelle tous les hommes de la France pourront apprendre à multiplier et augmenter leurs Thrésors, P.-A. CAP, éd., A. Blanchard, Paris, 1961 (reprint) : 63-64.
- SPYRIDAKI, G.K. (1960) — Mission folklorique dans l'île de Milos (31 août - 14 septembre 1959). *Annuaire des Archives du Folklore de l'Académie d'Athènes*, 11-12 : 292-294.
- STOERK, L. (1984) — art. Schlange. *In* Lexikon der Aegyptologie, V (Harrassowitz, Wiesbaden) : 644-652.
- TOYNBEE, J.M.C. (1973) — Animals in Roman Life and Art. Thames and Hudson, Londres : 218-237.
- VAILLANT, L. (1897) — Muséum d'histoire naturelle. Guide à la ménagerie des reptiles, Paris.
- VALMONT DE BOMARE, J.-C. (1868) — Dictionnaire raisonné universel d'histoire naturelle, III (Yverdon) : 540-541.
- VASARI, G. (1568) — Le vite de più eccellenti Pittori, Scultori ed Architettori, éd. G. MILANESI, Sansoni, Florence, 1879 : 24-24, 46-47.

ZUCKERMAN, L. (édit.), (1979) — Great Zoos of the World. Their Origins and Significance, Weidenfeld - Nicolson, Londres (*passim*).

*Accepté le 23 septembre 1986*

L. BODSON  
rue Bois-l'Evêque 33  
B — 4000 LIÈGE

# LES DISCOGLOSSES DE LA RÉGION MÉDITERRANÉENNE OCCIDENTALE (*Amphibia* ; *Anura* ; *Discoglossidae*)

par

Benedetto LANZA, Giuseppe NASCETTI, Massimo CAPULA  
et Luciano BULLINI

**Résumé** — Les données paléontologiques, taxonomiques, chorologiques et biogéographiques nous conduisent à reconnaître chez les Discoglosses de la région occidentale de la Méditerranée : *Discoglossus galganoi* Capula, Nascetti, Lanza, Bullini et Crespo, 1985, de la Péninsule ibérique, avec une sous-espèce vivant au sud du bassin du Guadalquivir, *D. galganoi jeanneae* Busack, 1986 ; *Discoglossus pictus* Otth, 1837, de Sicile, Malte, Gozo (*D. pictus pictus*), Tunisie, île de la Galite, Algérie, (*D. pictus auritus* Héron - Royer, 1888, acclimatée en Catalogne et au Languedoc) et Maroc (*D. pictus scovazzi* Camerano, 1878) ; *Discoglossus sardus* Tschudi, 1837, des îles fossiles de Monte Argentario (Toscane), Sardaigne avec l'Archipel La Maddalena et l'île San Pietro ainsi que la Corse avec l'île Lavezzi ; *Discoglossus montalentii* Lanza, Nascetti, Capula et Bullini, 1984, endémique de la Corse, une espèce primitive partiellement sympatrique et parfois syntopique avec *D. sardus*. *Discoglossus algirus* Lataste, 1879, et *D. hispanicus* Lataste, 1879, sont à considérer comme des noms oubliés (*nomina oblita*).

**Mots-clés** : *Discoglossus*, région méditerranéenne occidentale, paléontologie, taxonomie, distribution, biogéographie.

**Abstract** — Paleontological, taxonomic, chorological and biogeographical notes on the West Mediterranean Painted Frogs : *Discoglossus galganoi* Capula, Nascetti, Lanza, Bullini et Crespo, 1985, from Iberia, with a subspecies living south of the Guadalquivir River basin, *D. galganoi jeanneae* Busack, 1986 ; *Discoglossus pictus* Otth, 1837, from Sicily, Malta, Gozo (*D. pictus pictus*), Tunisia, Galita Island, Algeria (*D. pictus auritus* Héron-Royer, 1888 ; acclimatized in Catalonia and Languedoc), and Morocco (*D. pictus scovazzi* Camerano, 1878) ; *Discoglossus sardus* Tschudi, 1837, from the Hyères Islands, Tuscan Archipelago, fossil island of Monte Argentario (Tuscany), Sardinia with the Maddalena Archipelago and San Pietro Island, and Corsica with Lavezzi Island : *Discoglossus montalentii* Lanza, Nascetti, Capula et Bullini, 1984, endemic to Corsica, a primitive species partially sympatric and sometimes syntopic with *D. sardus*. *Discoglossus algirus* Lataste, 1879, and *D. hispanicus* Lataste, 1879, are to be considered forgotten names (*nomina oblita*).

**Key words** : *Discoglossus*, West Mediterranean countries, paleontology, taxonomy, distribution, biogeography.

## I. INTRODUCTION

Le genre *Discoglossus* Otth, 1837, comprend quelques espèces dans la région méditerranéenne occidentale et une espèce dans l'orientale, qui est en danger d'extinction, selon WERNER (in SANCHIZ et SANZ, 1980), ou déjà éteinte : *Discoglossus nigriventer* Mendelsohn et Steinitz, 1943, qui vit ou vivait dans une zone humide très restreinte, le long de la côte orientale du lac Hule, près de la frontière syro-israélienne.

Ce travail résume notre connaissance actuelle des formes européennes et africaines du genre *Discoglossus* ; il est fondé sur les travaux publiés ou en préparation de LANZA et al. (1984), CAPULA et al. (1985), BÛSACK (1986) ; CLARKE et LANZA (en prép.) et NASCETTI et al. (1986 ; a et b, en prép.).

## II. LES DISCOGLOSSES FOSSILES

En Espagne, des fossiles appartenant à *Discoglossus* <sup>(1)</sup> sont connus du Miocène [Escabosa de Calatañazor (Soria) ; Venta del Moro (Valence) ; Alcoy (Alicante)] au Pliocène [El Arquillo II (Teruel)] et dans le Pléistocène moyen [Arganda (Madrid)] (SANCHIZ, 1977 a, 1977 b) ; d'après ALCOVER et MAYOL (1981), des restes d'un nouveau *Discoglossus* ont été trouvés dans les îles Baléares (Plio-Pléistocène de Majorque et Pléistocène inférieur de Minorque). Dans le sud-ouest de la France, le genre est connu dans la partie supérieure du Pléistocène moyen des Abîmes de la Fage (RAGE, 1973), en Corse dans le Pléistocène supérieur de Macinaggio (GASC, 1961) et le pré-néolithique de Araguina-Sennola près de Bonifacio (6570 ± 150 ans ; VIGNE, 1985). En Sardaigne, *Discoglossus* est connu du Miocène inférieur (Oschiri ; SANCHIZ et SANZ, 1980) au Paléolithique (grotte de Corbettu, sur le Supramonte di Oliena ; SONDAAR et al., 1984) en passant par le Pliocène (KOTSAKIS, 1981). D'après KOTSAKIS, il faut aussi rapporter à *Discoglossus* <sup>(2)</sup> quelques restes pléistocènes d'Italie péninsulaire (Latium, près de Vitinia, Rome : 1981, 1982 a ; Abruzzes, Scoppito, près de l'Aquila : 1982 b), Sicile (Spinagallo, près de Syracuse : 1978) et de Crète (1984). Des restes pléistocènes proviennent aussi de Malte (Mnajdra Gap : PARKER in BATE, 1935 ; Ghar Dalam : SANCHIZ, 1979 ; SAVONA VENTURA, 1984) et d'Israël ('Ubeidiya : HASS, 1966). Les deux seuls fossiles africains sont particulièrement intéressants : Pléistocène d'Algérie (Filfila, près de Constantine : GINSBURG et al., 1968) et Holocène ancien du Maroc (Carrière Thomas, près de Casablanca : SCHNEIDER, 1975).

---

(1) Le *Discoglossus troscheli* (Meyer, 1852, sub *Rana* ; Miocène inférieur : lignites de Rott, en Allemagne), comparé à *Alytes* par MEYER (1860 ; voir aussi CRESPO, 1979) et considéré sûrement comme un *Alytes* par COPE (1867), est sans aucun doute un *Discoglossus* selon BOULENGER (1891) et VERGNAUD-GRAZZINI (1966). *Discoglossus giganteus* du Miocène moyen, décrit par Wettstein-Westersheimb (1955 : Tchécoslovaquie) a été placé en synonymie avec *Latonina seyfriedii* Meyer, 1845 par Sanchiz et Mynarski (1979). D'après ces auteurs, des fossiles primitivement déterminés comme *D. giganteus* ou *D. cf. giganteus* doivent être rapportés à *L. seyfriedii* ou à une forme comparable. Špinar (1978) considère que le genre *Latonina* appartient à la nouvelle famille des Latoniidae.

(2) Fondi (1972) cite des restes de *Discoglossus* provenant du Pléistocène moyen ancien de Toscane (Montagnola Senese, près de Sienne). Cette citation réclame une vérification.

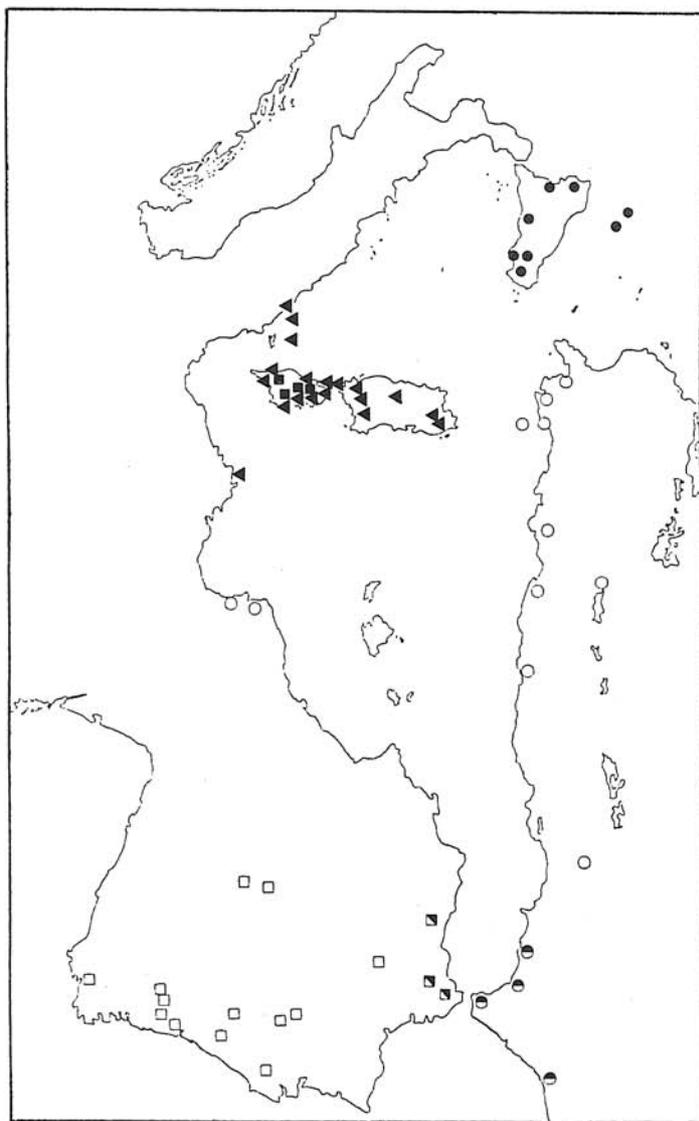
### III. LES DISCOGLOSSÉS ACTUELS DE LA RÉGION MÉDITERRANÉENNE OCCIDENTALE

Le genre et ses deux premières espèces, *D. pictus* Otth de Sicile et *D. sardus* Tschudi de Sardaigne, furent décrits en 1837, respectivement aux pages 6 et 8 du même article. Depuis, la destinée de cette dernière espèce eut des hauts et des bas, la plupart des auteurs ne reconnaissant pas sa validité, au moins au niveau spécifique : entre autres DUMÉRIL et BIBRON (1841), LATASTE (1879) et BOULENGER (1897) ainsi que quelques herpétologistes qui la reléguèrent au niveau d'une variété (SCHREIBER, 1912) ou d'une sous-espèce (CAMERANO, 1883 ; MERTENS et MÜLLER, 1940 ; LANTZ, 1947 ; MERTENS et WERMUTH, 1960).

En 1878, CAMERANO décrit *Discoglossus scovazzi* du Maroc et, en 1879, LATASTE proposait, presque par boutade, deux nouveaux noms : "Si d'ailleurs, à titre d'espèces ou de variétés, on admettait les noms de *D. sardus*, *D. pictus*, *D. scovazzi* pour désigner les formes sarde, sicilienne et marocaine, je proposerais aussitôt ceux de *D. hispanicus* et *D. algirus* pour les formes espagnole et algérienne". Enfin HÉRON-ROYER (1888), ne tenant pas compte de la publication de LATASTE, créa le nom *D. auritus* pour les Discoglosses algériens. *D. scovazzi* et *D. auritus* furent considérés ensuite comme des synonymes de *D. pictus* ou au moins de *D. pictus pictus*, tandis que *D. hispanicus* et *D. algirus* n'eurent pas le même sort : leurs noms, proposés de manière fort hétérodoxe, furent ignorés dès leur naissance, ils doivent être considérés comme des noms oubliés (*nomina oblita*, selon le code 1964, article 23 b).

En 1962, KNOEPFFLER publia un travail important (annoncé en 1961), qui, malgré quelques imprécisions, provoqua un choc bénéfique à une situation taxonomique trop longtemps figée. Se fondant sur une évidence morphologique et biologique, il soutint la valeur spécifique de *D. sardus*, une opinion défendue aussi par WEBER et SCHNEIDER (1971) ainsi que par WEBER (1974), qui démontrèrent que les chants de *D. sardus* et *D. pictus* comportaient des différences spécifiques. Heureusement, KNOEPFFLER, WEBER et SCHNEIDER travaillèrent avec de véritables *D. sardus*, provenant de Port-Cros (îles d'Hyères) et de vrais *D. pictus* de Banyuls-sur-Mer. Leurs résultats peuvent donc être considérés comme valides vis-à-vis de ces taxons. Ce ne fut pas le cas de LANZA et al. (1975) qui, employant les tests immunologiques de Libby, trouvèrent des différences au niveau spécifique entre un véritable *D. pictus* de Sicile (Palerme) et un discoglosse de Corse (Ruisseau d'Agnone, près de Vizzavona) considéré comme *D. sardus* mais qui s'est révélé ensuite appartenir à la nouvelle espèce *D. montalentii*. PARRINELLO et BRAY (1971) rencontrèrent une situation analogue lorsqu'ils trouvèrent, avec des techniques diverses, des différences sérologiques entre le véritable *D. pictus* de Sicile (Palerme) et des Discoglosses corses provenant malheureusement d'une zone (Evisa) où *D. sardus* vit en sympatrie avec *D. montalentii* (LANZA et al., 1984).

Un pas fondamental a été franchi récemment grâce à l'analyse de la



**Fig. 1** : Localités de provenance des exemplaires étudiés : carrés blancs = *Discoglossus galganoi galganoi* ; carrés blancs et noirs = *Discoglossus galganoi jeanneae* ; triangles = *Discoglossus sardus* ; carrés noirs = *Discoglossus montalentii* ; cercles noirs = *Discoglossus pictus pictus* ; cercles blancs = *Discoglossus pictus auritus* ; cercles blancs et noirs = *Discoglossus pictus scovazzi*.

structure génétique de nombreuses populations par l'électrophorèse multilocus, une approche qui permet l'évaluation quantitative de leur divergence génétique. Selon les données génétiques et morphologiques résultant de recherches commencées en 1983, quatre espèces de *Discoglossus*, dont deux au moins sont polytypiques (fig. 1), vivent en Europe et en Afrique.

*Discoglossus galganoi* Capula, Nascetti, Lanza, Bullini et Crespo, 1985 (CAPULA et al., 1985) occupe les régions occidentale, méridionale et centrale de la péninsule ibérique où il est représenté par deux sous-espèces, *D. galganoi galganoi* et *D. galganoi jeanneae*. Cette dernière, décrite comme une espèce par BUSACK (1986) et considérée comme une sous-espèce par NASCETTI et al. (1986), vit au sud du bassin du Guadalquivir.

*Discoglossus pictus* Otth, 1837, se trouve en Sicile, dans les îles maltaises et le nord-ouest de l'Afrique ; l'espèce compte trois sous-espèces : *D. pictus pictus* Otth, 1837 (Sicile, Malte, Gozo), *D. pictus auritus* Héron-Royer, 1888 (Tunise et île de la Galite, Algérie) et *D. pictus scovazzi* Camerano, 1878 (Maroc). Les populations isolées habitant le Languedoc (Sud de la France) et la Catalogne (nord-est de l'Espagne) appartiennent aussi à *D. pictus* ; elles résultent de l'acclimatation de *Discoglossus* qui pourraient avoir été importés d'Algérie (NASCETTI, 1986 ; a et b, en prép.).

*Discoglossus sardus* Tschudi, 1837, est une espèce tyrrhénienne qui occupe les îles d'Hyères (Port-Cros et Ile du Levant ; France méridionale), l'archipel Toscan (Giglio et Montecristo), l'île fossile de Monte Argentario (Toscane), la Sardaigne avec l'archipel de la Maddalena et l'île San Pietro et la Corse (LANZA, 1983 ; CAPULA et al., 1985). La population de l'île Lavezzi appartient aussi à *D. sardus* (CLARKE et LANZA, en préparation).

*Discoglossus montalentii* Lanza, Nascetti, Capula et Bullini, 1984 est endémique à la Corse, où elle est partiellement sympatrique et quelquefois syntopique avec *D. sardus*, mais elle manque apparemment dans la ceinture côtière (LANZA et al., 1984 ; CLARKE et LANZA, en préparation). *Discoglossus montalentii*, bien qu'appartenant clairement à *Discoglossus*, possède une caractéristique crânienne unique pour ce genre qui suggère que cette espèce pourrait être la plus primitive du genre (CLARKE et LANZA, en préparation). Cette hypothèse s'accorde parfaitement avec les données génétiques (LANZA et al., 1984 ; CAPULA et al., 1985 : NASCETTI et al., en préparation a) ; d'après celles-ci *D. montalentii* est plus distinct génétiquement de *D. sardus*, *D. pictus* et *D. galganoi* que ces dernières ne le sont entre elles.

#### IV. REMARQUES BIOGÉOGRAPHIQUES

D'après LANZA (1973 ; voir aussi le chapitre sur les fossiles) le genre *Discoglossus* né en Europe "pendant le Paléogène supérieur chaud, et ainsi presque sûrement thermophile, a été capable de se

disperser pendant le Pontien et de survivre, dans les zones de la Méditerranée méridionale, à la détérioration climatique qui a commencé pendant le Tertiaire supérieur et a atteint son maximum pendant le Quaternaire. Là, il se serait différencié, par son isolement, en un nombre d'espèces qui a pu être supérieur aux trois qui ont survécu (*D. pictus*, *D. sardus*, *D. nigriventer*)''.

Cette hypothèse, à la fois prophétique et pessimiste, ne s'est révélée vraie qu'en partie. D'après nos derniers travaux, nous pouvons supposer que les espèces de la Méditerranée occidentale proviennent de deux stocks différents, l'un ancestral à *montalentii*, l'autre étant ancestral à *sardus-galganoi-pictus*, qui auraient divergé au plus tard pendant le Miocène.

En se fondant sur les données paléobiogéographiques, différentes hypothèses peuvent être faites sur l'évolution des espèces de *Discoglossus* dans cette région (CAPULA et al., 1985). D'après l'une, l'ancêtre de *D. montalentii* aurait atteint la Corse à partir du sud de la France au moment de la connexion messinienne et serait ensuite resté séparé de l'Europe continentale à la fin de la crise de salinité, il y a 5,2 millions d'années. *D. galganoi* et *D. pictus* - *D. sardus* se seraient aussi différenciés par isolement géographique, respectivement dans les refuges ibérique et italien, pendant le Villafranchien inférieur (correspondant au Pliocène moyen des auteurs italiens) il y a environ 3 millions d'années, en relation avec le début de la période glaciaire. La divergence entre *D. pictus* et *D. sardus* aurait commencé plus tard, ce dernier ayant pu atteindre la Sardaigne, grâce à un pont continental durant l'une des régressions marines, il y a environ 2 millions d'années. Cette hypothèse s'accorde bien avec la formule de NCI (1975).

	<i>D.p. pictus</i>	<i>D.p. auritus</i>	<i>D.p. scovazzi</i>	<i>D.sardus</i>	<i>D.g. galganoi</i>	<i>D.g. jeanneae</i>	<i>D.montalentii</i>
<i>D.pictus auritus</i>	.053	—					
<i>D.pictus scovazzi</i>	.164	.175	—				
<i>D.sardus</i>	.371	.414	.484	—			
<i>D.galganoi galganoi</i>	.506	.561	.431	.672	—		
<i>D.g.jeanneae</i>	.549	.626	.481	.755	.070	—	
<i>D.montalentii</i>	.985	1.020	.991	.845	1.000	1.074	—

**Tab. 1 :** Valeurs des distances génétiques moyennes de Nei (1972) entre *Discoglossus pictus pictus*, *D.p. auritus*, *D.p. scovazzi*, *D. sardus*, *D. galganoi galganoi*, *D.g. jeanneae* et *D. montalentii*.

Une autre hypothèse suppose une origine plus ancienne des espèces de la Méditerranée occidentale ; par exemple *D. montalentii* pourrait être né de la disjonction du bloc corso-sarde, entre l'Oligocène supérieur et le Miocène inférieur (il y a environ 23 millions d'années). L'estimation de la divergence évolutive obtenue par SARICH (1977) et MAXSON et MAXSON (1979) s'accorde mieux avec la seconde hypothèse. En ce qui concerne cette dernière hypothèse, nous nous demandons si le *Discoglossus* du Miocène inférieur de Sardaigne (SANCHIZ et SANZ, 1980) était simplement destiné à devenir l'actuel *D. montalentii* ou s'il était déjà *D. montalentii* lui-même.

Un autre point de vue qui doit être examiné est la différenciation génétique trouvée entre le *D. pictus pictus* siculo-maltaise, le *D. pictus auritus* et *D. pictus scovazzi* du Maghreb. Elle correspond à un isolement estimé à 250 000 - 700 000 ans d'après la méthode utilisée. L'existence d'une connexion pléistocène entre le nord-ouest de l'Afrique et la Sicile a été soit rejetée (par exemple VAUFREY, 1929 ; SACCHI, 1961), soit considérée comme douteuse (LA GRECA, 1961), ou admise (PASA, 1953). La période de divergence estimée par *D. pictus pictus* et les *D. pictus* africains à partir de leur distance génétique supporte nettement la dernière hypothèse.

Enfin, d'après NASCETTI et al., (1986 ; d, en prep.), la différenciation trouvée entre *D. galganoi galganoi* et *D. galganoi jeanneae* correspond à une période d'isolement estimée à 350 000 - 980 000 ans d'après la méthode utilisée.

Les populations allochtones dans le Languedoc (Sud de la France) et le nord-est de l'Espagne pourraient être issues d'animaux échappés ou relâchés à Banyuls-sur-Mer il y a probablement un ou quelques siècles. WINTREBERT (1908 a et b), qui y récolta les premiers spécimens en 1906, a écrit (1908 a) : "cette trouvaille à Banyuls, près d'un laboratoire de recherches [Laboratoire Arago], donne à penser tout d'abord que ces animaux y ont été apportés par un naturaliste ; d'autre part, les communications régulières de Port-Vendres avec l'Algérie font soupçonner une provenance algérienne. Cependant, le directeur du laboratoire, M. Prouvot, peut affirmer qu'aucun batrachologue n'est venu faire des recherches au laboratoire ; de plus, il ne se trouve, à sa connaissance, dans le département, aucun naturaliste s'intéressant aux Batraciens. D'autre part, les *Discoglosses* algériens (d'après Héron-Royer) sont, même en hiver, vifs et turbulents, presque toujours en mouvement ; on ne conçoit donc pas qu'ils aient pu être introduits dans les mottes de terre parfois volumineuses qui entourent les racines des arbres importés". De plus, nos données génétiques (NASCETTI, 1986 ; a et b, en prep.), d'après lesquelles les *Discoglosses* algériens et catalano-languedociens montrent les mêmes fréquences d'allèles, parlent en faveur d'une origine algérienne de ces derniers et contredisent l'opinion de KNOEPFLER (1979) sur leur autochtonie.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALCOVER, J.A. & MAYOL, J. (1981) — Espèces reliques d'Amfibis i de Rèptils a les Balears i Pitiüses. *Boll. Soc. Hist. nat. Balears*, 25 : 151-167.
- BATE, D.M.A. (1935) — Two new mammals from the Pleistocene of Malta, with notes on the associated fauna. *Proc. zool. Soc. London*, 1935 : 247-264.
- BOULENGER, G.A. (1891) — On the occurrence of *Discoglossus* in the lower Miocene of Germany. *Ann. Mag. nat. Hist.* (6) 7 : 83-85.
- BOULENGER, G.A. (1897) — The tailless batrachians of Europe. Part I : III + 210. London, Ray Society.
- BUSACK, S.D. (1986) — Biochemical and morphological differentiation in Spanish and Moroccan populations of *Discoglossus* and the description of a new species from southern Spain (Amphibia, Anura, Discoglossidae). *Annals Carnegie Mus.* 55 (3) : 41-61.
- CAMERANO, L. (1878) — Osservazioni intorno agli Anfibi Anuri del Marocco. *Atti Accad. Sci. Torino*, 13 : 542-558.
- CAMERANO, L. (1883) — Monografia degli Anfibi Anuri italiani. *Memorie Accad. Sci. Torino*, (2) 35 : 187-284.
- CAPULA, M., NASCETTI, G., LANZA, B., BULLINI, L. & CRESPO, E.G. (1985) — Morphological and genetic differentiation between the Iberian and the other west Mediterranean *Discoglossus* species (Amphibia Salientia Discoglossidae). *Monitore zool. Ital.* (N.S.). 19 : 69-90.
- CLARKE, B.T. & LANZA, B. (en préparation) — Notes on the morphology and distribution of the Corsican Painted Frogs : *Discoglossus sardus* Tschudi, and *D. montalentii* Lanza, Nascetti, Capula & Bullini.
- COPE, E.D. (1887) — On the structures and distribution of the genera of the arctic Anura. *J. Acad. natur., Sci.*, Philadelphia (2) 6 : 75-79, 1 pl.
- CRESPO, E.G. (1979) — Contribuição para o conhecimento da biologia dos *Alytes* ibéricos, *Alytes obstetricans boscai* Lataste, 1879 e *Alytes cisternasii* Bosca, 1879 (*Amphibia-Salientia*) : - A problemática de especiação de *Alytes cisternasii*. Thesis ; Universidade de Lisboa ; vol.1, 227 pp., 95 pls.
- DUMÉRIL, A. & BIBRON, G. (1841) — Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des Reptiles, Roret, Paris, Vol.8, III + 792 pp.
- FONDI, R. (1972) — Fauna cromeriana della Montagnola Senese. *Palaeontogr. italica*, 68 : 1-27.
- GASC, J.-P. (1961) — Etude d'une faune quaternaire de la Corse : Grotte de Maccinaggio. *Dipl. Et. Sup., Univ. de Paris* : 2 vols, 76 pp.
- GINSBURG, L., HILLY, J. & TAQUET, P. (1968) — Une faune würmienne dans un remplissage de fente du massif de Filifilla (littoral nord-constantinois, Algérie). *C.R. Soc. Géol. Fr.*, 1968 : 157-158.

- HAAS, G. (1966) — On the vertebrate fauna of the lower Pleistocene site 'Ubeidiya. *Israel Acad. Sci. human.* 1966 : 1-68, 14 pls.
- HÉRON-ROYER, F. (1888) — Essai sur la transmission de la coloration chez les Batraciens Anoures. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 13 : 205-206.
- KNOEPPFLER, L.-P. (1979) — La cistude de Mauritanie (*Clemmys caspica leprosa* Schweigger, 1812) fait-elle partie de la faune de France ? *Bull. Soc. Herpétol. France* 12 : 22-26.
- KNOEPPFLER, L.-P. (1961) — Les Batraciens et principalement le genre *Discoglossus* dans les îles méditerranéennes. In : Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique. 44. Le peuplement des îles méditerranéennes et le problème de l'insularité. Banyuls-sur-Mer, 22-27 Sept. 1959. Paris ; C.N.R.S. pp. 159-161.
- KNOEPPFLER, L.-P. (1962) — Contribution à l'étude du genre *Discoglossus* (Amphibiens Anoures). *Vie Milieu*, 13 : 1-94.
- KOTSAKIS, T. (1978) — I resti di Anfibi e Rettili pleistocenici della grotta di Spinagallo (Siracusa, Sicilia). *Geologica romana*, 16 (1977) : 211-229.
- KOTSAKIS, T. (1981) — I resti di Anfibi e Rettili pleistocenici della Grotta di Dragonara (Capo Caccia, Sardegna). *Geologica romana*, Roma, 19 (1980) : 85-90.
- KOTSAKIS, T. (1982 a) — Gli Anfibi e i Rettili del Pleistocene del Lazio (Italia centrale). *Geologica romana*, Roma, 20 (1981) : 57-67.
- KOTSAKIS, T. (1982 b) — Les Amphibiens et les Reptiles du Villafranchien de l'Italie. In : Colloque "Le Villafranchien méditerranéen". Lille, 9-10 Déc. 1982. pp.83-91.
- KOTSAKIS, T. (1984) — Présence du genre *Discoglossus* Otth (*Discoglossidae*, Anura, Amphibia) dans le Villafranchien de l'île de Crète. *Geologica romana*, Roma, 21 (1982) : 185-189.
- LA GRECA, M. (1961) — Considerazioni sull'origine e la costituzione della fauna di Sicilia. *Archo bot. biogeogr. ital.* 37, *Lav. Gruppo ital. Biogeografi* 5 (1960-1961) : 21-41.
- LANTZ, L.A. (1947) — Note (pp.52-56, pl.2). In : H.M. BRUCE & A.S. PARKES. Observations on *Discoglossus pictus* Otth. *Proc. R. Soc.* 134 B (874) : 37-56.
- LANZA, B. (1973) — Gli Anfibi e i Rettili delle isole circumsiliane. *Lav. Soc. ital. Biogeogr.* (N.S.), 3 (1972) : 755-804.
- LANZA, B. (1983) — Ipotesi sulle origini del popolamento erpetologico della Sardegna. *Lav. Soc. ital. Biogeogr.* (N.S.), 8 (1980) : 723-744.
- LANZA, B., CCI, J.M. & CRESPO, C. (1975) — Immunological evidence for the specific status of *Discoglossus pictus* Otth, 1837 and *D. sardus* Tschudi, 1837, with notes on the families *Discoglossidae* Günther, 1858 and *Bombinidae* Fitzinger, 1826 (Amphibia Salientia). *Monitore zool. ital.* (N.S.), 9 : 153-162.

- LANZA, B., NASCETTI, G., CAPULA, M. & BULLINI, L. (1984) — Genetic relationships among west Mediterranean *Discoglossus* with the description of a new species (Amphibia Salientia Discoglossida). *Monitore zool. ital.* (N.S.), 18 : 133-152.
- LATASTE, F. (1879) — Etude sur le *Discoglossus pictus* Otth. *Act. Soc. linn. Bordeaux*, 33 : 275-342.
- MAXSON, L.R. & MAXSON, R.D. (1979) — Comparative albumin and biochemical evolution in plethodontid salamanders. *Evolution, Lawrence, Kans.*, 33 : 1057-1062.
- MERTENS, R. & MÜLLER, L. (1929) — Die Amphibien und Reptilien Europas (Zweite Liste, nach dem Stand von 1. Januar 1940). *Abh. senckenb. Naturforsch. Ges.* 451 : 1-56.
- MERTENS, R. & WERMUTH, H. (1960) — Amphibien und Reptilien Europas (Dritte Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1960). Frankfurt am Main : W. Kramer : XI + 264 pp.
- MEYER, H. von (1860) — Frösche aus Tertiär-Gebilden Deutschlands. *Palaeontographica*, 7 (1859-1861) : 123-182, pls. 16-22.
- NASCETTI, G., CAPULA, M., LANZA, B. & BULLINI, L. (1986) — Ricerche elettroforetiche sul genere *Discoglossus* (Amphibia, Anura, Discoglossidae). *Boll. Zool.*, 53 (suppl.) : 57.
- NASCETTI, G., CAPULA, M., LANZA, B. & BULLINI, L. (en préparation a) — The genus *Discoglossus* in the western Mediterranean region : genetic and taxonomic studies.
- NASCETTI, G., CAPULA, M., LANZA, B., BULLINI, L., FONTANET, X., HORTA, N. & FÉLIX, J. (en préparation b) — Genetic and taxonomic remarks on the *Discoglossus* of north-eastern Spain.
- NEI, M. (1975) — Molecular population genetics and evolution. Amsterdam North-Holland Pub. Co. ; 288 pp.
- PARRINELLO, N. & BRAI, M. (1971) — Immunological and electrophoretic analysis of sera from *Discoglossus pictus pictus* and *Discoglossus pictus sardus*. *Boll. Zool.*, 38 : 237-244.
- PASA, A. (1953) — Appunti geologici per la paleogeografia delle Puglie. *Memorie Biogeogr. adriat.*, 2 : 175-286.
- RAGE, J.C. (1973) — Les Amphibiens et les Reptiles du gisement des Abîmes de la Fage. *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, 10 (1972) : 79-90.
- SACCHI, C. (1961) — Les aspects biologiques de la Sicile et des petites îles voisines d'après les biogéographes italiens. In : Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique. 44. Le peuplement des îles méditerranéennes et le problème de l'insularité. Banyuls-sur-Mer, 22-27 Sept. 1959. Paris ; [Ed. C.N.R.S. pp.113-125.
- SANCHIZ, F.B. (1977 a) — Catálogo de los Anfíbios fósiles de España (Noviembre de 1977). *Acta geol. hisp.*, 12 : 103-107.

- SANCHIZ, F.B. (1977 b) — Nuevos Anfibios del Neogeno y Cuaternario. Origen, desarrollo y relaciones de la batracofauna española. Ph. D. Thesis ; Universidad Complutense ; Madrid.
- SANCHIZ, F.B. (1979) — Notas sobre la batracofauna cuaternaria de Cerdeña. *Estud. Geol.*, 35 : 437-441, 1 pl.
- SANCHIZ, F.B. & MLNARSKI, M. (1979) — Remarks on the fossil anurans from the Polish Neogene. *Acta zool. cracov.*, 24 : 175-188.
- SANCHIZ, F.B. & SANZ, J.L. (1980) — Los Anfibios del Pleistoceno Medio de Aridos - I (Arganda, Madrid). In : *Ocupac. Achelenses Valle del Jarama* ; Madrid. pp.105-126.
- SARICH, V.M. (1977) — Rates, sample sizes, and the neutrality hypothesis for electrophoresis in evolutionary studies. *Nature, Lond.*, 265 : 24-28.
- SAVONA VENTURA, C. (1984) — The fossil herpetofauna of the Maltese islands : a review. *Naturalista sicil.* (4) 8 (3-4) : 93-106.
- SCHNEIDER, B. (1975) — Eine frühholozäne Amphibienfauna von der Fundstelle Carrière-Thomas bei Casablanca (Marokko). Diplomarbeit im Fak. Zoologie ; 60 pp.
- SCHREIBER, E. (1912) — Herpetologia europaea. Eine systematische Bearbeitung der Amphibien und Reptilien welche bisher in Europa aufgefunden sind. 2nd Ed. Jena ; Fischer ; X + 960 pp.
- SONDAAR, F.Y., BOER, P.L. de, SANGES, M., KOTSAKIS, T. & ESU, D. (1984) — First report on a paleolithic culture in Sardinia (pp.29-47 ; 7 pls). In : W.H. WALDREN, R. CHAPMAN, J. LEWTHWAITE & R.C. KENNARD, The Deya Conference of Prehistory. Early Settlement in the Western Mediterranean Islands and the Peripheral Areas. BAR intern. Series 229.
- ŠPINAR, Z.V. (1978) — *Latonia kolebabi* Špinar, 1976 (*Amphibia*) and remarks on the "genus *Miopelobates*". *Paleontologická Konference '77*. Univerzita Karlova Praha : 289-303, pls.64-69.
- VAUFREY, R. (1929) — Les éléphants nains des îles méditerranéennes et la question des isthmes pléistocènes. *Archs Inst. Paléont. hum.* 6 : 1-220.
- VERGNAUD-GRAZZINI, C. (1966) — Les Amphibiens du Miocène de Beni-Mellal. *Notes Serv. géol. Maroc* 27 (n.198) : 43-75.
- VIGNE, J.-D. (1985) — Les Amphibiens du Quaternaire d'Araguina-Sennola (Bonifacio) : présence d'une grenouille rousse dans des niveaux préhistoriques de Corse. *Bull. Soc. Herp. France*, 35 : 13-16.
- WEBER, E. (1974) — Vergleichende Untersuchungen zur Bioakustik von *Discoglossus pictus*, Otth 1837 und *Discoglossus sardus*, Tschudi 1837 (*Discoglossidae*, Anura). *Zool. Jb. (Physiol.)* 78 : 40-84.
- WEBER, E. & SCHNEIDER, H. (1971) — Artspezifischen Paarungsrufe bei *Discoglossus pictus* Otth, 1837 und *Discoglossus sardus* Tschudi, 1837 (*Discoglossidae*, Anura). *Z. Naturf.* 26 B (10) : 1055-1057.

- WETTSTEIN-WESTERSHEIMB, O. (1955) — Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf a.d. March (ČSR). Amphibia (Anura) et Reptilia. *Sber. öst. Akad. Wiss. (Mathem.-Naturw. Kl.)*, Abt.1 ; 164 (10) : 801-815.
- WINTREBERT, P. (1908 a) — Présence à Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) du *Discoglossus pictus* Otth. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 33 : 54.
- WINTREBERT, P. (1908 b) — Sur la présence à l'état indigène en France de *Discoglossus pictus* Otth. *C.R.Ass. Fr. Av. Sci.*, 38 (résumés) : 83-84.

*Accepté le 4 décembre 1986*

B. LANZA  
Dipartimento di Biologia Animale e Genetica  
et Museo Zoologico dell'Università di Firenze  
Via Romana 17  
50125 FIRENZE (ITALIE)

G. NASCETTI, M. CAPULA et L. BULLINI  
Dipartimento di Genetica e Biologia Molecolare  
dell'Università di Roma "La Sapienza"  
Via Lancisi 29  
00161 ROMA (ITALIE)

# INTERACTION ET ACCOUPLEMENT DU TRITON CRÊTÉ ET DU TRITON MARBRÉ (*Urodela, Salamandridae*) : MÉTHODES D'OBSERVATION

par

Annie ZUIDERWIJK

**Résumé** — Le comportement de parade nuptiale et d'accouplement de *Triturus cristatus* et de *T. marmoratus* ont été étudiés dans l'habitat naturel de ces deux espèces, dans une zone où elles s'hybrident. Ce type d'activité des deux espèces est réduit aux trois premières heures de la nuit. Une attention particulière a été portée aux méthodes d'observation. Ces méthodes donnent des informations sur le comportement de parade sexuelle des populations observées et, à un moindre degré, sur des Tritons pris individuellement.

**Mots-clés** : comportement sexuel, interaction, méthodes d'observation, *Triturus*.

**Abstract** — Mating and pre-mating behaviour of *Triturus cristatus* and *T. marmoratus* were studied in a natural habitat in an area in France where these species hybridize. The courtship behaviour of both species is restricted to the first three hours of darkness. Attention has been focused on observation methods. These methods used inform about courtship behaviour of the observed populations and to some extent also of individual newts.

**Key words** : mating behaviour, competition, field observations, *Triturus*.

## I. INTRODUCTION

Le but des expériences est de trouver le niveau d'interférence entre le Triton crêté, *Triturus cristatus*, et le Triton marbré, *Triturus marmoratus* pendant la période d'accouplement dans les mares où ces deux espèces coexistent.

*T. cristatus* et *T. marmoratus* ont une aire de sympatrie en France (VALLÉE, 1959). Dans cette aire, les deux espèces sont moins souvent syntopiques qu'on l'attendrait par comparaison avec la syntopie d'autres combinaisons d'espèces du genre *Triturus* (ZUIDERWIJK, 1986). En fait, l'aire de sympatrie est divisée en zones occupées exclusivement, soit par *T. cristatus*, soit par *T. marmoratus*, soit par les deux espèces en cohabitation. Ce dernier cas est relativement rare. Donc apparaît un isolement spatial, lequel est mis en relation avec divers facteurs écologiques (SCHOORL et ZUIDERWIJK, 1981).

On peut trouver des hybrides dans les mares où *T. cristatus* et *T. marmoratus* coexistent. Comme l'hybridation est désavantageuse

pour les deux espèces, la question se pose de savoir si, chez *T. cristatus* et *T. marmoratus*, en dehors de l'isolement macro-écologique précité, une barrière s'est développée contre la transmission du spermatophore entre un mâle et une femelle hétérospécifiques, ce mécanisme fonctionnant comme une barrière contre l'accouplement interspécifique. Des mécanismes d'isolement empêchant l'accouplement interspécifique ont été rapportés pour plusieurs genres d'Amphibiens (SCHIÖTZ, 1973). Par exemple, dans le genre *Hyla*, il s'agit d'une différence de vocalisation (SCHNEIDER, 1967). HALLIDAY (1977) suppose que, dans le genre *Triturus*, la sélection par un tel mécanisme se développe dans le comportement de parade nuptiale.

Pour plusieurs raisons, il est impossible de déduire l'activité sexuelle interspécifique du nombre des hybrides. Les hybrides ont une viabilité moindre ; de ce fait, le nombre des hybrides adultes ne peut être pris en compte pour mesurer la fréquence de l'interaction sexuelle interspécifique.

Le problème posé a été étudié dans le département de la Mayenne, dans une zone où les deux espèces vivent assez fréquemment en syntopie. La fréquence d'activité sexuelle interspécifique est définie à l'aide d'observations dans une mare où *T. cristatus* et *T. marmoratus* cohabitent. Dans ces conditions, une barrière contre l'accouplement peut être due à plusieurs causes : différence des rythmes annuels d'activité, différences des rythmes nycthémeraux d'activité, choix de microhabitats distincts pendant les activités de reproduction, différences de comportement sexuel. Chacune de ces différences réduira la chance d'une rencontre ou d'une parade sexuelle interspécifique.

Cet article donne une description des méthodes que nous avons utilisées dans un habitat naturel. L'étude des comportements sexuels est complétée par des expériences en aquarium (SPARREBOOM, 1986). L'étude sur les rythmes annuels d'activité a été effectuée par N. BOULTON (1986).

## II. LE PROBLÈME

Pour quantifier l'interférence entre les adultes de *T. cristatus* et *T. marmoratus* dans une mare donnée, il faut répondre aux questions suivantes :

— Pendant quelle période les mâles et femelles de Triton crêté et de Triton marbré habitent-ils la mare ? En quel nombre ?

— Quelle est la période nycthémeraie d'activité pour chacune des deux espèces ? Quelle proportion de la population est-elle sexuellement active pendant cette période ?

— Comment les tritons de deux espèces sont-ils répartis pendant la période d'activité sexuelle ? Est-ce par hasard ou y-a-t-il des corrélations propres à chaque espèce ?

— Quelle relation existe-t-il entre les rencontres intraspécifiques et interspécifiques et le nombre de mâles et de femelles actifs des deux espèces ?

Un facteur de grande importance a été de trouver une mare convenable, de façon à observer, dans la mesure du possible, le comportement des Tritons dans les conditions naturelles.

### III. LE CHOIX D'UNE MARE D'OBSERVATION

Les conditions de choix d'une mare répondant à nos objectifs sont les suivantes :

*T. cristatus* et *T. marmoratus* se reproduisent dans cette mare, les deux espèces étant assez abondantes. Il faut estimer la taille de ces populations par une méthode de capture-recapture. Pour avoir une chance assez élevée de capturer les Tritons, toutes les parties de la mare doivent être à portée d'une épuisette.

Il faut que les parties de la mare où les Tritons sont actifs soient assez visibles pour reconnaître les espèces et les sexes. Pour cela, l'eau doit être assez claire pour permettre l'observation des animaux au fond.

Toutes les activités extérieures influençant le comportement des Tritons ou troublant l'eau sont gênantes pour l'observation. De préférence, la mare ne sera pas utilisée par des gens ou du bétail. Pour cette raison, les observations sont faites à partir d'un cricuit d'observation en dehors de l'eau.

La mare choisie a une superficie de  $9 \times 18$  m et se trouve à côté d'une ferme de la Mayenne. Elle a encore été utilisée comme abreuvoir peu d'années auparavant. L'eau est fournie par une source, et de ce fait est bien transparente jusqu'au fond (profondeur maximale, 70 cm). La végétation aquatique est dispersée, on y trouve à la fois des endroits couverts et découverts. Les deux espèces sont présentes en nombre suffisant. Le total des individus des deux espèces était estimé à  $174 + 23$  adultes en 1981 (J.W. ARNTZEN, communication personnelle). Un tiers du périmètre de la mare est en ciment. Ce côté en ciment permet l'observation des animaux sans les déranger et sans troubler l'eau. Pour pouvoir observer une plus grande partie de la mare, nous avons construit au préalable un pont simple à 50 cm au dessus de l'eau. Le côté en ciment et le pont constituent le circuit d'observation. A partir de ce circuit, il est possible d'observer la moitié du fond, soit environ 70 m<sup>2</sup>. Les travaux nécessaires ont été faits avant la saison de reproduction.

Malgré la grande transparence de l'eau, il fallait nettoyer souvent la surface de l'eau et notamment retirer des plantes surnageantes (*Apium nodiflorum*), pendant l'après-midi pour les observations de la soirée suivante.

### IV. PROGRAMME

Nous avons effectué des observations pendant deux périodes de quatre semaines chacune. La première période commence immédiatement après le dégel de la glace, le 6 mars 1986. La deuxième période est comprise entre le 13 avril et le 12 mai de la même année.

Trois fois pendant la campagne d'observation, au début, à la fin et à une date intermédiaire, les populations ont été estimées numériquement par une méthode simple de capture-recapture. Au total 143 Tritons différents ont été capturés, dont 75 deux fois ou plus.

Après la première expérience de capture-recapture, la proportion de Triton marbré est très faible (7% du total). Nous avons donc introduit 22 mâles et 18 femelles de Triton marbré provenant d'autres mares toutes proches. A la fin, la troisième expérience de capture-recapture donne une proportion de 34% pour le Triton marbré.

La période d'activité est observée dès la première semaine. Les individus des deux espèces ne sont actifs que le soir et la nuit. La période d'activité débute au crépuscule (à 19h30 le 6 mars) et ensuite chaque jour un peu plus tard. Les observations quotidiennes sont faites à partir de la tombée de la nuit et continuées jusqu'après la pointe d'activité des deux espèces. Cette pointe n'est pas forcément bien marquée. La plupart des comportements sexuels ont lieu entre une et quatre heures après le début de l'activité.

## V. OBSERVATIONS

L'observation des Tritons à la lumière du crépuscule n'étant possible qu'au tout début de leur période d'activité et seulement pendant un quart d'heure environ, il s'avère nécessaire de les observer à l'aide de lumière artificielle. Or, le Triton crêté, mais surtout le Triton marbré réagissent à la lumière. Une lampe de poche peut toutefois être utilisée, si son faisceau est réglable.

Les aspects divers du comportement sont observés et dictés sur un enregistreur à cassettes. Le circuit d'observation est parcouru une, deux ou trois fois chaque soirée, chaque parcours durant une heure environ. La position de chaque individu, le nom d'espèce et le sexe sont notés, de même que le comportement.

COMPORTEMENT SOLITAIRE	INTERACTIONS		
	mâle-femelle	mâle-mâle	femelle-mâle
être immobile être mobile : nager marcher manger respirer déposer oeuf	renifler dos de chat coup de queue déposer sperm. s'approcher s'éloigner	renifler dos de chat coup de queue  s'approcher s'éloigner s'arrêter pousser	   ramasser sperm. s'approcher s'éloigner s'arrêter

**Tableau 1 :** Aspects du comportement des Tritons crêté et marbré : liste des comportements observables (sperm. = spermato-phore)

Le tableau 1 donne les aspects du comportement : à gauche, les activités d'un Triton solitaire ; à droite, les activités dans trois situations d'interaction. Voir aussi SPARREBOOM (1986) dans ce présent Bulletin pour quelques explications complémentaires. Au sujet des interactions, les espèces et les sexes concernés sont notés. Nous avons trouvé les combinaisons suivantes : les quatre possibilités de couples hétérosexuels, et de plus les combinaisons de deux, trois ou quatre mâles aussi bien conspécifiques qu'hétérospécifiques.

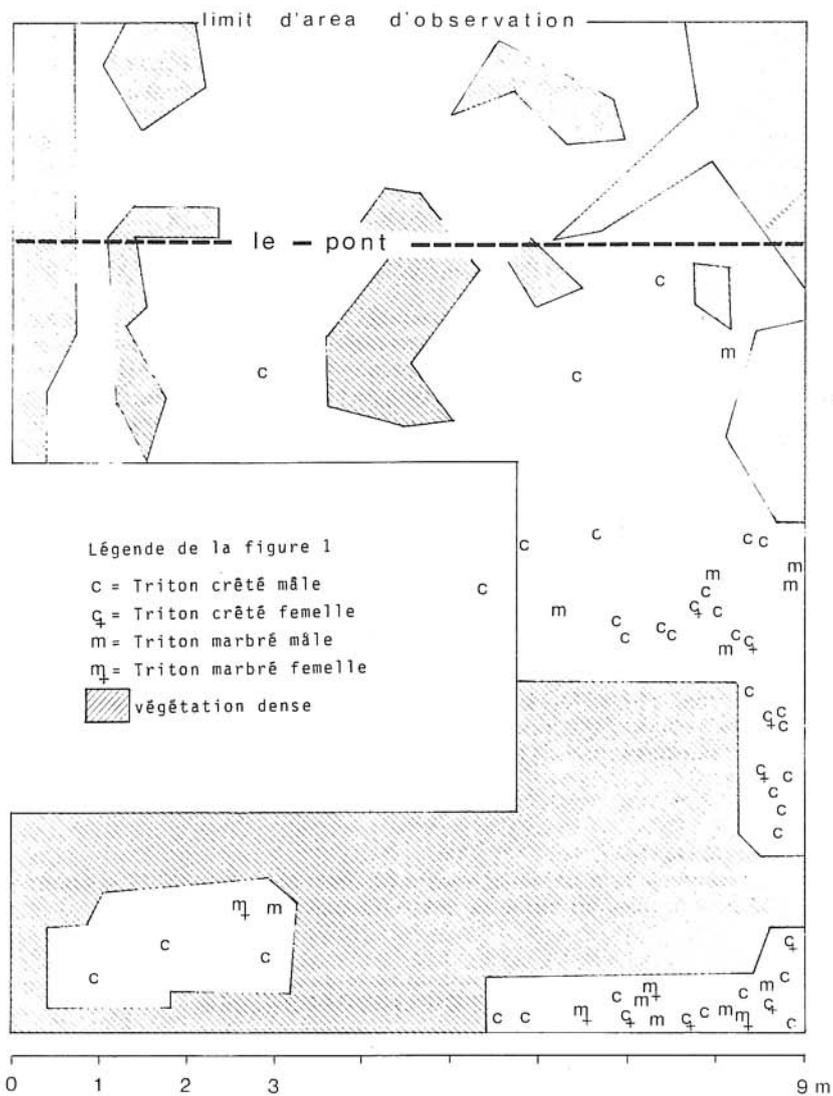
La figure 1 et le tableau 2 donnent les résultats de nos observations pour un parcours donné (le 6 mai 1986, 23h00 à 24h00). Les animaux sont pointés à leur position dans la mare (fig.1). Le tableau 2 donne les nombres d'animaux observés et d'observations comportementales. Nous avons fait 61 parcours au total. Les résultats détaillés seront discutés et présentés dans une autre publication.

NOMBRE d'animaux	C O M P O R T E M E N T						
	SOLITAIRE		RENCONTRES				
	I	M	Tc♂	Tm♂	Tc♀	Tm♀	
Tc♂	31	27	6	17	9*	13	6*
Tm♂	11	12	5	X	4	2*	12
Tc♀	8	8	14				
Tm♀	4	6	9				

**Tableau 2 :** Résultats du parcours du 6 mai 1986 (23h00 - 24h00). Nombre d'animaux observés ; comportement solitaire (I = immobile, M = mobile) ; rencontres séparées en interactions mâle-mâle et mâle-femelle. Les astérisques indiquent des interactions entre animaux d'espèces différentes. Tc = Triton crêté ; Tm = Triton marbré.

## VI. DISCUSSION

*T. cristatus* et *T. marmoratus* ont un rythme d'activité sexuelle qui est vraiment limité à 3 - 4 heures sur 24. Cette particularité et le fait que les deux espèces soient bien distinctes par leur grandeur et leur couleur les désignent comme deux espèces particulièrement propices à l'observation dans la nature, alors que le Triton ponctué et le Triton palmé par exemple, n'ayant pas les caractères précités, seraient difficiles à observer. De plus, et c'est un autre avantage, les activités de parade nuptiale ont lieu dans des endroits de la mare qui sont relativement dépourvus de végétation.



**Fig.1** : La distribution des Tritons actifs le 6 mai 1986 de 23h00 à 24h00.

Par contre, le Triton marbré est rapidement perturbé par la lumière artificielle. Il est donc absolument nécessaire d'observer avec un minimum de lumière. Le risque de déranger les animaux diminue si une parade sexuelle est en cours. La même règle s'applique au Triton crêté, mais dans une moindre mesure.

La mare d'observation s'est révélée très convenable, sauf pour la population du Triton marbré qui était numériquement faible, d'où l'introduction de quarante individus pour permettre les observations, comme indiqué ci-dessus. Cette introduction paraît contraire à la nécessité de ne pas modifier les conditions naturelles. Mais nous avons observé que les animaux introduits sont bien restés dans la mare, en étant actifs comme les autres. Lors de la dernière expérience de recapture, le 12 mai, lorsque nous constatons que 31% de toute la population estimée de Tritons marbrés est capturée, c'est en y incluant 11 individus introduits, c'est-à-dire 28% de l'effectif introduit.

Les animaux capturés sont marqués individuellement par amputation portant sur un ou deux doigts. Ces marques sont invisibles en observant le comportement. Ces méthodes donnent donc surtout des résultats au niveau de la population et moins au niveau de l'individu. Quelques animaux sont reconnaissables par suite d'une caractéristique particulière, ce qui a donné des précisions intéressantes, par exemple concernant les déplacements à l'intérieur de la mare d'un jour sur l'autre. Un mâle marbré reconnaissable se trouve au même endroit pendant plusieurs jours, tandis qu'un mâle crêté a occupé un autre endroit tous les soirs.

La plupart des mâles, mais seulement une petite partie des femelles sont aptes à l'accouplement pendant toute la période et, en général, le comportement observé montre des caractéristiques de parade nuptiale collective, dénommée sous le terme de "lek" (ZUIDERWIJK et SPARRCBOOM, 1986). Il serait intéressant de pouvoir reconnaître individuellement les mâles et les femelles. Cela peut apporter des connaissances sur le niveau de succès d'accouplement ("mating-success") de chaque mâle pris individuellement, ainsi que sur le rythme d'activité sexuelle des femelles.

## Remerciements

Je remercie tout particulièrement M. Jean-Marc FRANCAZ qui nous a aidé pour la mise en forme du texte français.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOUTON, N. (1986) — Données sur la migration de *Triturus cristatus* et *Triturus marmoratus* (Urodela, Salamandridae) dans le département de la Mayenne (France). *Bull. Soc. Herp.Fr.*, 40 : 43-51
- HALLIDAY, T.R. (1977) — The courtship of European newts : an evolutionary perspective. In : TAYLOR D.H. et GUTTMAN S.I. ed., *The reproductive*

biology of amphibians. Plenum Press, New York, 185-232.

- SCHIÖTZ, A. (1973) — Evolution of anuran mating calls. Ecological aspects in : VIAL, J.L. ed. Evolutionary biology of the anurans. University of Missouri Press, Columbia.
- SCHNEIDER, H. (1967) — Bio-akustik der Froschlurche. *Stuttgart. Beitr. Naturkde.*, 152 : 1-16.
- SCHOORL, J. et ZUIDERWIJK, A. (1981) — Ecological isolation in *Triturus cristatus* and *Triturus marmoratus* (*Amphibia, Salamandridae*). *Amphibia-Reptilia*, 1 : 235-252.
- SPARREBOOM, M. (1986) — Note préliminaire sur le comportement sexuel du Triton crêté (*Triturus cristatus*) et du Triton marbré (*Triturus marmoratus*) dans des conditions expérimentales. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 40 : 36-42
- VALLÉE, L. (1959) — Recherches sur *Triturus blasii* de l'Isle, hybride naturel de *Triturus cristatus* Laur. × *Triturus marmoratus* Latr. Thèse Fac. Sci. Paris, 95 p.
- ZUIDERWIJK, A. (1986) — Competition, coexistence and climatic conditions : Influence on the distribution of the warty newt, *Triturus cristatus*, in western Europe. In : ROČEK, Z. éd. Studies in Herpetology, Prague 1986 : 679-684.
- ZUIDERWIJK, A. et SPARREBOOM, M. (1986) — Territorial behaviour in Crested Newt *Triturus cristatus* and Marbled Newt *T. marmoratus* (*Amphibia, Urodela*). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 56 (2), sous presse.

Accepté le 4 décembre 1986.

A. ZUIDERWIJK  
Institut voor Taxonomische Zoölogie  
Plantage Middenlaan 53  
1018 DC. AMSTERDAM (Pays Bas)

# NOTE PRÉLIMINAIRE SUR LE COMPORTEMENT SEXUEL DU TRITON CRÊTÉ (*Triturus cristatus*) ET DU TRITON MARBRÉ (*Triturus marmoratus*) DANS DES CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

par

Max SPARREBOOM

**Résumé** — Un système est décrit pour étudier les interactions inter- et intra-spécifiques du Triton crêté et du Triton marbré dans des aquariums. Les expériences consistent en des rencontres soit entre les mâles et les femelles, soit entre deux mâles, de la même espèce ou des deux espèces. Il y a des différences quantitatives entre les parades nuptiales des deux espèces. Les mâles montrent un comportement territorial.

**Mots-clés** : expériences aquariologiques, comportement sexuel, comportement territorial.

**Abstract** — A system is described to study inter- and intra-specific interactions of Crested Newt and Marbled Newt in aquaria. The experiments consisted of male-male and male-female encounters involving both conspecific and heterospecific partners. There are quantitative differences in the courtship behaviour of these species. Males show a territorial behaviour.

**Key words** : aquarium experiments, sexual behaviour, territorial behaviour.

## I. INTRODUCTION

Le Triton crêté (*Triturus cristatus* (LAURENTI, 1768) et le Triton marbré (*Triturus marmoratus* (LATREILLE, 1800)) habitent en sympatrie dans une petite partie de leur aire de distribution. Généralement, l'hybridation chez ces espèces paraît être réduite en raison de différences dans leurs préférences écologiques. Toutefois, une quantité relativement importante d'hybrides ont été capturés dans la zone centrale du département de Mayenne (SCHOORL et ZUIDERWIJK, 1981). Evidemment, cet isolement n'est pas total, ne comprenant pas le comportement reproducteur, au même degré que, par exemple, chez *T. vulgaris* (LINNÉ, 1758) et *T. helveticus* (RAZOUKOWSKY, 1789), espèces qui, à la différence de *T. cristatus* et *T. marmoratus*, habitent une grande partie de leur aire de distribution en sympatrie (ARNTZEN, 1986), mais s'y hybrident rarement. Il semble que chez *T. vulgaris* et *T. helveticus*, le comportement sexuel soit une barrière contre l'hybridation (HALLIDAY, 1975), alors que chez le Triton crêté et le Triton marbré, l'isolement éthologique, s'il existe, est incomplet. Le comportement reproducteur du Triton crêté est

relativement bien connu quant au répertoire de ses mouvements de parade nuptiale (NELSON, 1959 ; ARNOLD, 1972 ; HALLIDAY, 1977), mais une analyse quantitative manque. Le comportement du Triton marbré n'a pas encore été étudié en détail, mais il est généralement considéré comme identique au comportement du Triton crêté (HALLIDAY, 1977), ou à peu près identique (THORN, 1968).

Les expériences décrites ci-dessous sont destinées à voir s'il existe une différence qualitative et quantitative entre les parades des mâles ; en outre, il importe de savoir s'il existe ou non chez ces espèces une préférence pour le partenaire de la même espèce. En complément aux observations du comportement à l'état naturel (ZUIDERWIJK, 1986), des expériences ont été conduites dans des aquariums. Nous décrivons ici comment nous avons essayé d'obtenir des conditions reproductibles, sous lesquelles les animaux se comportent à peu près de la même façon que dans la nature. De plus, nous présentons quelques résultats préliminaires.

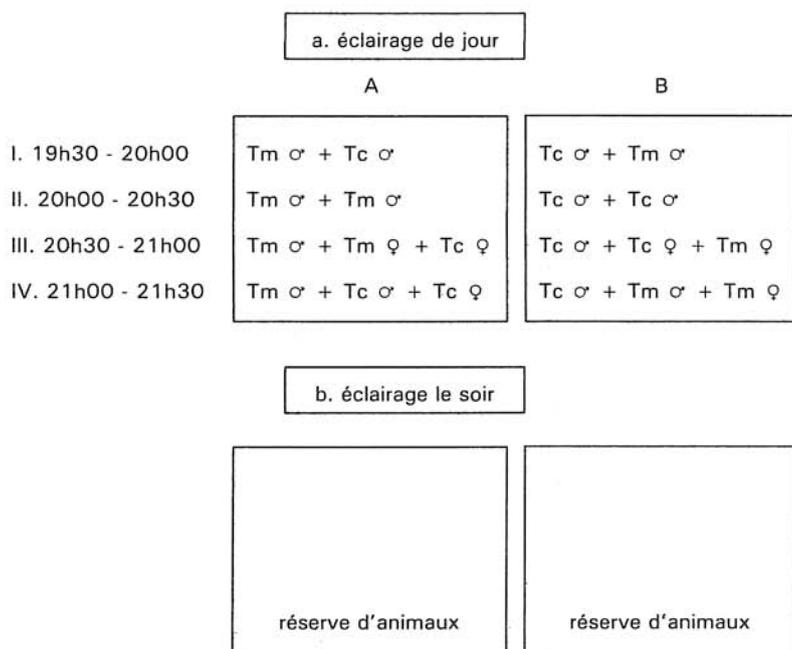
## II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

### A. Conditions d'expériences

Les aquariums d'expériences doivent satisfaire à plusieurs exigences. Il faut que les conditions soient comparables en ce qui concerne la température, la lumière et l'installation, sans présenter de différence essentielle d'avec la situation naturelle. En outre, les Tritons doivent se trouver dans la même disposition à reproduire. Par suite de différences de situation et de température des habitats d'origine, il fallait s'attendre à ce que les animaux ne soient pas tous synchronisés sur le plan de la maturité sexuelle. L'expérience de la pratique aquariologique a montré de plus que les mâles du Triton crêté et du Triton marbré perdent leurs crêtes en quelques jours de captivité. A défaut d'autres explications, tels que facteurs alimentaires, changement des conditions de lumière ou oxygénation différente, nous pensons qu'il s'agit de symptômes de stress par manipulation (CHAMPY, 1922). Pour éviter ce phénomène, les animaux expérimentaux ont été remplacés chaque jour après les expériences. En captivité, des hybridations entre des espèces différentes du genre *Triturus* ont été obtenues relativement facilement, fait connu depuis les expériences citées par WOLTERSTORFF (1925). Nous étions donc avertis qu'en observant les comportements, il faudrait tenir compte de la possibilité d'un comportement anormal. Evidemment, les hybridations se produisent plus fréquemment dans des rencontres forcées et artificielles qu'à l'état naturel. Les activités reproductrices des deux espèces concernées se passent la nuit, d'où risque de déranger les animaux par la lumière nécessaire pour les observer. Il fallait donc trouver un compromis rendant possible les observations sans déranger les Tritons.

## B. Les aquariums

Quatre aquariums à parois transparentes collées, d'environ 70 × 40 × 40 cm ont été installés dans une grange (conditions de température très voisines du milieu extérieur). Ils étaient empilés par deux, les deux bacs du bas servant comme réserve d'animaux, les deux autres comme bacs d'observation (fig. 1). Le jour, chaque aquarium était éclairé par un tube fluorescent de 18 W, longueur 60 cm, type "lumière du jour", n° 33. Les aquariums ont été presque complètement remplis d'eau, avec du sable au fond, mais sans végétation. Pendant la période d'observation, le soir, la lumière a été supprimée à l'exception d'un faible rayon de lumière au niveau du fond, rendant possible l'observation des Tritons, reconnaissables individuellement à la forme de leurs crêtes, comme des silhouettes sur le mur derrière les aquariums.



**Fig. 1 :** La construction expérimentale. A : aquarium expérimental dans lequel le mâle du Triton marbré (Tm) est résident. B : aquarium expérimental dans lequel le mâle du Triton crêté (Tc) est résident. I-IV : Expériences conduites chaque soir (19h30, etc.) et scénario des confrontations (Tm ♂ + Tc ♂ : résident Triton marbré confronté avec visiteur Triton crêté). Eclairage faible pendant les observations.

### **C. Choix des animaux**

Les Tritons sont capturés le jour précédent le jour des observations. Ils sont choisis par leur aptitude de reproduction, qui se manifeste pour les mâles par une crête dorsale développée et un cloaque gonflé, les femelles, elles, étant pleines d'oeufs. Les sexes ont été séparés, les mâles étaient logés à part. Les Tritons sont nourris de vers de terre, de gammars et de pontes de grenouilles. Dans les deux aquariums expérimentaux, un mâle a été placé et laissé seul pendant 20 heures environ précédant le soir des expériences. Ainsi, ce mâle peut s'accoutumer à l'aquarium, ce qui entraîne pour lui, comme nous l'avons constaté, une situation de mâle supérieur lorsqu'il est confronté avec d'autres mâles placés plus tard dans le bac.

### **D. Expériences réalisées**

Le mâle, que nous avons appelé le mâle résident, a été confronté successivement avec 1) un mâle hétérospecific, 2) un mâle de la même espèce, 3) une femelle hétérospecific et une femelle de la même espèce et 4) un couple hétérospecific (fig.1). Les comportements de chaque individu pendant trente minutes, durée de chaque combinaison, sont marqués sur un tableau. Ces expériences ont été répétées chaque jour pendant trois semaines en mars et avril 1986. Les expériences 1 et 2 ont fourni des informations sur les différences entre des confrontations de deux mâles d'une ou des deux espèces et sur les différences d'activité entre le premier arrivé (le mâle résident) et l'autre (le mâle visiteur). De l'expérience n° 3, on peut déduire si un mâle préfère une femelle de la même espèce et, en théorie, la possibilité d'informer sur le choix des femelles. L'expérience n° 4 nous a donné des informations sur la mesure de dérangement, causé par la présence et l'activité d'un mâle supérieur hétérospecific.

## **III. RÉSULTATS**

Les comportements ont été reportés sur un tableau (fig.2). Les termes utilisés sont caractéristiques d'un comportement défini et sont empruntés pour la plupart aux descriptions du comportement sexuel du Triton crêté effectuées par ARNOLD (1972) et HALLIDAY (1977).

La position d'alerte consiste en une posture pendant laquelle le mâle se dresse sur ses pattes, tenant parfois sa queue pliée ; elle précède la parade proprement dite. Le reniflage précède habituellement les autres mouvements de parade. Le mâle flaire le corps, la queue et la tête de l'autre animal. Le dos de chat est une attitude d'exhibition. Le mâle courbe son corps en se penchant sur le corps de l'autre individu. Le coup de fouet est une manifestation de parade très forte. Le mâle fait un battement très rapide avec la queue contre son flanc, créant ainsi un courant d'eau assez fort. Le balancement est un comportement dandinant,

Expérience I	aquarium A		aquarium B	
	$T_m \sigma > T_c \sigma$	$T_c \sigma > T_m \sigma$	$T_c \sigma > T_m \sigma$	$T_m \sigma > T_c \sigma$
$\sigma$ :				
exhibition	III	II	IIII	II
reniflage	II	I	II	I
dos de chat	II	I	IIII	I
coup de fouet	—	—	—	—
balancement	—	—	I	—
ramper	—	—	—	—
dépôt de spermatophore	—	—	—	—
$\varphi$ :	/		/	
s'arrêter				
suivre				
toucher la queue ramasser le spermatophore				
particularités : peu d'activité	date : 23-3-86	température de l'eau : 8°C		

**Fig. 2 :** Tableau d'observations des comportements entre deux mâles hétérosécifiques (exemple d'une expérience du type n° 1) dans les deux aquariums A et B.

pendant lequel le mâle se balance sur ses pattes de devant, en faisant des battements lents (1 par sec. environ), contrôlés avec la queue dans la direction de l'autre individu. Le mouvement appelé "ramper" est exécuté immédiatement avant le dépôt de spermatophore. Le mâle s'est renversé et rampe devant la femelle en la conduisant derrière lui. Les comportements énumérés peuvent être exécutés vis-à-vis d'une femelle (servant à la synchroniser pour ramasser le spermatophore), mais peuvent aussi se produire entre des mâles. La femelle reste immobile quand le mâle lui fait la cour. Elle suit le mâle quand elle est réceptive et ensuite lui touche la queue, avec pour effet d'inviter le mâle à déposer un spermatophore. Ayant relevé tous ces éléments du comportement, l'ensemble ainsi obtenu donne une image quantitative des comportements sexuels ou territoriaux. Dans les conditions expérimentales décrites ci-dessus, le Triton marbré a montré moins d'activité que le Triton crêté, peut-être parce qu'il est plus sensible aux dérangements (lumière notamment). Nous avons constaté que les mâles du Triton crêté et du Triton marbré montrent des manifestations de parade entre eux, ce qui peut être interprété comme un comportement territorial (ZUIDERWIJK et SPARREBOOM, 1986). Le mâle résident semble être le paradeur le plus fort : le mâle visiteur est habituellement chassé par les mouvements d'exhibition

du mâle résident. La parade entre les mâles est plus fréquente qu'entre les deux sexes. Le rôle de la femelle, qui a la liberté de choisir entre un partenaire de son espèce ou de l'autre espèce, n'a pas encore été éclairci. Pendant la phase initiale de la parade, les mâles montrent une légère préférence pour la femelle de la même espèce. Une quantification des comportements sexuels et territoriaux, ainsi qu'une description des différences entre les comportements sexuels des deux espèces est prévue dans des publications ultérieures.

#### IV. CONCLUSION

Le comportement sexuel du Triton crêté et du Triton marbré se laisse observer dans des aquariums expérimentaux simples. Les mâles des deux espèces montrent entre eux des manifestations de parade, qui s'expliquent comme des comportements territoriaux. Pendant la phase initiale de la parade nuptiale, le mâle montre une légère préférence pour la femelle de la même espèce.

#### Remerciements

Je tiens à remercier M. J.-M. FRANCAZ pour la correction détaillée du manuscrit.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARNOLD, S.J. (1972) — The evolution of courtship behavior in salamanders. Thesis University of Michigan, Ann Arbor, 570 p.
- ARNTZEN, J.W. (1986) — Note sur la coexistence d'espèces sympatriques de tritons du genre *Triturus*. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 37 : 1-8.
- CHAMPY, Ch. (1922) — Etude expérimentale sur les différences sexuelles chez les tritons. Doin, Paris, 172 p.
- HALLIDAY, T.H. (1975) — On the biological significance of certain morphological characters in males of the Smooth Newt *Triturus vulgaris* and the Palmate Newt *Triturus helveticus* (*Urodela : Salamandridae*). *Zool. J. Linn. Soc.*, 56 : 291-300.
- HALLIDAY, T.R. (1977) — The courtship of european newts : an evolutionary perspective. in : Taylor D.H. et Guttman S.I. éd., The reproductive biology of amphibians, Plenum Press, New York, 185-232.
- NELSON, J.B. (1959) — The courtship behaviour of *Triturus cristatus*. Thesis University of St Andrews, Aberdeen, 165 p.
- SCHOORL, J. et ZUIDERWIJK, A. (1981) — Ecological isolation in *Triturus cristatus* and *Triturus marmoratus* (*Amphibia : Salamandridae*). *Amphibia-Reptilia*, 1 : 235-252.

THORN, R. (1968) — Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord. Lechevalier, Paris, 376 p.

WOLTERSTORFF, W. (1925) — Katalog der Amphibien-Sammlung im Museum für Natur- und Heimatkunde zu Magdeburg. *Abh. Ber. Mus. Magdeburg*, 4 : 231-310 (155-234).

ZUIDERWIJK, A. (1986) — Interaction et accouplement du Triton marbré et du Triton marbré (*Urodela, Salamandridae*) ; méthodes d'observation. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 40 : 28-35.

ZUIDERWIJK, A. et SPARREBOOM, M. (1986) — Territorial behaviour in Crested Newt (*Triturus cristatus*) and Marbled Newt (*Triturus marmoratus*) (*Amphibia : Urodela*). *Contrib. Zool.*, 56 : 205-213.

*Accepté le 4 décembre 1986*

Dr Max SPARREBOOM  
Egelantiersgracht 11  
NL - 1015 RB AMSTERDAM (PAYS BAS)

# DONNÉES SUR LA MIGRATION DE *Triturus cristatus* ET *T. marmoratus* (Urodela, Salamandridae) DANS LE DÉPARTEMENT DE LA MAYENNE (FRANCE)

par

Niels BOUTON

**Résumé** — Deux espèces de Tritons étroitement apparentées *Triturus cristatus* et *T. marmoratus*, s'hybrident à l'état naturel. Dans le but de trouver des mécanismes ayant pour effet de renforcer l'isolement reproductif et d'éviter l'hybridation, des observations ont été faites sur la migration de ces deux Tritons pendant la période d'accouplement. Quelques exemples de migration annuelle dans des situations différentes sont décrites.

**Mots-clés** : *Triturus cristatus*, *Triturus marmoratus*, immigration, émigration, syntopie.

**Abstract** — A couple of closely related newt species, *Triturus cristatus* and *Triturus marmoratus*, hybridize in nature. In order to find mechanisms that enhance reproductive isolation and prevent hybridization, observations are done on the migratory behaviour of the newts during the mating period. Some examples of yearly migration in different situations are described.

**Key words** : *Triturus cristatus*, *Triturus marmoratus*, immigration, emigration, syntopy.

## I. INTRODUCTION

Cette étude est une contribution à la recherche du niveau d'interférence entre le Triton crêté *Triturus cristatus* et le Triton marbré *Triturus marmoratus* pendant la période d'accouplement, dans le cas où les deux espèces partagent une même mare (ZUIDERWIJK, 1986).

Les Tritons ont un rythme d'activité annuel. Au printemps, les Tritons se rassemblent dans les mares pour se reproduire. Le rythme des activités annuelles détermine le niveau de l'interférence entre le Triton crêté et le Triton marbré pour une grande part. Quand les deux espèces partagent la même mare au même moment, il y a une chance d'hybridation. Quand une seule espèce est dans la mare pendant une partie de la période, on est sûr que l'accouplement a lieu au sein de cette espèce. Pour cette raison, le moment de l'arrivée des deux espèces de Tritons dans la mare est important.

Dans la littérature, il est indiqué que le Triton marbré est moins aquaphile que le Triton crêté (THORN, 1969). Ce fait, ou plus précisément le début, la durée et la fin de la période d'aquaphilie des deux espèces seront examinés. Deux sujets sont étudiés : la migration des lieux

d'hivernage vers les mares et le suivi du nombre d'individus de *T. cristatus* et *T. marmoratus* dans la mare.

## II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Dans le département de la Mayenne, cinq mares ont été observées intensivement : l'une des mares (A) est munie d'un barrage pour intercepter les Tritons migrants ; dans les quatre autres, le suivi des populations est réalisé par la méthode de capture-recapture. Deux mares (D,E) ont à la fois le Triton crêté et le Triton marbré ensemble, deux mares l'une des deux espèces, (B) le Triton marbré et (C) le Triton crêté.

Le 8 mars 1986, un barrage est installé autour de la mare A avec le Triton marbré afin d'intercepter les Tritons migrants. Ce barrage est réalisé selon la méthode décrite par HARRISON, GITTENS Et SLATER (1983). Il s'agit d'une feuille plastique haute de 50 cm au-dessus du sol et soutenue par des piquets, cette feuille étant enterrée sur une hauteur de 15 cm. Tous les 2 mètres, des seaux (jouant le rôle de piège), avec l'ouverture au ras du sol, ont été mis en place. Tous les jours, les pièges sont vérifiés et le nombre des Tritons relevé. De cette façon, nous pensons avoir capturé 70% des Tritons migrants. L'information obtenue sur la migration a été utilisée pour comparer avec la migration du Triton marbré dans les autres mares.

Dans les quatre autres mares, le nombre des Tritons est estimé par la méthode de capture-recapture. Au début de la période aquaphile, la pêche aux Tritons est faite au moins chaque semaine. Ensuite, les proportions des deux espèces sont suivies jusqu'à la fin juin. Les Tritons sont capturés avec une épuisette triangulaire, de 30 cm de côté, avec une largeur de maille de 3 mm. La méthode de capture est standardisée. Tous les endroits accessibles des mares sont passés deux fois à l'épuisette. De plus, il a été nécessaire de les marquer individuellement par amputation des phalanges.

Pour estimer le nombre des Tritons, deux méthodes sont appliquées : la méthode de Petersen (Lincoln-Index, 1930) et la méthode des trois captures (BEGON, 1979, page 19-23). Le Lincoln-Index donne une estimation du nombre des Tritons à l'aide des individus marqués lors de la capture précédente, ou à l'aide de tous les individus marqués pendant toutes les captures précédentes, selon la formule :

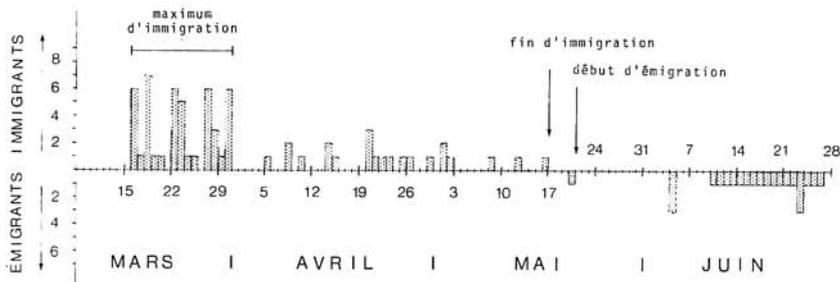
$$N = M \times n/m,$$

dans laquelle N est le nombre estimé, M le nombre des individus marqués, n le nombre total des individus capturés et m le nombre des individus recapturés.

La méthode des trois captures donne une estimation du nombre de Tritons et, en outre, elle donne des valeurs sur le renouvellement par naissance et mortalité d'une population. En ce cas, ces valeurs ne sont pas importantes. Seuls les Tritons adultes ont été pris en compte. L'émigration est beaucoup plus importante que la mortalité. Pour cette raison, les valeurs correspondant aux "naissances" et à la "mortalité" représentent pratiquement soit l'immigration vers la mare, soit l'émigration hors de la mare.

### III. RÉSULTATS

Le nombre des Tritons marbrés capturés dans les pièges autour de la mare barrée est représenté sur la fig. 1. La migration atteint son maximum dans la période du 17 au 31 mars et continue jusqu'au 17 mai. Les Tritons commencent à quitter l'eau vers le 21 mai. Et après le 11 juin, l'émigration s'accélère.



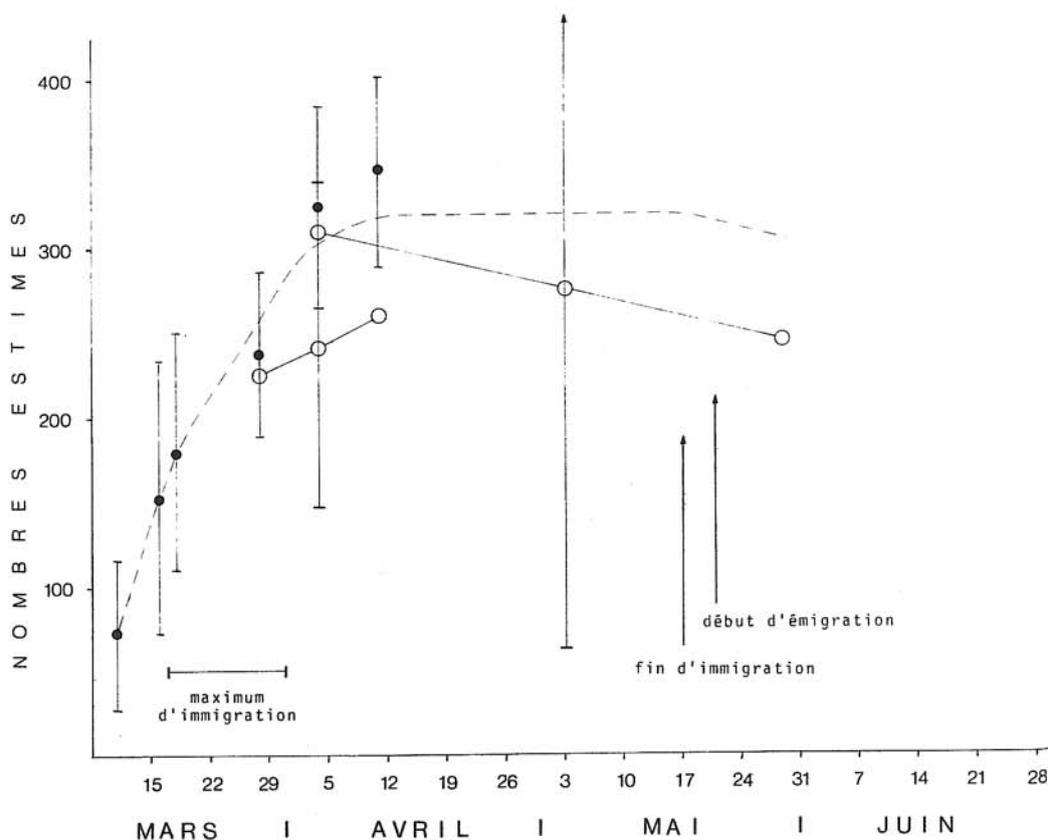
**Fig. 1 :** Mare A : la migration de *T. marmoratus* au niveau d'une mare. Chaque jour, le nombre des Tritons marbrés capturés est indiqué. Les immigrants sont les Tritons qui entrent dans la mare, les émigrants sont les Tritons qui quittent la mare.

La figure 2 montre le développement d'une population aquaphile du Triton marbré. Dans cette mare B, les estimations étaient difficiles, en mai et juin. Le pourcentage de recapture diminue. Probablement, il s'agit d'une immigration d'individus jeunes, qui ne participent pas encore à la reproduction.

De même, la figure 3 représente le développement d'une population aquaphile du Triton crêté. Dans cette mare, les recaptures étaient très peu nombreuses et, pour cette raison, l'écart-type était très grand.

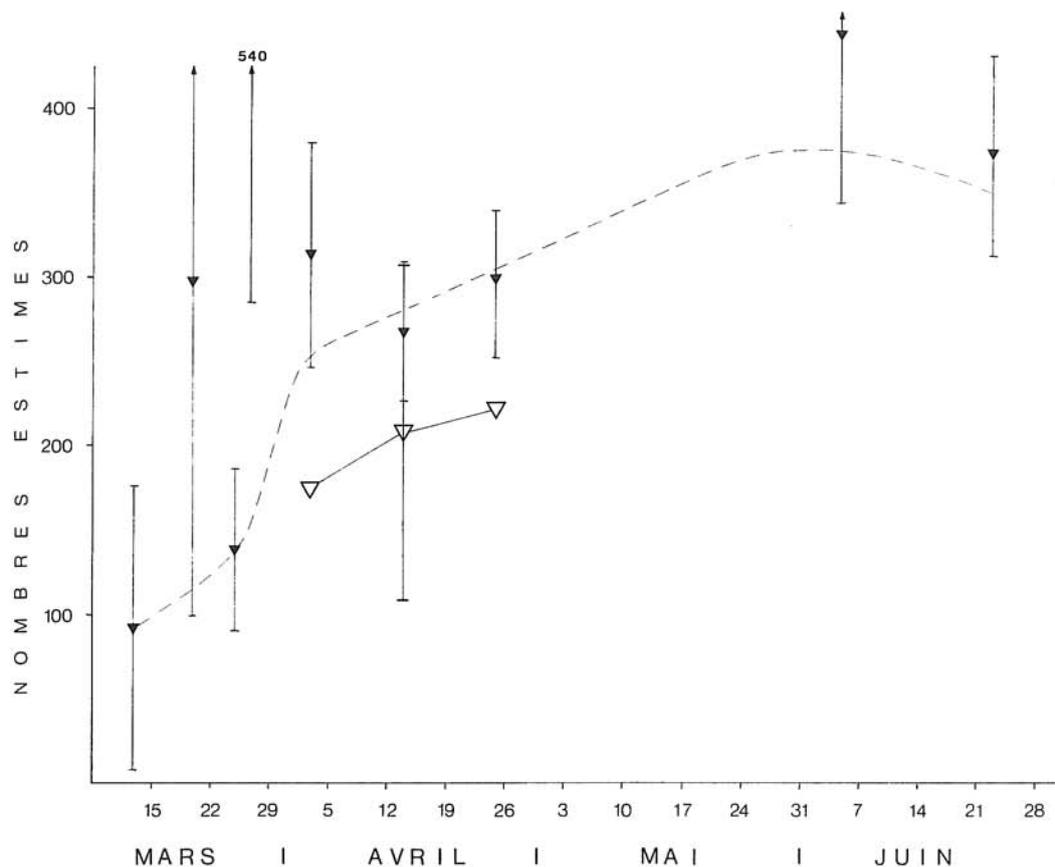
Sur la figure 4, nous avons les résultats provenant d'une mare avec beaucoup de Tritons marbrés et peu de Tritons crêtés. Il y a une grande différence concernant l'évolution des populations dans les deux espèces. Au début de la saison, le Triton crêté est déjà présent dans la mare avec environ 70% de la population aquatique maximale. Plus tard, le nombre des Tritons crêtés augmente à peine et reste pratiquement constant jusqu'à la fin de la période étudiée.

Chez le Triton marbré, l'évolution numérique est très différente. Au début, le nombre est bas. Dans la période du 18 mars au 1er avril, le nombre augmente très vite. Après, il y a une stagnation jusqu'au 16 avril. Ensuite, leur nombre monte encore un peu et reste élevé. Vers le 27 mai, le nombre diminue. L'évolution numérique de la population pendant la période étudiée est très cohérente avec les résultats de la figure 1.



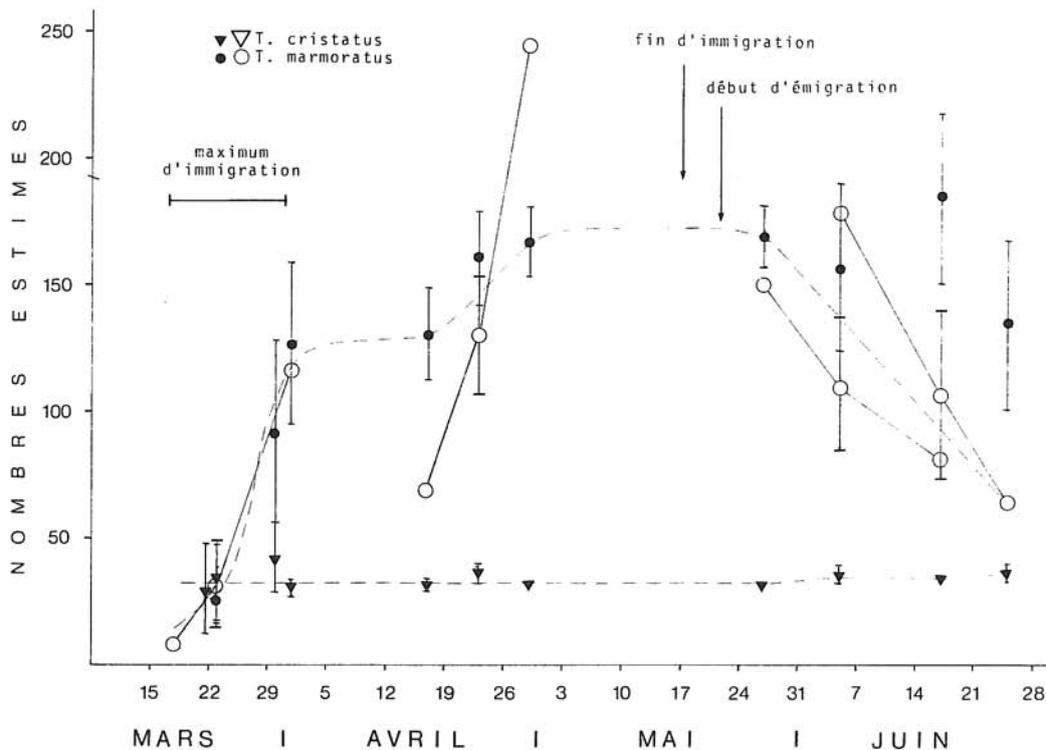
**Fig. 2 :** Mare B : estimation d'une population de Triton marbré pendant la période aquaphile.

Les estimations par la méthode Lincoln-Index (cercles noirs) sont indiquées avec l'écart-type. Les estimations par la méthode de trois captures (cercles clairs) sont indiquées avec la pente (lignes continues) et l'écart-type de la capture du milieu. La ligne pointillée est une représentation vraisemblable de l'effectif de la population.



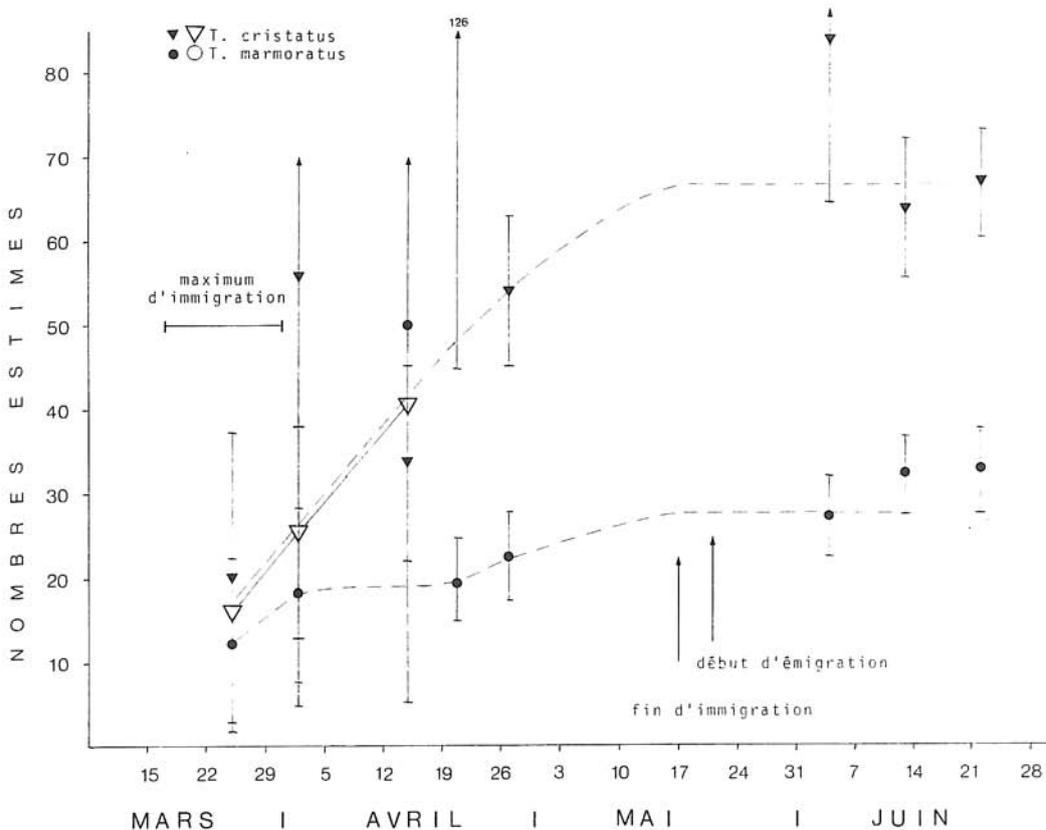
**Fig. 3 :** Mare C : estimation d'une population de Triton Crête pendant la période aquaphile.

Les estimations par la méthode Lincoln-Index (triangles noirs) sont indiquées avec l'écart-type. Les estimations par la méthode de trois captures (triangles clairs) sont indiquées avec la pente (ligne continue) et l'écart-type de la capture du milieu. La ligne pointillée est une représentation vraisemblable de l'effectif de la population.



**Fig. 4 :** Mare D : estimation d'une population de *T. cristatus* et *T. marmoratus* syntopiques.

Les estimations par la méthode Lincoln-Index (cercles noirs et triangles noirs) sont indiquées avec l'écart-type. Les estimations par la méthode de trois captures (cercles clairs) sont indiquées avec la pente (lignes continues) et l'écart-type de la capture du milieu. Les indications pour immigration et émigration de la figure 1 sont seulement valables pour le Triton marbré. Les lignes pointillées sont des représentations vraisemblables de l'effectif de la population.



**Fig. 5 :** Mare E : estimation d'une population de *T. cristatus* et *T. marmoratus* syntopiques.

Les estimations par la méthode Lincoln-Index (cercles noirs et triangles noirs) sont indiquées avec l'écart-type. Les estimations par la méthode de trois captures (triangles clairs) sont indiquées avec la pente (lignes continues) et l'écart-type de la capture du milieu. Les indications pour immigration et émigration de la figure 1 sont seulement valables pour le Triton marbré. Les lignes pointillées sont des représentations vraisemblables de l'effectif de la population.

La figure 5 donne le résultat de l'autre mare où le Triton crêté et le Triton marbré vivent en syntopie. Le Triton crêté est plus abondant que le Triton marbré dans cette mare (E). Au contraire de la mare D (fig.3) le nombre des Tritons crêtés est réduit au début de la saison. Le nombre des Tritons crêtés augmente vite en mars et avril et reste élevé jusqu'à la fin juin. Le nombre des Tritons marbrés augmente graduellement et reste lui aussi élevé jusqu'à la fin juin.

#### IV. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les méthodes d'estimation utilisées ont quelques inconvénients. La méthode Lincoln-Index donne une estimation plus précise quand le nombre des individus marqués est grand. Pendant la période d'immigration, on peut utiliser pour les estimations tous les individus marqués lors des captures précédentes, mais cela n'est plus possible pendant la période d'émigration. Pour cette raison, il n'est pas possible de faire une estimation raisonnable à la fin de la période étudiée pour les mares B et C (figures 2 et 3). La méthode de trois captures donne la possibilité de calculer des valeurs pour l'immigration et l'émigration, mais il apparaît que cette méthode demande des nombres élevés de recapture. La valeur minimale empirique est de 10. Pour cette raison, la méthode n'a pu être utilisée que rarement. En général, il apparaît difficile de capturer et de recapturer le Triton crêté et le Triton marbré en nombre assez élevé. Des écarts-types considérables sont fréquemment observés. Il est quand même possible de suggérer une courbe montrant le nombre des Tritons dans les mares, mais cette ligne pointillée doit être considérée seulement comme une indication.

— Dans la mare D (fig.4) avec *T. cristatus* et *T. marmoratus* syntopiques, les individus de *T. cristatus* viennent plus tôt dans la mare que ceux de *T. marmoratus*.

— Dans la mare E (fig.5) avec *T. cristatus* et *T. marmoratus* syntopiques, on ne voit pas une différence évidente entre la migration de *T. cristatus* et *T. marmoratus*.

— Le nombre des Tritons marbrés diminue vers la fin (mares A, B et D), mais le nombre des Tritons crêtés reste élevé.

— Les deux mares (D et E) avec *T. marmoratus* et *T. cristatus* syntopique donnent des résultats différents concernant l'immigration de *T. cristatus*.

Pour la différence des résultats entre la mare D (fig.4) et la mare E (fig.5), l'explication suivante est possible : la mare D (fig.4) a plus de cachettes sous la surface de l'eau que la mare E (fig.5). Il est possible qu'une grande partie de la population de Triton crêté de la mare D (fig.4) ait passé l'hiver dans la mare.

Le Triton crêté semble un peu plus aquaphile que le Triton marbré. Dans la mare D (fig.4), ce fait peut être un avantage pour le Triton crêté. Une partie des femelles sont déjà fécondées quand les Tritons marbrés arrivent dans la mare. Ceci est confirmé par le fait que l'on trouve des oeufs à partir du début de la période aquaphile. Ainsi une petite population de Triton crêté peut se maintenir malgré une population importante de Triton marbré.

#### Remerciements

Je remercie tout particulièrement Madame A. ZUIDERWIJK qui m'a conseillé avec beaucoup d'efficacité pour ce travail. M. J.M. FRANCAZ a bien voulu m'aider pour la rédaction française de ce texte.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUE

- BEGON, M. (1979) — Investigating Animal Abundance. Edward Arnold, London 97 p.
- DOLMEN, D. (1983) — Diel Rhythms and Microhabitat Preference of the newts *T. vulgaris* and *T. cristatus* at the Northern border of their distribution area. *J. Herp.*, 1 : 23-31.
- GRIFFITHS, R.A. (1984) — Seasonal behaviour and interhabitat movements in an urban population of smooth newts, *Triturus vulgaris* (*Amphibia* : *Salamandridae*). *J. Zool.*, 203 : 241-251.
- HARRISON, J.D., GITTINS, S.P. et SLATER, F.M. (1983) — The breeding migrations of Smooth and Palmate newts (*Triturus vulgaris* and *T. helveticus*) at a pond in mid Wales. *J. Zool.*, 199 : 249-258.
- SCHOORL, J. et ZUIDERWIJK, A. (1981) — Ecological isolation in *Triturus cristatus* et *Triturus marmoratus* (*Amphibia* : *Salamandridae*). *Amphibia-Reptilia*, 1 : 235-252.
- THORN, R. (1968) — Les salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du nord. Lechevalier, Paris, 376 p.
- ZUIDERWIJK, A. (1986) — Interaction et accouplement du Triton marbré et du Triton crêté ; méthodes d'observation. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 40 : 28-35

Accepté le 4 décembre 1986

N. BOUTON  
Instituut voor Taxonomische Zoölogie  
Plantage Middenlaan 53  
1018 DC AMSTERDAM (PAYS BAS)

# QUELQUES OBSERVATIONS SUR LA REPRODUCTION EN ÉLEVAGE DE *Typhlonectes compressicaudus*, AMPHIBIEN APODE VIVIPARE. POSSIBILITÉ DE RYTHMES ENDOGÈNES.

par

Jean-Marie EXBRAYAT et Marie-Thérèse LAURENT

**Résumé** — Les observations portent sur des animaux capturés en Guyane française et maintenus en élevage au laboratoire depuis plusieurs années. Le cycle reproducteur des mâles ne paraît pas modifié par la captivité. Les résultats sont difficiles à interpréter dans le cas des femelles où on observe parfois un retard de la vitellogénèse. Les femelles gestantes portent leurs embryons pendant les mêmes périodes qu'en milieu naturel. Des mises-bas et des avortements ont été constatés en octobre, comme dans la nature. La captivité semble cependant avoir une influence peu favorable en ce qui concerne l'importance des portées, le développement et la survie des embryons et des nouveau-nés.

Nos observations permettent en outre de constater que la reproduction de *Typhlonectes compressicaudus* est soumise à des rythmes endogènes.

**Mots-clés** : Amphibien, *Typhlonectes compressicaudus*, reproduction, cycle, élevage.

**Summary** — Our observations concern animals caught in French Guiana and bred in laboratory for several years. It seems that the male reproductive cycle is not changed by captivity. But the interpretation of the results is not easily done in female cycle: we sometimes observe a late vitellogenesis. Pregnant females were found at the same period as in the natural field. Birth and abortion occur in October, as in the natural state. However, captivity seems to be unfavorable to a large brood as to fetus' and embryo's development and survival.

In other hand, the observations show that the reproduction of *Typhlonectes compressicaudus* is submitted to endogenous rhythms.

**Key words** : Amphibian, *Typhlonectes compressicaudus*, reproduction, cycle, breeding.

## I. INTRODUCTION

L'élevage des Amphibiens Apodes n'a pas souvent été tenté. Signalements cependant quelques observations effectuées sur des individus de certaines espèces, maintenus pendant des durées plus ou moins longues dans des aquariums ou terrariums de parcs zoologiques ou de laboratoires : *Ichthyophis glutinosus* (BRECKENRIDGE et JAYASINGHE, 1979) ; *Typhlonectes compressicaudus* (MURPHY *et al.*, 1977 ; SPRACKLAND, 1982 ; BILLO *et al.*, 1985) ; *Dermophis mexicanus* (WAKE, 1980). Pour mener à bien nos propres travaux portant sur la biologie de la reproduction, nous avons été amenés, voici quelques années, à tenter

un élevage de *Typhlonectes compressicaudus* (EXBRAYAT et LAURENT, 1983).

Le but de cette publication est de dresser un bilan concernant la biologie de la reproduction chez cet animal en élevage et de montrer quel peut en être l'apport pour une meilleure compréhension de certains aspects fondamentaux de la biologie sexuelle des Apodes. Pour cela, nous avons étudié les cycles de reproduction et les caractères de la gestation chez des *Typhlonectes* vivant depuis plusieurs années au laboratoire et nous les avons comparés à ceux des individus qui vivent dans leur milieu naturel.

## II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les animaux proviennent de la région de Kaw, village de Guyane française. Ils ont été capturés au cours de deux missions effectuées grâce à l'aide de la Fondation Singer-Polignac (Mission DELSOL-LESCURE, 1979 ; mission DELSOL, 1980). Ces animaux aquatiques sont soumis à six mois de pluie (décembre à juillet) et six mois de saison sèche (juillet à décembre). Ils vivent dans les rivières et les savanes qui sont inondées pendant une grande partie de l'année, ce n'est qu'au milieu de la saison sèche que leur biotope est asséché.

Les conditions d'élevage ont été indiquées dans un travail antérieur (EXBRAYAT et LAURENT, 1983). Rappelons seulement que les paramètres qui nous ont paru essentiels (pH, température, rythme journalier de lumière) ont été respectés mais que nous n'avons pas pu reproduire parfaitement la qualité de l'eau du milieu naturel.

Les animaux morts en élevage ont été fixés au formol, au Bouin ou à l'alcool. C'est à partir de ce matériel que nous avons pu étudier les appareils génitaux.

## III. CYCLE SEXUEL DE *Typhlonectes* DANS LA NATURE

Les cycles de reproduction dans la nature ont été décrits dans des travaux antérieurs (EXBRAYAT, 1983 a et b, 1984, 1986 a et b ; EXBRAYAT et SENTIS, 1982 ; EXBRAYAT et DELSOL, 1985). Rappelons que le cycle des mâles est annuel, de type vraisemblablement discontinu ; celui des femelles est biennal. La copulation se déroule pendant la saison des pluies, entre décembre et avril : la période des mises bas s'étale de juillet à octobre.

## IV. CYCLE SEXUEL DES MÂLES EN ÉLEVAGE

Nous avons procédé, dans un premier temps, au contrôle de la présence de spermatozoïdes dans les locules du testicule et dans les canalicules évacuateurs afin de vérifier si la spermatogénèse et la spermiation s'effectuaient normalement. Dans un second temps, nous avons

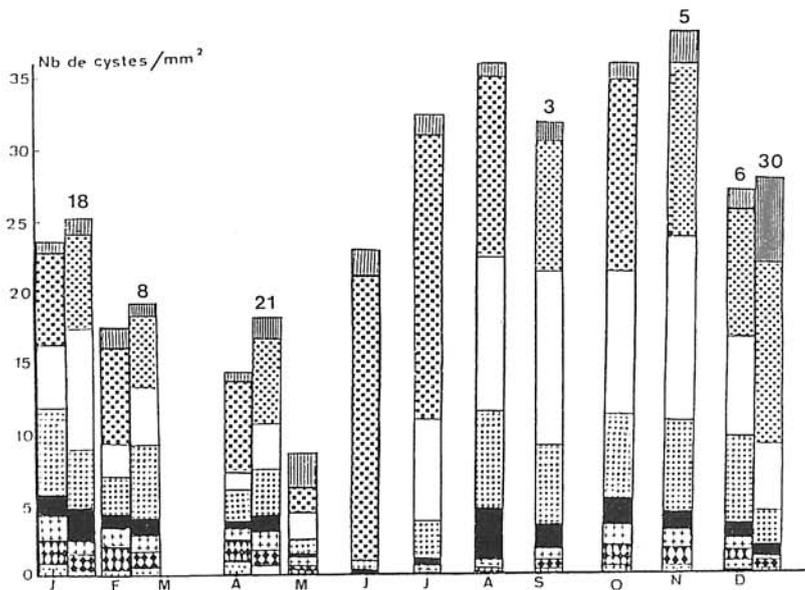
procédé à l'étude quantitative des cellules germinales selon la méthode décrite antérieurement (EXBRAYAT et SENTIS, 1982).

Le tableau I exprime les résultats concernant la présence de spermatozoïdes chez les animaux élevés au laboratoire et ceux qui ont été fixés en Guyane française. De manière générale, les observations portant sur les premiers correspondent à celles qui concernent les seconds, et ceci quelle que soit la période d'élevage (jusqu'à 30 mois) envisagée. Notons plus particulièrement que chez des Apodes maintenus pendant 18 mois et observés en janvier, deux d'entre eux ne présentent que très peu de spermatozoïdes, mais pas de dégénérescences, ce qui laisse supposer que la spermiation a déjà eu lieu.

**Tableau 1 :** Etude comparative de la présence de spermatozoïdes dans les testicules et les canalicules évacuateurs chez les animaux maintenus en élevage et les animaux de référence.

mois	nombre total d'animaux observés	durée d'élevage	nombre d'animaux avec spermatozoïdes		milieu naturel				
			testicules	canalic.	nombre d'animaux avec spermatozoïdes				
					testicules	canalic.			
août	2	3 mois	2	0	63 %	non			
septembre					100 %	non			
octobre					5	5 mois	5	0	
novembre					5	6 mois	5	0	
décembre	3	8 mois	3	0	88 %	oui			
janvier					100 %	oui			
février	4	18 mois	2+2 (peu)	1 (peu)	88 %	oui			
janvier					100 %	oui			
avril					3	21 mois	3	2	100 %
octobre	1	30 mois	1	1	100 %	non			
novembre									
décembre									
janvier								88 %	oui

L'étude quantitative (Fig.1) montre également une correspondance étroite entre la proportion en cellules germinales chez tous les animaux maintenus au laboratoire et chez ceux capturés dans le milieu naturel.



**Fig. 1 :** Variations du nombre de cystes de chaque catégorie germinale par unité de surface de coupe de testicule pendant la période de maintien en élevage.

-  Spermatogonies primaires
-  Spermatogonies secondaires
-  Spermatocytes primaires
-  Spermatocytes secondaires et jeunes spermatozoïdes
-  Spermatozoïdes en bâton
-  Jeunes spermatozoïdes
-  Spermatozoïdes matures
-  Spermatozoïdes libres

Les nombres situés au-dessus des diagrammes indiquent le nombre de mois passés en élevage. Les diagrammes dépourvus de nombre correspondant aux animaux de référence vivant dans le biotope naturel.

## V. CYCLE SEXUEL DES FEMELLES EN ÉLEVAGE

Pour comprendre le cycle de reproduction des femelles en élevage, nous avons tout d'abord considéré, pour chaque période, le nombre de femelles qui présentaient des ovocytes en vitellogénèse ; pour chacune d'entre elles, le nombre de ces ovocytes a été compté. Nous avons ensuite procédé à l'étude quantitative des follicules ovariens, selon la méthode qui a déjà été appliquée pour l'étude des ovaires chez des animaux fixés au moment de la capture (EXBRAYAT, 1983 a).

A l'examen du tableau II, on observe qu'après 3 à 6 mois d'élevage, la vitellogénèse s'effectue chez la plupart des femelles étudiées et que le nombre d'ovocytes s'accroît progressivement, avec un accroissement progressif du nombre d'ovocytes en vitellogénèse. En décembre (6 mois d'élevage) cependant, seulement 5 femelles sur 7 sont en vitellogénèse et le nombre d'ovocytes emplis de plaquettes vitellines se situe entre 3 et 22, alors que, dans le milieu naturel, les ovaires en comportent entre 12 et 20. En mai suivant, après 11 mois passés au laboratoire, l'animal étudié comporte 3 ovocytes en vitellogénèse ; or, dans le biotope naturel, à cette époque, aucune femelle ne présente de tels ovocytes. Après 18 mois (janvier), une des trois femelles seulement présente 6 ovocytes en vitellogénèse, ce qui ne correspond qu'au nombre inférieur d'ovocytes de grande taille trouvés chez les animaux de référence. Après 28 à 30 mois d'élevage, par contre, les femelles observées au laboratoire comportent toutes un nombre d'ovocytes en vitellogénèse correspondant parfaitement à ce que l'on trouve chez les animaux fixés en Guyane.

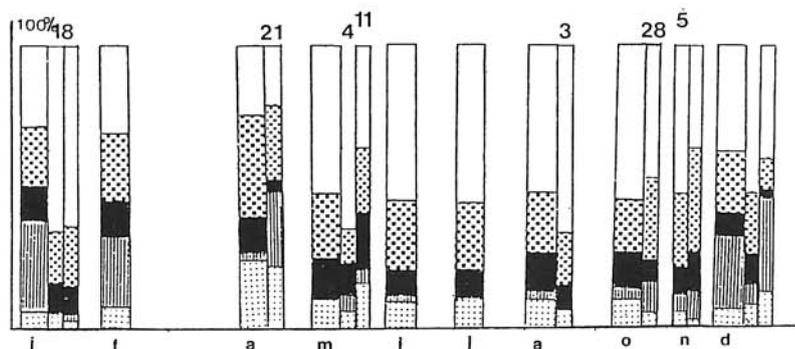
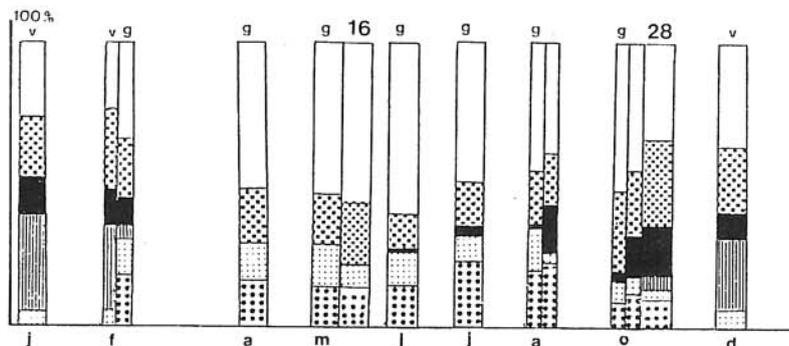
L'étude quantitative va permettre d'apporter des précisions à ces premières observations (Fig. 2). Après 3 mois d'élevage (août), la proportion moyenne en follicules des ovaires est proche de celle que nous avons trouvée chez des animaux capturés en juillet dans le biotope naturel. Après 5 mois (novembre), 6 mois (décembre) et même 11 mois (mai), la composition rappelle celle des animaux fixés en octobre dans leur milieu normal. Notons que, chez l'animal mort en mai au laboratoire, le nombre de petits follicules est également inférieur à celui des animaux de référence, comme chez les individus qui n'ont pas encore effectué l'ovogénèse. Après 18 mois (janvier), la composition est similaire à celle des animaux d'octobre du milieu naturel. Mais après 11 mois (avril), elle rappelle celle des animaux de décembre-janvier, avec cependant une proportion supérieure de follicules atrétiques. Enfin après 28, 29 et 30 mois passés en élevage, toutes les femelles observées ont une composition ovarienne très proche de celle des animaux vivant en Guyane à la même période (octobre à décembre), et ceci aussi bien chez la femelle qui vient de mettre bas que chez les autres.

En outre, deux femelles capturées en février 1983 présentent, l'une après 4 mois et l'autre après 16 mois d'élevage, des pourcentages folliculaires parfaitement semblables à ceux des animaux de référence.

**Tableau II :** Etude comparative de l'état des femelles maintenues en élevage et vivant dans le milieu naturel.

élev. : nombre de femelles maintenues en élevage ; milieu : nombre de femelles présentes dans le milieu naturel ; ov. : nombre d'ovocytes en vitellogénèse trouvés au niveau de chaque ovaire.

mois	nombre	temps d'élevage	nombre de femelles en vitellogénèse				
			élev.	ov.	milieu	ov.	
août	4	3 mois	0		0 %		
septembre					29 %		1-9
octobre							
novembre							
décembre	2	5 mois	2	1-7	100 %	12-20	
janvier	7	6 mois	5	5-22	80 %	6-35	
février					57 %		8-20
avril					7 %		
mai					0 %		
décembre	3	18 mois	1	6	100 %	12-20	
janvier					80 %		6-35
février					57 %		
avril					7 %		9-22
août	3	28 mois	3	2-7	0 %	1-9	
octobre					29 %		
novembre							
décembre							
janvier	2	29 mois	2	7-13	100 %	6-35	
	1	30 mois	1	18	80 %		



**Fig. 2 :** Variations des pourcentages des follicules de l'ovaire pendant la période de maintien en élevage.

- follicules de 150 à 600  $\mu$
- follicules de 600 à 750  $\mu$
- follicules de 750 à 1200  $\mu$
- follicules de plus de 1200  $\mu$
- corps jaunes
- follicules atrétiques

v : femelles en vitellogénèse ; g : femelles gestantes

Les nombres situés au-dessus des diagrammes indiquent le nombre de mois passés en élevage. Les diagrammes dépourvus de nombre correspondent aux animaux de référence vivant dans le biotope naturel.

A l'examen de ces observations dont l'interprétation est compliquée par la biennialité du cycle, il semble que, dans certains cas, le cycle ne soit pas modifié ; dans d'autres cas, au contraire, la vitellogénèse et même l'ovogénèse paraissent ralenties ou empêchées.

## VI. CARACTÉRISTIQUES DE LA GESTATION EN ÉLEVAGE

Dans plusieurs publications antérieures, les caractéristiques de la gestation et les grandes étapes du développement embryonnaire ont pu être analysées (EXBRAYAT *et al.*, 1981, 1982, 1983 ; DELSOL *et al.*, 1981 ; EXBRAYAT et DELSOL, 1985). De manière générale, chaque ovaire libère une vingtaine d'ovocytes dans les oviductes correspondants. 5 ou 6 d'entre eux amorcent un développement et, à la mise bas, seulement 1 à 3 jeunes par utérus verront le jour. Le développement *in utero* comporte trois phases principales (I-II, III et IV) qui durent environ deux mois chacune.

Nous avons eu l'occasion d'observer plusieurs reproductions en élevage, soit à partir de femelles capturées gestantes (EXBRAYAT, 1986 ; EXBRAYAT et LAURENT, 1983), soit après fécondation et gestation complètes au laboratoire. En ce qui concerne ces derniers cas, les observations ont principalement porté sur des femelles capturées en juin 1980.

En octobre 1981, nous avons observé la présence de 5 nouveau-nés dans un bac où vivait un seul couple. Le 28 octobre 1983, deux Apodes mort-nés, au stade III, ont été trouvés dans un bac où vivait un autre couple ; le 8 novembre suivant, la femelle de ce même couple donnait naissance à deux autres jeunes mesurant seulement 100 et 105 mm (dans la nature, la taille de *Typhlonectes compressicaudus* à la naissance est comprise entre 110 et 180 mm) ; ces derniers sont morts 48 heures après. En juillet 1984, un embryon mort de stade III a été observé dans un bac. Le 13 septembre 1985, enfin, une femelle a donné naissance à un seul petit Apode de 175 mm.

Par ailleurs, nous avons pu observer que des animaux reçus en février 1983 et morts en juillet 1984 portaient des embryons de stades II ou III ; or dans la nature, à cette époque, les embryons sont à des stades plus évolués.

Il semble donc que la reproduction complète de *Typhlonectes compressicaudus* soit difficile à obtenir en élevage. Le développement embryonnaire paraît retardé après plusieurs années passées dans des conditions artificielles, ce qui aurait pour conséquence l'avortement des animaux. L'importance des portées paraît également diminuer.

## VII. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Ce bilan concernant notre élevage de *Typhlonectes compressicaudus* permet de montrer que les conditions actuelles de captivité ne modifient pas le cycle spermatogénétique de manière notable mais que celui

des ovaires peut être perturbé. Le maintien en élevage aurait tendance à retarder ce dernier en agissant principalement sur la vitellogénèse et peut-être également sur l'ovogénèse. Il y aurait ainsi décalage des cycles des mâles et des femelles, ce qui interdirait la reproduction. Il est possible que les femelles nécessitent une adaptation à leur nouveau milieu, ce qui expliquerait pourquoi, après quelques mois seulement d'élevage, l'état de l'ovaire est en retard par rapport à celui des animaux de référence vivant dans le milieu naturel, alors qu'après 28 à 30 mois, son cycle est semblable à celui de ces derniers. Cette perturbation des cycles reproducteurs est à rapprocher de ce que l'on observe chez des Reptiles d'élevage (MATZ, 1984).

La gestation est elle-même perturbée et il est intéressant de souligner que, quel que soit l'état de développement embryonnaire, des naissances ou des avortements ont toujours lieu à la fin de la période normale de mises bas (fin octobre et même début novembre). Signalons que ces observations s'accordent avec celles d'autres auteurs (BILLO *et al.*, 1985) qui, après avoir observé la copulation de *Typhlonectes compressicaudus* en février 1982, observent des mises bas 217 à 223 jours après, soit en septembre-octobre de la même année.

Si la reproduction de *Typhlonectes compressicaudus* dans nos élevages ne représente pas un franc succès, ces observations permettent néanmoins d'apporter des renseignements intéressants quant aux modalités de la reproduction de cette espèce. Il semble en effet que, chez cet animal, comme chez de nombreux autres Vertébrés, il existe des facteurs endogènes imposant un certain cycle de reproduction. Il apparaît, par exemple que le cycle spermatogénétique n'est pas modifié par les conditions d'élevage : par ailleurs, les mises bas ont toujours lieu à la même période, ce qui est confirmé par les observations de BILLO *et al.* (1985). Ces facteurs endogènes sont évidemment en interpénétration étroite avec des facteurs externes. Ce sont ces derniers qui, vraisemblablement, pourraient favoriser ou non l'ovogénèse, la vitellogénèse et le bon déroulement du développement embryonnaire. Il reste à connaître quels sont ces facteurs externes prépondérants et c'est alors que nous pourrions obtenir avec succès la reproduction de *Typhlonectes compressicaudus* en élevage.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BILLO, R.R., STRAUB, J.O, SENN, D.G. (1985) — Vivipare Apoda (*Amphibia : Gymnophiona*), *Typhlonectes compressicaudus* (Duméril et Bibron, 1841) : Kopulation Tragzeit und Geburt. *Amphibia Reptilia* 6 (1) : 1-9.
- BRECKENRIDGE, W.R., JAYASINGHE, S. (1979) — Observations on the eggs and larvae of *Ichthyophis glutinosus*, *Ceylon J. Sci. (Bio. Sci.)*, 13 (1-2) : 187-202.
- DELSOL, M., FLATIN, J., EXBRAYAT, J.-M., BONIS, J. (1981) — Développement de *Typhlonectes compressicaudus*, Amphibien Apode vivipare.

hypothèses sur sa nutrition embryonnaire et larvaire par un ectotrophoblaste. *C.R. Acad. Sci., Paris, sér.III*, 293 : 281-285.

- EXBRAYAT, J.-M. (1983 a) — Premières observations sur le cycle annuel de l'ovaire de *Typhlonectes compressicaudus* (Duméril et Bibron, 1841), Amphibien Apode vivipare. *C.R. Acad. Sci., Paris, sér.III*, 296 : 495-498.
- EXBRAYAT, J.-M. (1983 b) — Les cycles annuels du testicule et de l'ovaire de *Typhlonectes compressicaudus* (Duméril et Bibron, 1841). *Bull. Soc. Zool. France*, 108 (4) : 682.
- EXBRAYAT, J.-M. (1984) — Cycle sexuel et reproduction chez un Amphibien Apode : *Typhlonectes compressicaudus* (Duméril et Bibron, 1841). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 32 : 31-35.
- EXBRAYAT, J.-M. (1986 a) — Le testicule de *Typhlonectes compressicaudus* : structure, ultrastructure, croissance et cycle de reproduction. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, 43 : 121-132.
- EXBRAYAT, J.-M. (1986 b) — Quelques aspects de la biologie de la reproduction chez *Typhlonectes compressicaudus* (Duméril et Bibron, 1841), Amphibien Apode. Thèse Doct. ès Sci. Nat., univ. Paris VI, 308 pp.
- EXBRAYAT, J.-M., DELSOL, M. (1985) — Reproduction and growth of *Typhlonectes compressicaudus*, a viviparous Gymnophion. *Copeia*, 1985 (4) : 950-955.
- EXBRAYAT, J.-M., LAURENT, M.-T. (1983) — Quelques observations concernant le maintien en élevage de deux Amphibiens Apodes : *Typhlonectes compressicaudus* et un *Ichthyophis*. Reproduction de *Typhlonectes compressicaudus*. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 26 : 25-26.
- EXBRAYAT, J.-M., SENTIS, Ph. (1982) — Homogénéité du testicule et cycle annuel chez *Typhlonectes compressicaudus* (Duméril et Bibron, 1841), Amphibien Apode vivipare. *C.R. Acad. Sci., Paris, sér.III*, 294 : 757-762.
- EXBRAYAT, J.-M., DELSOL, M., FLATIN, J. (1982) — Premières remarques sur la gestation chez *Typhlonectes compressicaudus* (Duméril et Bibron, 1841), Amphibien Apode vivipare. *C.R. Acad. Sci., Paris, sér.III*, 292 : 417-420.
- EXBRAYAT, J.-M., DELSOL, M., FLATIN, J. (1982) — Observations concernant la gestation de *Typhlonectes compressicaudus* (Duméril et Bibron 1841), Amphibien Apode vivipare. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 107 (3) : 23-24.
- MATZ, G. (1984) — La reproduction des Reptiles et les facteurs de son induction *in* : Maintenance and reproduction of Reptiles in captivity, *Acta Zool. Antv.* (Bels and Van den Sende Ed.), 78 (1) : 33-68.
- MURPHY, J.B., QUINN, H., CAMPBELL, I.A. (1977) — Observations on the breeding habits of the aquatic Caecilian *Typhlonectes compressicaudus*. *Copeia*, 1977 (1) : 66-69.
- SPRACKLAND, R.G. (1982) — *Typhlonectes compressicaudus* (aquatic Caecilian). Reproduction. *Herp. Rev.*, 13 (3) : 94.

WAKE, M.-H. (1980) — Reproduction, growth and population structure of the Central american Caecilian *Dermophis mexicanus*. *Herpetologica*, 36 (3) : 244-256.

*Accepté le 23 septembre 1986.*

J.-M. EXBRAYAT, M.-T. LAURENT  
Laboratoire de biologie générale de  
la Faculté Catholique des Sciences ;  
Laboratoire d'étude du développement post-embryonnaire  
des Vertébrés inférieurs, E.P.H.E.  
25, rue du Plat  
69288 LYON CEDEX 02 (FRANCE)